

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ**

**MARCEL VIANA PIRES**

**RESPOSTAS MORFO-FISIOLÓGICAS DE ESPÉCIES ORNAMENTAIS DE**  
*Passiflora* **AO SOMBREAMENTO**

**ILHÉUS - BAHIA**

**2008**

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

**MARCEL VIANA PIRES**

**RESPOSTAS MORFO-FISIOLÓGICAS DE ESPÉCIES ORNAMENTAIS DE**  
*Passiflora* **AO SOMBREAMENTO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, da Universidade Estadual de Santa Cruz - UESC, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal.

Área de Concentração: Cultivos em Ambiente Tropical Úmido.

Orientador: Prof. Dr. Alex-Alan Furtado de Almeida.

**ILHÉUS - BAHIA**

**2008**

P667

Pires, Marcel Viana.

Respostas morfo-fisiológicas de espécies ornamentais de *Passiflora* ao sombreamento / Marcel Viana Pires. – Ilhéus: UESC, 2008  
xiv, 99 f.

Orientador: Alex-Alan Furtado de Almeida.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal.

Inclui bibliografia.

1. Passifloraceae. 2. Plantas ornamentais – Cultivo. 3. *Passiflora* – Brasil . 4. Fotossíntese. I. Título.

CDD 583.626

**MARCEL VIANA PIRES**

**RESPOSTAS MORFO-FISIOLÓGICAS DE ESPÉCIES ORNAMENTAIS DE  
*Passiflora* AO SOMBREAMENTO**

Ilhéus, BA, 29/02/2008.

---

Alex-Alan Furtado de Almeida - DS  
UESC/DCB  
(Orientador)

---

Margarete Magalhães de Souza - DS  
UESC/DCB

---

Fábio Pinto Gomes - DS  
UESC/DCB

---

Manoel Teixeira de Castro Neto - DS  
UFRB

## **DEDICATÓRIA**

**À minha avó Almira e ao meu cunhado Alex que, onde quer que hoje estejam, estarão cuidando de mim e torcendo pelo meu sucesso.**

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), pela minha formação profissional, e em especial ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, pela oportunidade concedida.

Ao Professor Dr. Alex-Alan Furtado de Almeida, pela orientação, amizade, paciência e incentivo durante a realização deste trabalho.

À Professora Dr<sup>a</sup>. Margarete Magalhães de Souza, pelo apoio, confiança e ensinamentos transmitidos.

À Professora Dr<sup>a</sup>. Delmira da Costa Silva, pelo apoio e orientação no Centro de Microscopia (UESC).

Ao Professor Dr. Fábio Pinto Gomes, pelo apoio valioso nas atividades de campo e análise estatística.

À Coordenadoria do Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

Às duas mulheres mais importantes da minha vida, Rita e Ana Cláudia, mãe e irmã, por tudo que significam.

Aos dois homens mais importantes da minha vida, Nilton e Luciano, pai e irmão, pelo apoio e torcida.

Aos meus amigos do curso de Pós-Graduação em Produção Vegetal, em especial Eileen e Priscilla, pelo companheirismo e incentivo constante.

Aos companheiros dos Laboratórios de Fisiologia Vegetal e Microscopia, Abel e Rosane, por toda ajuda dispensada e apoio nos momentos mais difíceis.

Aos amigos da Casa de Vegetação das Passifloras (UESC), em especial à técnica Jôsie, pela amizade, auxílios prestados e por tornar nosso local de trabalho, além de tudo, divertido.

Ao meu grande amigo Leopoldo, por acreditar que eu sempre posso aprender um pouco mais.

Aos amigos que não estiveram fisicamente próximos, mas presentes em cada lembrança.

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



## RESPOSTAS MORFO-FISIOLÓGICAS DE ESPÉCIES ORNAMENTAIS DE *Passiflora* AO SOMBREAMENTO

### RESUMO

As espécies de *Passiflora* são cultivadas em todo o mundo, pelos seus frutos comestíveis, propriedades medicinais e, mais recentemente, pelo seu valor ornamental. Porém, apesar de ser o principal centro de diversidade do gênero, é praticamente inexistente o cultivo no Brasil destas espécies com a finalidade exclusiva de ornamentação. Mesmo a luz sendo um dos fatores ambientais que mais influencia o crescimento das plantas, estudos a respeito do comportamento de plantas ornamentais sob diferentes níveis de sombreamento são escassos. O presente trabalho teve como principal objetivo avaliar o efeito de diferentes níveis de sombreamento (25, 50, 75% e pleno sol) sobre as características morfo-fisiológicas de *P. morifolia* Mast., *P. suberosa litoralis* (Kunth) K. Porter-Utley e *P. palmeri* var. *sublanceolata* Killip, visando selecionar espécies de sol e sombra para subsidiar projetos de paisagismo. O tratamento 50% de sombreamento foi o que apresentou melhores percentagens de germinação e índice de velocidade de emergência, para as três espécies em estudo. Além disso, este nível foi o mais indicado para formação de plântulas de *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, pois nessas condições as plântulas apresentaram maior crescimento vegetativo. Por outro lado, o crescimento inicial de plântulas de *P. suberosa litoralis* mostrou-se mais favorável sob pleno sol. As trocas gasosas foliares, emissão de fluorescência e teores de clorofila exibiram comportamento diferenciado para as três espécies sob os diferentes níveis de sombreamento, com *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* apresentando maiores taxas de  $A_{max}$  em tratamentos sombreados e *P. suberosa litoralis* sob pleno sol. As alterações na anatomia foliar foram similares para as três espécies, com o incremento da espessura do parênquima paliçádico e lacunoso e da espessura total sob alta irradiância. O comportamento fotossintético e as alterações na anatomia foliar de *P. suberosa litoralis*, sob pleno sol, demonstraram a capacidade de aclimação dessa espécie a ambientes com elevada irradiância, enquanto que em *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* tais parâmetros indicaram a plasticidade morfo-fisiológica destas espécies a adaptar-se em ambientes sombreados, evidenciando-se também, para *P. palmeri* var. *sublanceolata*, a fotoinibição da fotossíntese sob pleno sol. As observações sugerem que o uso de *P. suberosa litoralis* como planta ornamental deverá ser realizado em jardins sob pleno sol, como componente de cercas ou pégulas. Já as espécies *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* podem ser utilizadas como elementos decorativos de vasos para a ornamentação de interiores, em ambientes sombreados.

**Palavras-chave:** Passifloraceae; plantas ornamentais; intensidade de luz; características fotossintéticas; plasticidade anatômica.

## PHYSIOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL RESPONSES OF ORNAMENTAL SPECIES OF *Passiflora* TO SHADING

### ABSTRACT

The *Passiflora* species are grown worldwide for their edible fruits, chemical properties, and more recently by their ornamental values. In Brazil, it is practically inexistent the use of those species, exclusively for ornamental proposes, despite of the country being the principal center of diversity for the genus. Although light is one of the environmental factors that influence plant growth, the growth behavior of ornamentals under different light conditions as rare. The present work has as the main goal to evaluate the effect of different lights conditions (25, 50, 75% and full sun) on morpho-physiological characteristics of *P. morifolia* Mast., *P. suberosa litoralis* (Kunth) K. Porter-Utley and *P. palmeri* var. *sublanceolata* Killip, aiming to select sun and shade species for landscaping project. The 50% shade treatment showed the best results for germination percentage and emergency speed index for all three species under study. Also, this treatment was the best for seedlings formation of *P. morifolia* and *P. palmeri* var. *sublanceolata*, that showed higher vegetative growths. In the other hand, initial seedlings growth of *P. suberosa litoralis* was higher under full sun light conditions. The gas exchange rates, chlorophyll content, and floescence showed variation with light conditions. *P. morifolia* and *P. palmeri* var. *sublanceolata* had higher  $A_{max}$  under shading treatments as *P. suberosa litoralis* had higher rates under full sun light condition. The anatomical foliar alterations were similar for all tree species, with palisade and spongy mesophyll thickness increasing under higher irradiance. The photosynthetic behavior and anatomical foliar alterations of *P. suberosa litoralis* under full sun light conditions showed adaptation capacity of this specie for high irradiance environments, whereas in *P. morifolia* and *P. palmeri* var. *sublanceolata* the same parameters indicate adaptations for shading environments. *P. palmeri* var. *sublanceolata* showed photoinhibition of photosynthesis under full sun light condition. Therefore, this study suggests that *P. suberosa litoralis* can be used as ornamental plants in outdoor gardens, green live fence or pergola green cover. For *P. morifolia* and *P. palmeri* var. *sublanceolata* they can better used as indoor vase plants in shading environments.

**Key-Words:** Passifloraceae; ornamental plants; light regime; physiological characteristics; anatomical plasticity.

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

$\alpha$	Eficiência Quântica Aparente
$I_{\text{RFA}}$	Irradiância de Compensação
$A$	Taxa de Fotossíntese Líquida por Unidade de Área Foliar
AF	Área Foliar
AFE	Área Foliar Específica
$A_{\text{max}}$	Taxa Fotossintética Máxima em Irradiância de Saturação
AP	Altura de Plantas
BAG	Banco Ativo de Germoplasma
BSC	Biomassa Seca de Caule
BSF	Biomassa Seca de Folha
BSR	Biomassa Seca de Raiz
BST	Biomassa Seca Total
CE	Comprimento Médio de Entrenós
$C_i/C_a$	Razão entre a Concentração Intercelular e Ambiente de $\text{CO}_2$
CR	Comprimento do Sistema Radicular
DC	Diâmetro do Caule
DPV	Déficit de Pressão de Vapor
$E$	Taxa Transpiratória Foliar
$F_0$	Fluorescência Inicial da Molécula de Clorofila <b>a</b>
$F_v/F_m$	Rendimento Quântico Máximo do Fotossistema II
$g_s$	Condutância Estomática ao Vapor de Água
IVE	Índice de Velocidade de Emergência
NF	Número de Folhas
PSI	Fotossistema I
PSII	Fotossistema II
RAF	Razão de Área Foliar
RFA	Radiação Fotossinteticamente Ativa
$R_d$	Taxa Respiratória na Ausência de Luz

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 3.1 Variação diurna da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), temperatura e umidade relativa do ar referentes aos quatro níveis de sombreamento. 28
- Figura 3.2 Altura de plântulas de *P. morifolia* (a), *P. suberosa litoralis* (b) e *P. palmeri* var. *sublanceolata* (c), cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 46, 60, 74 e 88 dias após a emergência. Pontos são médias de 10 repetições. (\*) e (\*\*) representam diferença significativa a  $P \leq 0.05$  e  $P \leq 0.01$ , respectivamente, pelo teste *F*. 33
- Figura 3.3 Diâmetro do caule ao nível do 2º nó de *P. morifolia* (a), *P. suberosa litoralis* (b) e *P. palmeri* var. *sublanceolata* (c), cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 46, 60, 74 e 88 dias após a emergência. Pontos são médias de 10 repetições. (\*) e (\*\*) representam diferença significativa a  $P \leq 0.05$  e  $P \leq 0.01$ , respectivamente, pelo teste *F*. 34
- Figura 3.4 Número de folhas do eixo principal de *P. morifolia* (a), *P. suberosa litoralis* (b) e *P. palmeri* var. *sublanceolata* (c), cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 46, 60, 74 e 88 dias após a emergência. Pontos são médias de 10 repetições. (\*) e (\*\*) representam diferença significativa a  $P \leq 0.05$  e  $P \leq 0.01$ , respectivamente, pelo teste *F*. 35
- Figura 4.1 Curvas de resposta da taxa fotossintética líquida (*A*) à radiação fotossinteticamente ativa (RFA) para *P. morifolia* (a), *P. suberosa litoralis* (b) e *P. palmeri* var. *sublanceolata* (c), cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 200 dias após a emergência. Pontos são médias de três repetições ( $\pm$  EP). Equação:  $A = A_{\max} (1 - \exp(-\alpha \text{RFA}/A_{\max})) - R_d$ . 51
- Figura 4.2 Variação do déficit de pressão de vapor (DPV) (a) e temperatura foliar (b) para *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 200 dias após a emergência. Valores médios de três repetições ( $\pm$  EP). Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e letras maiúsculas entre espécies, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ). 55
- Figura 4.3 Rendimento quântico máximo do PSII ( $F_v/F_m$ ) (a) e fluorescência inicial da molécula de clorofila **a** ( $F_0$ ) (b) para *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 200 dias após a emergência. Valores médios de três repetições ( $\pm$  EP). Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e letras maiúsculas entre espécies, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ). 56

- Figura 5.1 Secções transversais da região mediana de folhas maduras de *P. morifolia*, submetidas a (a) 0%, (b) 25%, (c) 50% e (d) 75% de sombreamento. ad = epiderme adaxial, ab = epiderme abaxial, pp= parênquima paliçádico, pl = parênquima lacunoso. Escala: 60  $\mu$ m. 74
- Figura 5.2 Secções transversais da região mediana de folhas maduras de *P. suberosa litoralis*, submetidas a (a) 0%, (b) 25%, (c) 50% e (d) 75% de sombreamento. ad = epiderme adaxial, ab = epiderme abaxial, pp= parênquima paliçádico, pl = parênquima lacunoso. Escala: 60  $\mu$ m. 75
- Figura 5.3 Secções transversais da região mediana de folhas maduras de *P. palmeri* var. *sublanceolata*, submetidas a (a) 0%, (b) 25%, (c) 50% e (d) 75% de sombreamento. ad = epiderme adaxial, ab = epiderme abaxial, pp= parênquima paliçádico, pl = parênquima lacunoso, tr = tricomas. Escala: 60  $\mu$ m. 76

## LISTA DE TABELAS

Tabela 3.1	Variáveis climáticas referentes ao período experimental (agosto a dezembro de 2007).	26
Tabela 3.2	Porcentagem de germinação (%) e índice de velocidade de emergência (IVE) de sementes de <i>P. morifolia</i> , <i>P. suberosa litoralis</i> e <i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i> , cultivadas em diferentes níveis de sombreamento.	29
Tabela 3.3	Biomassa seca de raiz (BSR), caule (BSC), folha (BSF) e total (BST) de <i>P. morifolia</i> , <i>P. suberosa litoralis</i> e <i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i> , cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 94 dias após a emergência. Valores médios de cinco repetições ( $\pm$ EP).	39
Tabela 3.4	Área foliar total (AF), área foliar específica (AFE) e razão de área foliar (RAF) de <i>P. morifolia</i> , <i>P. suberosa litoralis</i> e <i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i> , cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 94 dias após a emergência. Valores médios de cinco repetições ( $\pm$ EP).	40
Tabela 3.5	Comprimento do sistema radicular (CR) e estimativa da razão parte aérea/raiz (PA/R) de <i>P. morifolia</i> , <i>P. suberosa litoralis</i> e <i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i> , cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 94 dias após a emergência. Valores médios de cinco repetições ( $\pm$ EP).	41
Tabela 4.1	Variáveis climáticas referentes ao período experimental (março a novembro de 2007).	46
Tabela 4.2	Parâmetros estimados derivados das curvas de saturação de luz para <i>P. morifolia</i> , <i>P. suberosa litoralis</i> e <i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i> , cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 200 dias após a emergência. Valores médios de três repetições ( $\pm$ EP).	52
Tabela 4.3	Taxa fotossintética líquida ( $A$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), taxa transpiratória ( $E$ ) e razão entre a concentração intercelular e ambiente de $\text{CO}_2$ ( $C_i/C_a$ ) de <i>P. morifolia</i> , <i>P. suberosa litoralis</i> e <i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i> , cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 200 dias após a emergência, em $\text{RFA} \geq 600 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Valores médios de três repetições ( $\pm$ EP).	54
Tabela 4.4	Teores de clorofila <b>a</b> , clorofila <b>b</b> , clorofila total e relação clorofila <b>a/b</b> de <i>P. morifolia</i> , <i>P. suberosa litoralis</i> e <i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i> , cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 221 dias após a emergência. Valores médios de três repetições ( $\pm$ EP).	59

Tabela 5.1	Altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC), comprimento médio de entrenós (CE) e número de folhas (NF) do eixo principal de <i>P. morifolia</i> , <i>P. suberosa litoralis</i> e <i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i> , cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 167 dias após a emergência. Valores médios de cinco repetições ( $\pm$ EP).	68
Tabela 5.2	Área foliar total (AF), biomassa seca de folhas (BSF) e área foliar específica (AFE) de <i>P. morifolia</i> , <i>P. suberosa litoralis</i> e <i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i> , cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 236 dias após a emergência. Valores médios de cinco repetições ( $\pm$ EP).	70
Tabela 5.3	Espessura ( $\mu\text{m}$ ) da epiderme adaxial (EAD) e abaxial (EAB), parênquima paliçádico (PP) e lacunoso (PL), mesofilo (MES) e espessura total da lâmina foliar (ET) de <i>P. morifolia</i> , <i>P. suberosa litoralis</i> e <i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i> , cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 207 dias após a emergência. Valores médios de quatro repetições ( $\pm$ EP). Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e letras maiúsculas entre espécies, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).	73

**SUMÁRIO**

<b>Resumo</b>	<b>vii</b>
<b>Abstract</b>	<b>viii</b>
<b>1 INTRODUÇÃO</b>	<b>1</b>
<b>2 REVISÃO DE LITERATURA</b>	<b>3</b>
<b>3 GERMINAÇÃO DE SEMENTES E CRESCIMENTO DE PLÂNTULAS DE <i>Passiflora</i> SOB DIFERENTES CONDIÇÕES DE SOMBREAMENTO</b>	<b>23</b>
3.1 INTRODUÇÃO	23
3.2 MATERIAL E MÉTODOS	25
3.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	29
3.4 CONCLUSÕES	42
<b>4 INFLUÊNCIA DO SOMBREAMENTO NA FOTOSSÍNTESE E NO TEOR DE CLOROFILAS EM PASSIFLORAS ORNAMENTAIS</b>	<b>43</b>
4.1 INTRODUÇÃO	43
4.2 MATERIAL E MÉTODOS	45
4.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	49
4.4 CONCLUSÕES	60
<b>5 PLASTICIDADE MORFO-ANATÔMICA DE ESPÉCIES DE <i>Passiflora</i> EM RESPOSTA AO SOMBREAMENTO</b>	<b>61</b>
5.1 INTRODUÇÃO	61
5.2 MATERIAL E MÉTODOS	63
5.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	64
5.4 CONCLUSÕES	77
<b>6 CONSIDERAÇÕES FINAIS</b>	<b>78</b>
<b>REFERÊNCIAS</b>	<b>80</b>



## 1 INTRODUÇÃO

O Brasil é considerado o centro de dispersão de muitas espécies de *Passiflora* (FERREIRA, 1994), oferecendo ao país uma condição privilegiada com relação aos seus recursos genéticos. A utilização de passifloras com fins ornamentais apresenta-se como um mercado em crescimento em países da Europa e América do Norte (VANDERPLANK, 2000). Porém, apesar de ser o principal centro de diversidade de espécies de *Passiflora*, o uso no Brasil destas com a finalidade exclusiva de ornamentação é praticamente inexistente (PEIXOTO, 2005). O valor ornamental das passifloras é conferido pelas belas flores que as diferentes espécies produzem, que exercem atração pelo seu tamanho, pela exuberância de suas cores e pela originalidade de suas formas (FALEIRO et al., 2005), além da variabilidade de formas foliares (SOUZA; PEREIRA, 2003).

As condições edafoclimáticas do Brasil, especialmente nas Regiões Norte e Nordeste, favorecem a produção de flores e plantas ornamentais de excelente qualidade. Nesse contexto, as plantas tropicais se mostram como uma excelente oportunidade para o Brasil expandir suas fronteiras agrícolas e aumentar a capacidade geradora de emprego e renda no campo. Estima-se que a floricultura brasileira movimente, no mercado interno, algo em torno de US\$ 750 milhões/ano, com uma área total cultivada de aproximadamente 5,2 mil ha (IBRAFLO/APEX, 2003). Estas informações, em conjunto, são um indicativo do grande potencial do segmento floricultura no Brasil, principalmente no que se refere às plantas ornamentais nativas. Porém, são escassos os estudos acerca do comportamento germinativo e crescimento de mudas, bem como de características morfo-fisiológicas de plantas ornamentais tropicais, incluindo espécies de *Passiflora* nativas com potencial para ornamentação, sob diferentes níveis de sombreamento. Tal carência de informações inibe uma compreensão mais definida dos fenômenos relacionados ao crescimento e desenvolvimento das plantas, das relações fonte-dreno e da qualidade dos produtos em pós-colheita (GUISELINI et al., 2004; MATTIUZ et al., 2006).

O conhecimento sobre os aspectos da germinação de sementes e crescimento de mudas das diversas espécies de passifloras é fundamental para a propagação, visando obter mudas de

qualidade comprovada para os mais distintos fins, e para a manutenção de Bancos de Germoplasma, buscando evitar a erosão genética. Estudos realizados nessa esfera são ainda incipientes e são muitos os entraves que envolvem o processo de germinação para as espécies de *Passiflora*, como a dormência e a presença de substâncias reguladoras no arilo que envolve as sementes, resultando em baixas percentagens de germinação, observadas por diversos autores para espécies silvestres (DUARTE FILHO et al., 1998; DELANOY et al., 2006). Além disso, diversos parâmetros de crescimento têm sido utilizados para avaliar o comportamento das mudas em relação ao sombreamento, sendo a altura e o diâmetro de caule usados com maior frequência (VERDIAL et al., 2000; ZANELLA et al., 2006). A produção de matéria seca, a área foliar e as relações entre a biomassa das partes aérea e radicular são variáveis também utilizadas na avaliação do crescimento das mudas quanto à luz (FARIAS et al., 1997), sendo que a capacidade de uma determinada espécie em adaptar-se às condições de sol ou sombra pode ser evidenciada pela avaliação do crescimento inicial das plantas em diferentes condições de disponibilidade luminosa (VALLADARES et al., 2000).

A disponibilidade luminosa tem efeitos importantes para a determinação de condições de cultivo específicas para cada espécie ou grupo vegetal, pois é o fator principal que regula a fotossíntese, particularmente no que se refere à assimilação de CO<sub>2</sub> (NOBEL, 1991; ZHANG et al., 2003). Respostas à variação da irradiância podem ocorrer em nível de folha e envolvem aclimatação do aparato fotossintético e alterações anatômicas, ou em nível de planta inteira como resultado das mudanças dos padrões de crescimento e alocação de biomassa (CHAZDON et al., 1996). O cultivo de *Passiflora* com fins ornamentais pode ocorrer sob várias condições: em jardins, seja em cercas, muros ou pérgulas, onde predomina o sol pleno; em estufas ou jardins de verão, cuja condição luminosa é de meia-sombra; ou em cultivo em vasos nos interiores de residências, onde há, deste modo, um maior sombreamento. Com isso, para cada uma destas situações é preciso determinar o efeito destes micro-ambientes, onde a luz consiste na principal variável sobre o desenvolvimento das espécies de interesse.

O presente trabalho teve como principal objetivo avaliar o efeito de diferentes níveis de sombreamento sobre a germinação, o crescimento inicial de mudas, as trocas gasosas foliares, a emissão de fluorescência, os teores de clorofila e a estrutura anatômica foliar em plantas de *P. morifolia* Mast., *P. suberosa litoralis* (Kunth) K. Porter-Utley e *P. palmeri* var. *sublanceolata* Killip, visando selecionar espécies de sol e de sombra para auxiliar projetos de paisagismo na elaboração de jardins e ornamentação de interiores, além de fornecer subsídios para a introdução da cultura de passifloras no próspero mercado de plantas tropicais ornamentais.

## 2 REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1 A família Passifloraceae

A primeira referência botânica à família Passifloraceae ocorreu em 1569, quando Nic Monardis descreveu uma espécie do gênero *Passiflora* L., a *P. incarnata*, denominada genericamente de “granadilla”. O primeiro grande trabalho de classificação e identificação de *Passiflora* foi realizado por Linnaeus, em 1745, quando foram descritas 22 espécies para o gênero. Posteriormente, Linnaeus descreveu 24 espécies de *Passiflora* na edição do ano de 1753 de *Species Plantarum*. Durante os próximos 100 anos o número de espécies descritas para o gênero aumentou gradualmente. Lamarck descreveu 35 espécies em 1789, enquanto Cavanilles incluiu 43 espécies em sua monografia, no ano de 1790. De Candolle incluiu 145 espécies em seu trabalho de 1828 e Roemer, em 1848, elevou este número para 225 espécies descritas. O maior trabalho, até então, relacionado à família Passifloraceae foi desenvolvido por M.T. Masters em 1872, no qual ele incluiu 202 espécies em Martiu’s *Flora brasiliensis*. Harms revisou e reclassificou a família Passifloraceae, entre os anos de 1893 e 1897, junto ao pesquisador E.P. Killip, um dos maiores expoentes em sistemática e taxonomia de passifloras (VANDERPLANK, 2000).

Em 1938, Killip publicou o trabalho intitulado *The American Species of Passifloraceae*, onde foram descritas 355 espécies do gênero *Passiflora*, sendo que mais dez espécies foram adicionadas a esta lista em sua revisão no ano de 1960. Esta obra de Killip ainda representa, atualmente, o estudo mais completo para o gênero *Passiflora*. John MacDougal publicou vários trabalhos relacionados ao tema, incluindo uma monografia intitulada *Revision of Passiflora Subgenus Decaloba Section Pseudodysosmia*, em 1994 (VANDERPLANK, 2000).

Atualmente existem divergências entre taxonomistas e sistematistas quanto ao número de gêneros da família e quanto ao número de espécies do gênero *Passiflora*. A sistemática de Passifloraceae não está ainda bem resolvida, pois além das numerosas espécies estarem

agrupadas em subgêneros, seções e, ou séries geralmente com frágeis limites de circunscrição (ULMER; MACDOUGAL, 2004), a última revisão abrangente para o grupo data de 1938, realizada por Killip. Pertencente a ordem Violales, a família Passifloraceae, atualmente, é composta por 18 gêneros e cerca de 630 espécies distribuídas nas regiões tropicais e subtropicais das Américas, Ásia e África (BARBOSA, 1998; VANDERPLANK, 2000). A maioria das espécies pertence ao gênero *Passiflora*. O segundo maior gênero, *Adenia*, apresenta cerca de 100 espécies (CRONQUIST, 1981), com ocorrência na África, Ásia e Oceania. Entre os outros gêneros, apenas *Basananthe* apresenta mais de 20 espécies, com sete gêneros monotípicos (ESCOBAR, 1988). A família Passifloraceae apresenta uma ampla distribuição geográfica, encontrando-se plantas silvestres nas Américas, Índia Ocidental, Galápagos, Austrália, Sudeste Asiático, Malásia, Filipinas, Polinésia e em algumas ilhas do Oceano Pacífico (VANDERPLANK, 2000). Todavia, acredita-se que tenha se originado nos trópicos, em seu habitat natural (Mata Atlântica), e dispersa para outras regiões após sua introdução na Europa no século XVII (VANDERPLANK, 2000).

### 2.1.1 O gênero *Passiflora*

No Brasil, a família Passifloraceae é representada por apenas cinco gêneros: *Dilkea*, *Mitostemma*, *Tetrastylis*, *Ancistrothyrsus* e *Passiflora*. O gênero *Passiflora* é originário da América do Sul e tem no Centro-Norte do Brasil o maior centro de distribuição geográfica (MEDINA et al., 1980; FERREIRA, 1994; MELETTI, 1998). Possui cerca de 485 espécies tropicais e subtropicais, das quais cerca de 150 a 200 são originárias do Brasil, apresentando um grande número de espécies nativas com elevada variabilidade fenotípica (BARBOSA, 1998; OLIVEIRA et al., 1998; VANDERPLANK, 2000; VIANA et al., 2003). O estado da Bahia possui 31 espécies relatadas (NUNES; QUEIROZ, 2006), constituindo-se num centro de expressiva diversidade. Dentre as espécies encontradas, três são endêmicas: *P. saxicola*, *P. bahiensis* e *P. mucugeana*. Os principais centros de diversidade no estado ocorrem na floresta atlântica do Sul da Bahia e na Chapada Diamantina. Além das três espécies endêmicas já citadas, foi observada a ocorrência de *P. alata*, *P. amethystina*, *P. capsularis*, *P. cincinnata* (na Bahia é encontrada praticamente em todo o estado), *P. contracta*, *P. edmundoi*, *P. edulis*, *P. foetida*, *P. galbana*, *P. haematostigma*, *P. luetzelburgii*, *P. malacophylla*, *P. mansoi*, *P. miersii*, *P. misera*, *P. mucronata*, *Passiflora* sp. (uma nova espécie endêmica da Bahia, sendo

encontrada apenas em uma pequena área próxima à cidade de Mucugê, na Chapada Diamantina), *P. nitida*, *P. odontophylla*, *P. organensis*, *P. pohlii*, *P. recurva*, *P. rhamnifolia*, *P. saxicola*, *P. setacea*, *P. sidaefolia*, *P. suberosa*, *P. trintae*, *P. villosa* e *P. watsoniana* (NUNES; QUEIROZ, 2006). Com isso, o Brasil é considerado o centro de dispersão de muitas espécies (FERREIRA, 1994), oferecendo ao país uma condição privilegiada com relação aos recursos genéticos dessas espécies.

O gênero *Passiflora* é constituído de trepadeiras de hábito herbáceo, com gavinhas, raramente ervas eretas ou plantas lenhosas, arbustivas ou arborescentes, que produzem flores de intrigante beleza (VANDERPLANK, 2000). Na maioria das espécies as flores permanecem abertas por apenas um dia, excetuando-se em algumas como *P. auranti*, que se mantêm abertas por até três dias, florescendo todo o ano, com um número abundante de flores. A raiz das passifloras é do tipo axial, podendo desenvolver raízes adventícias quando as plantas são propagadas por estacas. O caule na base é lenhoso tornando-se herbáceo em direção ao ápice da planta. São cilíndricos, 3-5 angulados ou quadrangulares, em geral estriados longitudinalmente. Os ângulos, às vezes, são conspicuamente alados. São vigorosos, semi-flexíveis e trepadores, muito ramificados e, em algumas espécies, podem apresentar-se glabros ou pilosos e atingir 5 a 10 m de comprimento (CUNHA et al., 2002).

Na maioria das espécies, as folhas são simples e alternas, raramente compostas como em *P. cirrhiflora*, elípticas ou orbiculares, pecioladas, inteiras ou lobadas, com três lobos no limbo foliar, e três nervuras, possuindo margem geralmente inteira e base arredondada (VANDERPLANK, 2000). As nervuras principal e secundárias são mais salientes na face abaxial e o pecíolo mede, geralmente, de 1 a 5 cm. As estípulas podem ser lineares ou foliáceas, persistentes ou decíduas. As gavinhas, ausentes em espécies lenhosas, geralmente solitárias, desenvolvem-se nas axilas das folhas (CUNHA et al., 2002). Apresentam brácteas pequenas ou foliáceas, verticiladas e alternadas no pedúnculo, algumas vezes decíduas.

Apresentam flores geralmente isoladas ou aos pares, em algumas espécies reunidas em inflorescências, hermafroditas, e normalmente muito vistosas. O cálice é tubuloso herbáceo ou subcarnoso, com cinco sépalas carnosas, membranáceas ou coriáceas, às vezes dorsalmente corniculadas ou aristadas próximo ao ápice. A corola tem cinco pétalas brancas ou coloridas, membranáceas, alternas às sépalas, livres ou levemente concrecidas na base, insertas nas bordas do tubo calicinal. A corona é formada de um a cinco verticilos, inserta na base do tubo calicinal e composta por filamentos diversos, de cores vivas e atraentes (LEITÃO FILHO; ARANHA, 1971; VANDERPLANK, 2000; ULMER; MACDOUGAL, 2004). A corona, juntamente com o androginóforo, longo tubo floral de órgãos sexuais,

femininos e masculinos, soldados e elevados, caracterizam a família Passifloraceae (ULMER; MACDOUGAL, 2004). O ovário é globuloso, ovóide ou fusiforme, unilocular, com placentação parietal e multiovulado. Os estiletos, em número de três, são livres ou conatos na base. O androceu é formado por cinco estames com filetes livres, insertos abaixo do ovário, e as anteras são dorsifixas (LEITÃO FILHO; ARANHA, 1971).

Seus frutos são caracterizados como bagas, geralmente indeiscentes, exceto em *P. capsularis* e *P. rubra* (cápsula loculicida), globosos ou ovóides, raramente fusiformes, possuindo, no geral, coloração amarela existindo, entretanto, frutos de coloração vermelha e roxa (VANDERPLANK, 2000; ULMER; MACDOUGAL, 2004), e que produzem um grande número de sementes. A casca é coriácea, quebradiça e lisa, protegendo o mesocarpo, no interior do qual estão as sementes. Estas são, em sua maioria, comprimidas, reticuladas, pontuadas ou transversalmente alveoladas, envolvidas por um arilo mucilaginoso (VANDERPLANK, 2000). As sementes são tidas como ortodoxas ou ortodoxas intermediárias, tolerantes à perda de umidade (NUNES; QUEIROZ, 2001).

A espécie *P. morifolia* Mast. pertence ao subgênero *Decaloba*, ocorrendo naturalmente na Guatemala, México, Venezuela, Bolívia, Colômbia, Brasil, Equador, Peru, Paraguai e Argentina (VANDERPLANK, 2000; MILWARD-DE-AZEVEDO; BAUMGRATZ; 2004). Na Região Sudeste do Brasil ela é encontrada em áreas de cerrado e de floresta pluvial sub-montanhosa, não apresentando diferenciação quanto à morfologia foliar (MILWARD-DE-AZEVEDO; BAUMGRATZ; 2004). Apresenta belas flores brancas, de tamanho médio, com corona de coloração arroxeadas, o que confere à espécie, juntamente com seu porte intermediário, características favoráveis ao cultivo em vasos para ornamentação de interiores. Floresce entre os meses de junho a outubro, apresentando frutos de fevereiro a julho (VANDERPLANK, 2000; MILWARD-DE-AZEVEDO; BAUMGRATZ; 2004).

A espécie *P. suberosa litoralis* (Kunth) K. Porter-Utley ocorre em quase toda a América do Sul e Central, Havaí, Nova Guiné, Fiji e Samoa, ocorrendo em duas diferentes formas nas Ilhas Galápagos (VANDERPLANK, 2000). Caracteriza-se como espécie heliófila, sendo encontrada, principalmente, nas bordas de mata preservadas, florestas secundárias, bem como em áreas de restingas litorâneas (SACCO, 1980). Na Região Sudeste do Brasil, ocorre em regiões de cerrados, de florestas pluviais montanhosas e sub-montanhosas e de restingas, encontrada com maior frequência na floresta atlântica (MILWARD-DE-AZEVEDO; BAUMGRATZ; 2004). As folhas trilobadas de *P. suberosa litoralis* são exemplos da grande variedade de formatos, tamanhos e tonalidades de verde das folhas dentro do gênero, tendo muitas espécies valor ornamental somente em função da folhagem (SOUZA; PEREIRA,

2003). A espécie floresce nos meses de fevereiro a julho e setembro a dezembro, apresentando pequenos frutos de coloração roxa, de setembro a julho (MILWARD-DE-AZEVEDO; BAUMGRATZ; 2004).

*P. palmeri* var. *sublanceolata* Killip é uma espécie ornamental tropical, trepadeira herbácea de médio porte, com flores de grande beleza, de pétala rosa e coroa roxa e branca, que já vem sendo utilizada como genitora em hibridações interespecíficas para a obtenção de híbridos ornamentais nos EUA e na Europa, como nos híbridos *P. 'Aurora'* e *P. 'Pink Jewel'* (ULMER; MACDOUGAL, 2004), bem como recentemente no Brasil, no cruzamento com *P. foetida*, gerando o híbrido ornamental UESC-HD13, ainda não registrado (ABREU et al., 2006).

As espécies de *Passiflora* podem ser propagadas através de sementes, estaquia, mergulhia ou enxertia, embora a multiplicação seminal seja a maneira mais usual para o estabelecimento de plantações comerciais, tendo em vista a facilidade de realização e o menor custo de produção das mudas, considerando-se principalmente a longevidade da cultura, que tem sido diminuída em função de problemas fitossanitários (LEONEL; PEDROSO, 2005). Porém, é recomendável a produção de mudas indexadas, com sanidade comprovada, para as espécies comerciais de *Passiflora* (LEONEL; PEDROSO, 2005). O conhecimento sobre os aspectos da germinação de sementes das diversas espécies de passifloras é fundamental para a propagação e manutenção de bancos de germoplasma, visando evitar a erosão genética. Estudos efetuados nesse gênero são ainda incipientes e muitos entraves envolvem o processo germinativo para as espécies de *Passiflora*, resultando em baixas percentagens de germinação, observadas por diversos autores para espécies silvestres (FERREIRA, 1996; DUARTE-FILHO, 1998; DELANOY et al., 2006). A literatura sobre a germinação de sementes de passifloras descreve um período lento e irregular associado a elevados índices de mortalidade (AKAMINE et al., 1972; LUNA, 1984). A remoção do arilo, mucilagem que envolve as sementes e está associada à ação de substâncias reguladoras que resulta numa germinação desuniforme, e o uso de reguladores de crescimento, como as giberelinas, são ferramentas utilizadas com sucesso para potencializarem a germinação de algumas espécies (CARVALHO, 1974; CORREA, 1978; RUGGIERO; SILVA, 1988; SÃO JOSÉ; NAKAGAWA, 1988; MELO, 1996; PASSOS et al., 2004). A propagação por meio de estaquia e enxertia não são muito utilizadas no Brasil, ao contrário do que ocorre em alguns países produtores, como a África do Sul e Austrália, que já propagam *P. edulis* e *P. edulis* f. *flavicarpa* através destas técnicas vegetativas (SALOMÃO et al., 2002).

A utilização das Passifloráceas pelo homem é grande e diversificada. A planta foi levada para o velho mundo envolvida na aura mística criada pelos jesuítas que a usavam para auxiliar na catequização dos índios, como símbolo da Paixão de Cristo. As folhas trilobadas representariam as lanças dos soldados e as cinco anteras eram símbolos das chagas de Cristo, denominando-as de “Flor da Paixão” (PEIXOTO, 2005). As espécies são cultivadas por suas características alimentícias, medicinais e, mais recentemente, ornamentais (LOPES, 1994; SOUZA; PEREIRA, 2003). O principal uso está na alimentação humana, com o consumo na forma de sucos, doces ou *in natura*, com o Brasil ocupando o posto de maior produtor mundial do maracujá comercial com uma produção de 330 mil toneladas, numa área de 33 mil ha, com o cultivo do maracujá-amarelo (*P. edulis* f. *flavicarpa*) em 95% dos plantios do país (RUGGIERO et al., 1996). A Bahia destaca-se como o estado de maior produção nacional com 77 mil toneladas, numa área plantada de 7,8 mil ha de *P. edulis*. Até o final da década de 80, Brasil, Venezuela, Colômbia, Peru e Equador somavam juntos mais de 80% da produção mundial de *P. edulis* e *P. edulis* f. *flavicarpa* (MENZEL; SIMPSON, 1988). Cerca de 60 espécies podem ser utilizadas na alimentação humana. Dentre as espécies mais cultivadas no Brasil e em toda América tropical, para a obtenção de frutos para consumo *in natura* ou para fins de industrialização destacam-se: *P. edulis* f. *flavicarpa*, *P. edulis*, *P. alata*, *P. quadrangularis*, *P. macrocarpa*, *P. caerulea* e *P. laurifolia*, com a espécie *P. edulis* f. *flavicarpa* destacando-se como a mais cultivada no Brasil (OLIVEIRA et al., 1994).

No Brasil, as maiores tentativas de melhoramento genético de *Passiflora* estão direcionadas para o aumento da produtividade dos frutos (KING, 2000) e resistência a doenças, como a virose do PWV (vírus do endurecimento dos frutos), a fusariose e a bacteriose por *Xanthomonas exonopodis*, em *P. edulis* f. *flavicarpa* (MELETTI et al., 2005), sendo que a caracterização do germoplasma de passifloras é algo recente no País (VIEIRA, 1997; MELETTI, 1998; OLIVEIRA et al., 1998; MELETTI et al., 2000). O valor medicinal é muito difundido devido às propriedades calmantes da passiflorina, um sedativo natural encontrado nas folhas e nos frutos (DHAWAN et al., 2004). É também rico em vitamina C, cálcio e fósforo (SOUZA; MELETTI, 1997). Na medicina tradicional, diferentes espécies de *Passiflora* são empregadas como sedativo, ansiolítico e antiespasmódico na forma de extratos, tinturas e infusos. Estudos farmacológicos têm buscado fundamentar essas atividades, sem, no entanto comprová-las ou atribuí-las efetivamente a qualquer classe de compostos químicos presentes, como flavonóides e alcalóides (DHAWAN et al., 2004). Atualmente, o uso de espécies de *Passiflora* estendeu-se, também, à indústria de cosméticos, devido a propriedades



retardadoras do envelhecimento de alguns compostos químicos presentes nas folhas e frutos, como os flavonóides.

### **2.1.2 *Passiflora* como plantas ornamentais**

O uso das passifloras como plantas ornamentais em casas de vegetação é citado desde 1625, com as espécies *P. caerulea* e *P. incarnata*, e hoje tem se destacado em muitos países europeus e nos EUA no mercado de mudas híbridas (VANDERPLANK, 2000), as quais são divulgadas mundialmente pela revista *Passiflora* (KING, 2000), com sementes largamente comercializadas na Internet e cultivadas em jardins de verão (RUSHING, 2003). O uso com finalidade ornamental no Brasil é praticamente inexistente, embora sejam plantas de clima essencialmente tropical, não exigindo, assim, nenhuma prática mais onerosa como a construção de estufas especiais, como é feito em países de clima não tropical e que cultivam essas espécies (SOUZA; PEREIRA, 2003). Isso pode ser verificado pela quase inexistência de programas de hibridação específicos para essa finalidade, com o intuito de desenvolver mudas híbridas que agreguem valores atraentes ao mercado de plantas ornamentais próprios de cada região do país e aproveitando-se o germoplasma nativo. Na Região Sudeste, por exemplo, o cultivo de *P. alata* (maracujá-doce) está associado ao consórcio de produção e ornamentação de cercas e pérgulas (PEIXOTO, 2005), não existindo cultivo com finalidade estritamente ornamental. Em contraposição, muitos híbridos de passifloras com valor ornamental têm sido produzidos em países do Hemisfério Norte, com clima menos favorável que o nosso, fazendo destas plantas elementos de decoração e também de renda para seus produtores há mais de um século (VANDERPLANK, 2000; PEIXOTO, 2005).

O valor ornamental é conferido pelas belas flores que a planta produz, que exercem atração pelo seu tamanho, pela exuberância de suas cores e pela originalidade de suas formas (FALEIRO et al., 2005). As características que inserem as passifloras na lista de plantas ornamentais são as flores vistosas, de coloração forte e brilhante, o número abundante de flores, o florescimento mais de uma vez ao ano e a variabilidade de formas foliares (SOUZA; PEREIRA, 2003). As passifloras podem ser cultivadas de modo decorativo, com efeito harmonioso entre vaso e planta (SOUZA et al., 2006), além do seu uso como planta ornamental ser citado, também, para a ornamentação de jardins, seja em cercas, muros ou pérgulas (VANDERPLANK, 2000; ULMER; MACDOUGAL, 2004). Assim, o cultivo em

vasos de médio ou grande porte é perfeitamente possível, aliado a um suporte adequado e a uma poda criteriosa da planta, de maneira a mantê-la dentro dos limites desejados (PEIXOTO, 2005). Além disso, a ampla utilização dessas espécies em jardins pode ser encarada como uma medida de conservação (manutenção e multiplicação) desse germoplasma, que muitas vezes está restrito a áreas que estão sofrendo erosão genética em função, principalmente, do desmatamento que avança por seu habitat natural (SOUZA; PEREIRA, 2003). A preservação de germoplasma de *Passiflora* no Brasil tem sido feita em Bancos de Germoplasma e, ou em coleções de campo, como a coleção da UNESP, em Jaboticabal, SP; do IAC, em Campinas, SP; da ESALQ, em Piracicaba, SP; da UESB, em Vitória da Conquista, BA (BRUCKNER; OTONI, 1999); e desde 2004, no Banco Ativo de Germoplasma da UESC, em Ilhéus, BA.

### **2.1.3 Aspectos Ecofisiológicos e Anatômicos de *Passiflora***

Características relacionadas ao comportamento de passifloras, nas diferentes regiões produtoras, são freqüentemente reportados sob o ponto de vista de produção, não se atentando devidamente aos aspectos anatômicos, morfológicos e fisiológicos (VASCONCELLOS et al., 2005). Diversos autores têm demonstrado que a produção de *P. edulis* f. *flavicarpa* e *P. edulis* encontra-se confinada a certas épocas do ano com a frutificação afetada por mudanças na temperatura, fotoperíodo, radiação solar e precipitação pluvial (MENZEL; SIMPSON, 1994; CAVICHIOLI et al., 2006). Estas plantas florescem e frutificam em vários meses do ano. Consideradas plantas de “dias longos”, necessitam entre 11 (WATSON; BOWERS, 1965; MELETTI et al., 2000) a 12 horas de luz (PIZA JÚNIOR, 1993) para florescer. Menzel & Simpson (1988) verificaram menor produção de *P. edulis* com a diminuição dos níveis de radiação solar, não observando flores sob intenso sombreamento. O período produtivo da cultura concentra-se nos meses de dezembro a julho, e os maiores preços da fruta são obtidos entre agosto e novembro, devido à diminuição da oferta do produto que está relacionada à menor duração do período luminoso. A iluminação artificial pode ser aplicada com a finalidade de se prolongar o fotoperíodo, permitindo controlar o florescimento. Todavia, a maioria desses estudos não se reporta aos modelos de crescimento vegetativo, ao efeito sobre as taxas fotossintéticas e às relações fonte-dreno das plantas (VASCONCELLOS et al., 2005).

Vasconcellos et al. (2005), avaliando a capacidade fotossintética de três espécies de *Passiflora*, observaram que *P. giberti* apresentou valores médios da taxa de fotossíntese

líquida ( $A$ ) na ordem de  $15 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , enquanto que *P. cincinnata* e *P. edulis* f. *flavicarpa* apresentaram valores médios em torno de 13,5 e 9,5  $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectivamente. A principal constatação dos referidos autores foi a redução dos valores da taxa de fotossíntese líquida da ordem de 85 a 95% nas folhas localizadas nas porções internas do dossel das plantas, indicando que o auto-sombreamento interferiu efetivamente na disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa (RFA). Da mesma forma, a condutância estomática ( $g_s$ ) e a transpiração ( $E$ ) são afetadas pela localização das folhas de *Passiflora*, levando também a um menor valor das taxas fotossintéticas dessas folhas pela não abertura dos estômatos (VASCONCELLOS et al., 2005).

Na avaliação da emissão de fluorescência da clorofila, os valores de  $F_v/F_m$  revelam as condições do aparato fotossintético das folhas. Os valores de  $F_v/F_m$  entre 0,75 e 0,85 demonstram eficiente conversão da energia luminosa em nível de fotossistema II, o PSII (TAIZ; ZEIGER, 2003). De acordo com Vasconcellos et al. (2005), *P. giberti*, *P. cincinnata* e *P. edulis* f. *flavicarpa* não apresentaram problemas em seu aparato fotossintético. Os valores reduzidos observados de taxa fotossintética líquida foram limitados então pela RFA, pois, se as folhas sombreadas recebessem quantidade maior de irradiância, seria possível um acréscimo considerável na taxa fotossintética líquida. Portanto, baseado nessas informações, é possível justificar a poda desses ramos, uma vez que suas folhas não produzem fotoassimilados adequados por ausência total ou parcial de luz, comportando-se, assim, como um órgão-dreno (VASCONCELLOS et al., 2005).

Alguns autores relatam que espécies e híbridos de *Passiflora*, quando expostas a elevações na temperatura do ar e do solo, aumentam a área foliar, o número de folhas e o comprimento da planta (MEINKE; KARNATZ, 1990), aceleram o desenvolvimento de flores, maturação e biomassa seca dos frutos, bem como aumentam o número de sementes (UTSUNOMIYA, 1992). Observaram-se respostas fisiológicas contrárias em espécies submetidas a um decréscimo gradativo do potencial hídrico do solo (MENZEL et al., 1986), com a biomassa seca de folha, raiz e caule, área foliar, número de botões florais e abertura de flores reduzindo em resposta ao estresse hídrico. Além disso, Turner et al. (1996) acreditam que o déficit hídrico do solo é impactante na expansão das raízes de espécies de *Passiflora*, reduzindo a expansão foliar e promovendo maturação precoce.

De acordo com López-Merúvia et al. (1993a,b) e Kurtz et al. (2003), as folhas de *Passiflora* são hipoestomáticas, com estômatos anomocíticos no mesmo nível das demais células epidérmicas, observando a presença de cutícula relativamente delgada em ambas as faces. A epiderme é uniestratificada, com células periclinalmente alongadas, com muitas

espécies apresentando cera epicuticular. O mesofilo, de organização dorsiventral, é composto por uma camada de células paliçádicas e cerca de seis estratos constituindo o parênquima esponjoso. As células do parênquima paliçádico têm formato basicamente alongado e estreito e as células do parênquima esponjoso são lobadas. Verifica-se a presença de idioblastos contendo drusas de oxalato de cálcio. Os feixes vasculares são colaterais com calotas de fibras perivasculares junto ao floema e apresentam-se envolvidos por uma bainha parenquimática. A nervura principal, em secção transversal, tem formato biconvexo com maior proeminência junto à face abaxial. Com o floema voltado para periferia, o xilema assume uma posição centrípeta e os elementos traqueais dispõem-se radialmente (LÓPEZ-MERÚVIA et al., 1993a,b; KURTZ et al., 2003). Tricomas tectores unicelulares foram descritos em *P. edulis*, *P. tuberosa*, *P. suberosa* e *P. foetida* var. *moritziana*, tricomas tectores pluricelulares em *P. incarnata* e *P. oerstedii* e tricomas glandulares em *P. suberosa* (FREITAS, 1985).

## 2.2 Potencial Econômico de Plantas Ornamentais Tropicais

O mercado mundial de flores e plantas ornamentais movimentava, em sua cadeia produtiva, cerca de US\$ 64 bilhões/ano (SCHERER, 2006), concentrado, principalmente, em países como Holanda, Colômbia, Itália, Dinamarca e Bélgica. Estima-se que a floricultura brasileira movimentava, no mercado interno, algo em torno de US\$ 750 milhões/ano, com uma área total cultivada de aproximadamente 5,2 mil ha (IBRAFLOR/APEX, 2003). Porém, as exportações nacionais de produtos de floricultura no ano de 2002 foram de apenas US\$ 14,9 milhões, sendo que as mudas de flores e plantas ornamentais representaram cerca de 52% (US\$ 73,3 milhões) do total relativo ao período de 1992 a 2002 (PEROSA, 2002). Verifica-se, também, que a participação brasileira é de apenas 0,3% no fluxo internacional, com potencial de crescimento estimado em 1,5% (JUNQUEIRA; PEETZ, 2002). Estes dados, em conjunto, são um indicativo do grande potencial do segmento floricultura no Brasil, principalmente no que se refere às plantas ornamentais nativas. Junqueira & Peetz (2002) apontam a Holanda (46,06%), a Itália (21,65%) e o Japão (10,9%) como os principais importadores de mudas de plantas ornamentais produzidas no Brasil.

De acordo com Aki & Perosa (2002), a chegada do ano 2000 trouxe nova perspectiva para o mercado de flores tropicais no Brasil, com o crescimento do setor coincidindo com o fortalecimento do real sobre o dólar e a maior valorização das exportações pelo Governo

Federal. Apesar da notável expansão da produção brasileira, atingindo regiões até então incipientes com relação à produção de flores e plantas ornamentais, a atividade ainda é concentrada no Estado de São Paulo, representando cerca de 71,8% da área cultivada total do país, seguido por Santa Catarina (11,6%) e Minas Gerais (2,8%) (IBRAFLOR/APEX, 2003).

As condições climáticas do Brasil proporcionam a produção de flores tropicais de excelente qualidade e com tonalidades mais vivas. Nesse contexto, as flores tropicais se mostram como uma excelente oportunidade para o Brasil expandir suas fronteiras agrícolas e aumentar a capacidade geradora de emprego e renda no campo. A produção de flores e plantas ornamentais no Nordeste concentra-se, principalmente, nos estados de Pernambuco, Bahia, Ceará e Alagoas, ocupando áreas mais privilegiadas em termos climáticos e de oferta de água (BRAINER; OLIVEIRA, 2006), abrangendo aproximadamente 1.766 produtores de flores e plantas ornamentais responsáveis por 180 ha. O Estado da Bahia, com sua grande diversidade de clima e solo, pode ser considerado como um berço natural para produção de flores e plantas ornamentais, das mais exóticas às espécies nativas, como as passifloras.

A Bahia apresenta uma expressiva ocorrência de espécies de *Passiflora*, com 31 espécies relatadas, como a *P. villosa*, *P. galbana* e as nativas *P. saxicola*, *P. mucugena* e *P. bahiensis* (NUNES; QUEIROZ, 2006). De acordo com Junqueira & Peetz (2002), as exportações baianas concentram-se no segmento de mudas de plantas ornamentais (79,66%), com destaque para as flores e folhagens tropicais que constituem itens de elevado potencial de exportação pela Bahia. Em 2001 foi criado o Comitê Baiano de Floricultura e Plantas Ornamentais, integrado pelas associações de produtores, secretarias estaduais, Sebrae, instituições financeiras e de pesquisas. Em 2002 foi fundada a Associação Baiana de Produtores de Flores e Plantas Ornamentais (ASBAFLOR), com a missão de congregar produtores independentes, associações e empresas produtoras de todo o estado da Bahia. Em Ilhéus, no sul da Bahia, a Associação dos Produtores de Flores Tropicais (FLORASULBA) conta com cerca de 60 associados que cultivam cerca de 40 ha de helicônias, alpínias, bastão do imperador, antúrios e outras espécies (SCHERER, 2006).

Os países desenvolvidos apresentam elevado consumo *per capita*, porém, a maioria apresenta limitações para o cultivo de flores tropicais devido às condições climáticas desfavoráveis. Estes fatores vêm incentivando cada vez mais a produção destas flores no Brasil, principalmente nas Regiões Nordeste e Norte, devido ao clima, disponibilidade de terra, água, energia e mão de obra (LOGES et al., 2005). Nesse mercado, as flores e plantas tropicais ornamentais nativas do Brasil são apontadas como de grande potencial estratégico de crescimento no mercado internacional, seja pela beleza de suas cores, exotividade de suas

formas e maior durabilidade, sendo que os países importadores têm mostrado grande receptividade e interesse. Conforme Demarchi (2001), apesar das rosas, cravos e tulipas ainda representarem em torno de 70% da demanda mundial, as flores tropicais já ganharam espaço nesse mercado, como é o caso de orquídeas e antúrios. Outras espécies já estão conquistando o exterior, dentre elas destacam-se bromélias, alpínias, musáceas e helicônias (ANEFALOS; GUILHOTO, 2003). A categoria de plantas ornamentais tropicais se destaca como a de maior produção no país (58,3%) e a de maior área cultivada, com 2,6 mil ha, destacando-se os arbustos e trepadeiras (901,4 ha) (IBRAFLOR/APEX, 2003). Não foram encontrados dados acerca da produção e cultivo de espécies de *Passiflora* com finalidade estritamente ornamental no Brasil.

A inserção de plantas nativas com potencial ornamental na cadeia produtiva e sua disponibilização para a comercialização representam um diferencial em um mercado altamente competitivo, ávido por novidades e com tendência a valorização de produtos considerados de impacto ambiental reduzido (HEIDEN et al., 2006). A redução no uso de espécies exóticas, ou sua substituição por espécies nativas com potencial ornamental, é a grande tendência do paisagismo moderno. O'Brien (1996) afirma que nos EUA existem tendências que podem influenciar o setor de plantas ornamentais, destacando a redução de tempo, dinheiro e conhecimento que a maioria das famílias tem para investir na implantação e manutenção de jardins, a redução do tamanho médio das áreas verdes, o crescente uso de jardins como espaços ativos e de lazer ao ar livre, os custos progressivos de água, fertilizantes e produtos químicos e a restrição ou limitação de água para uso em jardins. Muitas dessas características encaixam-se nos benefícios oferecidos pelo cultivo de plantas nativas (HEIDEN et al., 2006).

Estabelecer um conjunto de características ornamentais desejáveis é o primeiro passo no desenvolvimento de uma estratégia de introdução de uma nova planta para cultivo (O'BRIEN, 1996). Chamas & Matthes (2000) elaboraram um *Índice Composto de Potencial Ornamental de Espécies Tropicais*, no qual propõem um método sistemático e criterioso para o levantamento do potencial ornamental de espécies nativas, em que, a partir de procedimentos de campo sistematizados, são feitos registros e coletas de dados bióticos e abióticos. A análise da potencialidade baseia-se em caracteres morfológicos, fenológicos e de rusticidade, bem como em quantidade de indivíduos ou populações disponíveis, facilidade reprodutiva para o cultivo, prazo para aplicabilidade e originalidade da espécie. Os mesmos autores salientam a importância de manter coleções *ex situ* para a obtenção das primeiras informações sobre o comportamento em cultivo. Seja qual for o objetivo da prospecção de

novas plantas ornamentais a partir das espécies nativas (a utilização em um paisagismo de cunho ecológico ou o desenvolvimento de novos produtos), existe um grande terreno a ser pesquisado, visto que a diversidade da flora brasileira é inquestionável (HEIDEN et al., 2006).

O setor de plantas ornamentais brasileiro ainda tem grande potencial a ser explorado, porém há algumas restrições para que eleve a sua pequena abrangência no mercado internacional, podendo-se citar entre elas a não adequação de mudas aos padrões de qualidade. Aliado a isso há uma limitada expansão interna devido, principalmente, a barreiras culturais ao maior consumo de flores no País (ANEFALOS; GUILHOTO, 2003). Entretanto, segundo Bongers (2000), com o desenvolvimento de pesquisas próprias e incremento à produção e distribuição, a floricultura está se tornando uma nova realidade econômica no Brasil. Além disso, a atividade é perfeitamente compatível com a pequena propriedade e ao alcance de produtores menos favorecidos. Os desafios a serem vencidos abrangem a aplicação de tecnologias avançadas nos sistemas de produção, uso de material genético adequado, treinamento e capacitação da mão de obra, profissionalismo nas áreas gerencial, comercial, de logística e distribuição, explorações das aptidões regionais, organização das estruturas comerciais e incentivos a tecnologias de embalagem e pós-colheita (ANEFALOS; GUILHOTO, 2003).

### **2.3 Respostas Morfo-Fisiológicas das Plantas à Variação da Irradiância**

O efeito do sombreamento nos processos fisiológicos de diversas culturas é muito complexo e envolve, dentre outros fatores, a diminuição da intensidade de radiação luminosa, da temperatura e do movimento do ar, além de afetar a umidade relativa do ar e a umidade do solo (COSTA et al., 1998; ZHANG et al., 2003; DAMATTA, 2004). Respostas ao aumento da irradiância podem ocorrer em nível de folha e envolvem aclimação do aparato fotossintético, ou em nível de planta inteira como resultado das mudanças dos padrões de crescimento e alocação de fotoassimilados (CHAZDON et al., 1996). As plantas adaptam-se à intensidade da luz, regulando a morfologia de suas folhas, sua composição e estrutura e seu estado fisiológico, que como uma das conseqüências principais gera a alteração de suas vias metabólicas primárias e secundárias, originando desta forma, as mais diferentes respostas no que diz respeito aos seus processos anabólicos e catabólicos, na tentativa de permitir através destas regulações o alcance de seu estado funcional máximo (NOBEL, 1991).

A fotossíntese de plantas de ambientes sombreados requer a maximização da quantidade de luz absorvida, conjuntamente a pequenas taxas de perda de carbono através da respiração e fotorespiração (ZHANG, et al., 2003). Constatou-se a existência de um processo de adaptação à variação da intensidade de luz, tanto em folhas maduras de algumas espécies arbustivas (BJÖRKMAN; HOLMGREN, 1963; BUNCE et al., 1977) como de espécies arbóreas da floresta tropical (KAMALUDIN; GRACE, 1992). Além da taxa fotossintética, a respiração, a eficiência quântica do PSII, a anatomia e estrutura foliar e, até mesmo, as características fenológicas, como longevidade da folha, podem ser alteradas pelo efeito da intensidade de luz durante a ontogenia foliar (BOARDMAN, 1977; KAMALUDIN; GRACE, 1992; MÜLLER et al., 1992). Plantas de sombra apresentam valores extremamente reduzidos de irradiância de compensação, devido, principalmente, a seus baixos valores da taxa respiratória na ausência de luz ( $R_d$ ) (SIMS, PEARCY, 1991; CHEN; KLINKA, 1997).

A composição do aparato fotossintético é altamente sensível a alterações na quantidade e na qualidade espectral da energia luminosa (MURCHIE; HORTON, 1997). Estudos comparativos detalhados apresentaram diferenças entre folhas de sol e de sombra quanto à quantidade de diversos componentes, como a Rubisco, citocromos, centros de reação dos fotossistemas I (PSI) e PSII e enzimas respiratórias, todas expressas por unidade de área foliar (BJÖRKMAN, 1981; ANDERSON, 1986; ANDERSON; OSMOND, 1987; TERASHIMA; HIKOSAKA, 1995; NOGUCHI et al., 1996). Em elevadas irradiâncias, a quantidade de Rubisco e o centro de reação do PSII aumentam com a expansão do complexo coletor de luz do PSII (EVANS, 1989; HIKOSAKA; TERASHIMA, 1995).

A emissão de fluorescência da clorofila é utilizada como um mecanismo eficiente para medições fotossintéticas (GENTY et al., 1989), especialmente em ambientes que propiciam condições de estresse (ZHANG, et al., 2003). Os métodos atuais para medições da emissão de fluorescência da clorofila nos fornecem informações rápidas e não destrutivas acerca da conversão, transferência e dissipação da energia luminosa em nível de PSII (BILGER et al., 1995). Lovelock et al. (1994) observaram um rápido decréscimo na relação  $F_v/F_m$  em plantas tropicais sob elevadas irradiâncias. A razão  $F_v/F_m$  indica as condições do aparato fotossintético das folhas. Valores de  $F_v/F_m$  entre 0,75 e 0,85 demonstram eficiente conversão da energia luminosa em nível de PSII (TAIZ; ZEIGER, 2003).

A fotoinibição é definida como a inibição da fotossíntese causada por excessos de luz. A imposição de fatores adicionais de estresse durante a exposição a altas irradiâncias aumenta o potencial de efeitos fotoinibidores. A exposição prolongada das plantas a excessos de luminosidade pode resultar na fotodestruição dos pigmentos fotossintéticos (POWLES, 1984).



Esse fenômeno é chamado de foto-oxidação e pode causar a morte de células ou mesmo do organismo (HENDREY et al., 1997). Entretanto, o termo fotoinibição vem sendo utilizado para definir uma lenta e reversível redução na eficiência fotossintética dependente da irradiância e leva à diminuição parcial da capacidade de converter a energia radiante em matéria seca (LONG et al., 1994; KRAUSE et al., 1995; LAING et al., 1995). Sob baixa intensidade de radiação luminosa (menos de  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), mais de 80% da energia quântica absorvida pode ser utilizada pela fotossíntese (BJÖRKMAN; DEMMIG-ADAMS, 1987); quando a intensidade de luz aproxima-se de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (cerca de 50% da luz solar disponível), menos de 25% da energia quântica absorvida é utilizada; e, sob condições de pleno sol, essa taxa diminui para 10% (LONG et al., 1994). No geral, plantas adaptadas a condições de pleno sol são hábeis para aclimação e crescimento em condições de sombra. Além disso, essas plantas apresentam uma grande capacidade para o uso da luz na fotossíntese e no ciclo das xantofilas (DEMMIG-ADAMS et al., 1995).

Na prática, as conseqüências da fotoinibição são a redução na eficiência quântica máxima de absorção de  $\text{CO}_2$  e liberação de  $\text{O}_2$ ; redução da atividade do PSII; e, a longo prazo, redução na taxa fotossintética máxima (BOESE; HUNER, 1992; LONG et al., 1994). Diversos trabalhos reportam que a fotoinibição do PSII é inversamente proporcional a fosforilação das proteínas do PSII (WALTERS; HORTON, 1993; LONG et al., 1994; ALVES et al., 2002). A resposta mais rápida ao incremento de luz é o aumento da dissipação térmica do complexo antena e, ou do centro de reação do PSII, associado ao desenvolvimento de uma variação de pH ( $\Delta\text{pH}$ ) transtilacoidal (WALTERS; HORTON, 1993). Essa alteração no pH pode resultar numa inativação reversível do centro de reação do PSII por perda de íons  $\text{Ca}^{+2}$ , aumentando a dissipação térmica em nível de centro de reação (LONG et al., 1994). Além disso, esse  $\Delta\text{pH}$  pode levar à agregação de proteínas e moléculas de clorofila que compõem o complexo antena, levando ao aumento da taxa de dissipação térmica no complexo antena (ALVES et al., 2002). A taxa específica do metabolismo de carbono necessário para evitar a fotoinibição pode variar de acordo com a irradiância na qual as plantas são submetidas durante o experimento e a irradiância sob a qual as plantas se desenvolvem (ALVES et al., 2002).

As clorofilas e os carotenóides são pigmentos presentes nos vegetais, capazes de absorver a radiação visível, desencadeando as reações fotoquímicas da fotossíntese, processo essencial para a sobrevivência vegetal e por isso denominado metabolismo primário (SEIFERMAN-HARMS, 1987). O tipo, quantidade e incorporação de carotenóides dentro do aparato fotossintético dependem da qualidade e quantidade de luz (MACMAHON et al.,

1991). Conforme o pigmento, diferente é a faixa espectral absorvida para desencadear o processo fotossintético. A clorofila **a** tem absorção máxima na faixa do azul e vermelho (400 a 700 nm), onde localiza-se o espectro de ação para a fotossíntese (HALL; RAO, 1980). Os pigmentos acessórios, como os carotenóides, absorvem na faixa do azul e ultravioleta (WELBURN, 1994). A combinação das clorofilas (**a** e **b**) e dos pigmentos acessórios capacita as plantas a captarem a maior parte de energia luminosa, sendo esta absorção um dos fatores ligados à eficiência fotossintética das plantas, ao crescimento e à adaptabilidade a diversos ambientes (ENGEL; POGGIANI, 1991).

O aumento do sombreamento provoca alterações, em nível de folha, como por exemplo, na relação dos complexos fotossintéticos, e conseqüente redução na razão de clorofila **a/b** (BOARDMAN, 1977; BJÖRKMAN, 1981; LEE, 1988; CHOW et al., 1991; CHAZDON, 1992). Entretanto alguns autores não encontraram diferenças entre estas proporções (INOUE, 1983; GRAÇA, 1983; NYGREN; KELLOMAKI, 1983). A diminuição da razão clorofila **a/b** pode ser considerada como uma adaptação cromática para ajudar no balanço da absorção de luz entre os PSI e PSII (BJÖRKMAN, 1981; ANDERSON, 1986). A menor razão entre clorofila **a/b**, em folhas submetidas à baixa irradiância, deve-se a maior quantidade de membranas tilacóides (BJÖRKMAN; HOLMGREN, 1963; BOARDMAN, 1977; ANDERSON; OSMOND, 1987). A mudança na razão clorofila **a/b** pode ser uma indicação da variação do tamanho da unidade fotossintética. O aumento paralelo do teor de clorofila total e a diminuição na razão clorofila **a/b**, indicam um aumento do tamanho da unidade fotossintética, em conseqüência do maior desenvolvimento das antenas coletoras de luz dos PSII e PSI (LICHTENTHALER et al., 1982; WILD et al., 1986). A eficiência de absorção de luz pela folha depende do teor de clorofila por unidade de área, pois quanto maior o teor de clorofila maior será a proporção de luz incidente absorvida (BJÖRKMAN, 1981).

Uma maior proporção relativa de clorofila **b** em plantas sombreadas é uma característica importante, pois possibilita a captação de energia de outros comprimentos de onda e transferência para uma molécula específica de clorofila **a**, que efetivamente toma parte das reações fotoquímicas da fotossíntese (WHATLEY; WHATLEY, 1982; TAIZ; ZEIGER, 2003). Este aumento relativo pode estar ligado a um aumento da proporção do complexo coletor clorofila **a/b** proteína, associado ao PSI nos “grana”, em relação ao complexo P700 (que contém somente clorofila **a** - proteína) do PSII nos tilacóides e que é facilmente foto-oxidado (THORNBER, 1975). Um outro fator pode ser a maior proporção de “grana” em cloroplastos de folhas de sombra (MITCHELL, 1979). Segundo Gabrielsen (1948), a proporção de luz incidente que é refletida é maior quando a concentração de pigmentos na

folha é baixa, porque a luz refletida de uma camada mais interna terá uma menor chance de ser recapturada no seu caminho de volta à superfície. Ainda para o mesmo autor, quanto menor a concentração de clorofila na folha, maior será o aumento relativo da absorção de luz devido a um aumento nesta concentração inicial. Esta relação pode ser observada também para a clorofila extraída, embora as propriedades ópticas das folhas não sejam as mesmas que a da clorofila em solução.

Segundo Kramer & Kozlowski (1979) a molécula de clorofila é constantemente sintetizada e destruída (foto-oxidação) em presença de luz, mas sob intensidades luminosas muito altas a velocidade de decomposição é maior, sendo o equilíbrio estabelecido a uma concentração mais baixa. Por isso, Boardman (1977) salienta que as folhas de sombra apresentam maior concentração de clorofila (mg/g) do que folhas de sol. Porém se o conteúdo for expresso por unidade de área foliar a concentração é menor nas folhas de sombra (ENGEL; POGGIANI, 1991). Além disso, folhas de sombra investem maior energia na produção de pigmentos fotossintetizantes, permitindo uma otimização na utilização da intensidade de luz incidente (BJÖRKMAN et al., 1972).

A importância da energia solar para as plantas não se restringe apenas a sua fixação pela fotossíntese. Ela determina, também, o balanço energético nos ecossistemas. Esse balanço possibilita a sobrevivência dos seres vivos, pois o nível energético do ambiente, representado pela temperatura, deve estar dentro dos limites apropriados à atividade fisiológica. Para uma planta o balanço energético condiciona a sua temperatura e afeta processos fisiológicos como a transpiração, fotossíntese e respiração. Além disso, a radiação solar pode atuar como um desencadeador de processos morfogênicos, de regulação fitocromica do desenvolvimento e de tropismos (NOBEL, 1991).

Diversos autores constataram modificações nas características morfo-anatômicas foliares de plantas submetidas a diferentes condições de sombreamento (BOEGER et al., 1998; MENDES et al., 2001; CAMPOS; UCHIDA, 2002; MORAIS et al., 2004; GIVNISH et al., 2004; MONTANARI et al., 2004). Folhas de sol apresentam lâmina foliar e parênquima paliçádico mais espessos (WILSON; COOPER, 1969), mais idioblastos (células de estoque de água) e um grande acúmulo de mesofilo por unidade de área foliar, quando comparadas às folhas de sombra (BJÖRKMAN, 1981). O incremento na área do mesofilo por unidade de área foliar em folhas de sol facilita a dissolução do CO<sub>2</sub> dentro da parede celular e diminui a resistência da difusão do CO<sub>2</sub> dos espaços intercelulares para o estroma do cloroplasto (NOBEL, 1977; EVANS; LORETO, 2000; TERASHIMA et al., 2001). Todos estes estudos têm revelado que folhas de sol são vantajosas em altas irradiâncias, enquanto que folhas

sombra atuam melhor em ambientes sombreados. Com isso, a diferenciação de folhas de sol e de sombra é de importância ecológica (YANO; TERASHIMA, 2004).

A intensidade de luz durante o desenvolvimento de uma folha pode modificar sua anatomia e morfologia (MITCHELL, 1953; YANO; TERASHIMA, 2004), incluindo o número e dimensões das células do mesofilo. Dale (1965) estimou o número de células de folhas de *Phaseolus vulgaris* cultivadas sob várias condições de sombreamento. Seus resultados indicaram que não existe diferença significativa no número total de células dos tecidos foliares. Yano & Terashima (2001) também não encontram diferenças no número total de células do parênquima paliçádico de folhas de *Chenopodium album* crescendo sob níveis variados de irradiância. Entretanto, Newton (1963) observou que o número de células variou com o ambiente luminoso em *Cucumis sativus*. Com isso, ainda não está devidamente esclarecido se o número de células por folha é constante e geneticamente controlado ou relaciona-se com o ambiente luminoso (YANO; TERASHIMA, 2004). Plantas crescendo sob condições de sombreamentos diferentes estão expostas, também, a diferentes temperaturas e umidades relativas. A temperatura foliar e o déficit de pressão de vapor são provavelmente maiores em folhas de sol que em folhas de sombra. Em outras palavras, as folhas de sol são provavelmente expostas a condições xeromórficas (YANO; TERASHIMA, 2004).

A cutícula, presente em quase todos os vegetais terrestres, é primeiramente uma barreira contra a perda de água, atuando também contra a invasão de patógenos (TURNER, 1994). Como as folhas estão sujeitas à ação de diversos fatores abióticos, como a luz e outros estresses, a cutícula deve ser flexível e ajustável a tais alterações do ambiente. A camada de cera ou cutina é, geralmente, muito fina (poucos  $\mu\text{m}$ ), exceto em algumas plantas xeromórficas, onde pode chegar a 60  $\mu\text{m}$  (IHLENFELDT; HARTMANN, 1982). Conseqüentemente, o custo metabólico da construção da cutícula é pequeno, quando comparado ao custo total do desenvolvimento da lâmina foliar. A variação da espessura da cutícula é freqüente em plantas sujeitas a aclimatação pelo regime de água e luz (TURNER, 1994).

De acordo com Buckley et al. (1997), os estômatos podem ser descritos através da Densidade Estomática ou pelo Índice Estomático (fração de células da epiderme que eles representam). Visto que a área efetiva de abertura estomática é necessária para conferir uma condutância, fato este fisiologicamente controlado, nem todos os estômatos são abertos igualmente. De acordo com Tardieu (1994) e Tardieu & Simmoneau (1998), a abertura estomática relaciona-se com três importantes variáveis fisiológicas: i) metabólitos fotossintéticos; ii) hormônios ou reguladores, especialmente o ácido abscísico (ABA); e iii)

balanço hídrico. É notável como as superfícies foliares (abaxial e adaxial) podem diferir entre si em relação à densidade estomática e a sensibilidade fisiológica (POSPÍILOVÁ; SOLÁROVÁ, 1980). Jones (1998) distingue as três maiores funções adaptativas dos estômatos: otimizar as trocas gasosas; evitar a desidratação, especialmente em folhas com potencial hídrico abaixo do ponto de cavitação do xilema (TYREE; SPERRY, 1988); e regular a temperatura através do resfriamento transpiracional.

Os maiores valores de Densidade Estomática também são influenciados pelo aumento da incidência luminosa (ASHTON; BERLYN 1992; POOLE et al., 1996; ROÇAS et al., 1997; CASTRO et al., 1998; KLICH, 2000) e representam um maior controle sobre a transpiração, possibilitando reduzir a perda de água com abertura e fechamento dos estômatos, em condições mais favoráveis. (ROÇAS et al., 1997; KLICH, 2000). Características como menor número de estômatos, menor espessura do mesofilo e aumento dos espaços intercelulares, como observadas em plantas sob denso sombreamento, estão estreita e negativamente relacionadas ao processo de fotossíntese, ao passo que plantas com altas densidades estomáticas apresentam também maior condutância estomática e taxas fotossintéticas (VOLTAN et al., 1992; WOODWARD et al., 2002; MORAIS et al., 2004).

A elevada capacidade fotossintética em folhas de sol é suportada pelo desenvolvimento de folhas espessas (TERASHIMA et al., 2001), com um grande investimento de nitrogênio em enzimas fotossintéticas (BOARDMAN, 1977; BJÖRKMAN, 1981). Desde que todas as enzimas fotossintéticas estão localizadas nos cloroplastos, as folhas de sol devem ter um grande número de cloroplastos em suas células do mesofilo, distribuídos próximos à superfície celular (EVANS et al., 1994). Se uma folha aumenta o número de cloroplastos sem o espessamento do mesofilo, alguns cloroplastos podem afastar-se da superfície celular e qualquer aumento em tais cloroplastos pouco contribui para o aumento da capacidade fotossintética, pois eles não receberão CO<sub>2</sub> suficiente para fixar. Conseqüentemente, existem estreitas correlações entre a capacidade fotossintética e a espessura foliar (MCCLENDON, 1962; JURIK, 1986), entre a capacidade fotossintética e a superfície de área de células do mesofilo (NOBEL et al., 1975) e entre a condutância interna de CO<sub>2</sub> e a área de superfície de área de cloroplastos (EVANS et al., 1994).

Vários estudos têm relatado alterações na ultra-estrutura dos cloroplastos quando folhas são transferidas de baixa para alta irradiância (PRIOUL et al., 1980; SEBAA et al., 1987). A capacidade fotossintética é determinada pela quantidade de Rubisco presente nos cloroplastos (BJÖRKMAN, 1981). Oguchi et al. (2003) hipotetizaram que o aumento da capacidade fotossintética em condições de alta irradiância é devido ao: i) aumento da

atividade da Rubisco; ii) aumento da concentração de Rubisco nos cloroplastos; iii) aumento no número de cloroplastos; e iv) aumento do volume dos cloroplastos.

### **3 GERMINAÇÃO DE SEMENTES E CRESCIMENTO DE PLÂNTULAS DE *Passiflora* SOB DIFERENTES CONDIÇÕES DE SOMBREAMENTO**

#### **3.1 INTRODUÇÃO**

Nas últimas três décadas, as espécies de *Passiflora* deixaram de ser comercializadas somente como produto *in natura*, como *P. edulis* (maracujá-roxo), *P. edulis* f. *flavicarpa* (maracujá-amarelo) e *P. alata* (maracujá-doce). As perspectivas para sua utilização foram ampliadas; a beleza e exotividade de suas flores e folhas agregam valor ornamental às plantas, permitindo as passifloras a possibilidade de se transformarem numa próspera linha de desenvolvimento do agronegócio de plantas ornamentais. O uso de passifloras como planta ornamental é citado desde o século XV (VANDERPLANK, 2000) e hoje tem se destacado em países da Europa e América do Norte no mercado de mudas híbridas, porém o potencial é praticamente inexplorado no mercado brasileiro (PEIXOTO, 2005).

No Brasil, a propagação de *Passiflora* é feita principalmente através de sementes, embora também possa ser realizada através de enxertia e estaquia (SÃO JOSÉ, 1994; RUGGIERO; OLIVEIRA, 1998; LEONEL; PEDROSO, 2005). Em reflexo a esta nova possibilidade de agregação de valor à cultura, exigem-se cada vez mais informações sobre a obtenção de mudas de boa qualidade e técnicas de propagação. De acordo com Minami et al. (1994), cerca de 60% do sucesso de uma cultura está relacionado ao uso de mudas de qualidade comprovada. Para São José (1994), uma muda de *Passiflora* satisfatória deve apresentar cerca de 25 cm de altura, deve estar em bom estado fitossanitário, ter quatro a cinco folhas verdadeiras e estar emitindo a primeira gavinha.

A formação de mudas em viveiros é uma prática muito empregada na cultura de *P. edulis* (ZANELLA et al., 2006), podendo ser empregada, também, na produção de mudas de espécies de valor ornamental. A floricultura é uma atividade que faz uso cada vez maior do cultivo em ambiente protegido (GUISELINI et al., 2004). Dentre os fatores envolvidos no crescimento de mudas, a luz tem importância fundamental tanto em intensidade quanto em

qualidade, uma vez que participa diretamente da fotossíntese, influenciando a germinação de sementes, a abertura estomática e a síntese de clorofila (KOZLOWSKI et al., 1991). Portanto, pressupondo que a utilização de viveiros propiciará um sombreamento para as plantas por um determinado período (MELETTI et al., 1994), torna-se necessário o conhecimento do comportamento dessas espécies sob diferentes níveis de sombreamento.

Em geral, os diferentes níveis de sombreamento provocam alterações morfo-fisiológicas nas plantas, sendo que o grau de adaptação é ditado por características genéticas de cada espécie em interação com as condições edafoclimáticas do local de cultivo e, ou desenvolvimento (ALVES et al., 2002). Diversos parâmetros de crescimento têm sido utilizados para avaliar o comportamento das mudas em relação ao sombreamento, sendo a altura e o diâmetro de caule usados com maior frequência (VERDIAL et al., 2000; ZANELLA et al., 2006). A capacidade em crescer rapidamente em altura quando sombreadas é um mecanismo importante de adaptação das espécies que procuram por uma taxa luminosa maior (ENGEL, 1989). O crescimento em diâmetro depende da atividade cambial que, por sua vez, é estimulada por carboidratos produzidos pela fotossíntese e hormônios translocados das regiões apicais. Logo, o diâmetro de colo é um bom indicador da assimilação líquida, já que depende mais diretamente da fotossíntese (ENGEL, 1989). O maior diâmetro de caule é uma característica desejável em mudas porque garante uma maior sustentação (SCALON et al., 2001). A produção de matéria seca, a área foliar e as relações entre a biomassa das partes aérea e radicular são variáveis também utilizadas na avaliação do crescimento das mudas quanto à luz (FARIAS et al., 1997).

A capacidade de uma determinada espécie em adaptar-se a condições de sol ou sombra pode ser evidenciada pela avaliação do crescimento inicial das plantas em diferentes condições de disponibilidade luminosa (VALLADARES et al., 2000). Desta forma, a eficiência do crescimento da planta pode ser relacionada à habilidade de adaptação das plântulas às condições luminosas do ambiente (ZANELLA et al., 2006). O crescimento satisfatório de algumas espécies em ambientes com diferentes disponibilidades luminosas pode ser atribuído à capacidade de ajustar, eficaz e rapidamente, seu aparelho fotossintético para maximizar a aquisição de recursos nesse ambiente (DIAS-FILHO, 1997).

Alguns estudos têm evidenciado a plasticidade fisiológica de espécies vegetais em relação à radiação fotossinteticamente ativa (RFA) disponível por meio de avaliações de crescimento inicial em relação a diferentes níveis de sombreamento (CAMPOS; UCHIDA, 2002; CASTRO et al., 2003; ALMEIDA et al., 2005). Porém, são escassos os estudos a respeito do comportamento de passifloras sob diferentes níveis de irradiância, englobando



parâmetros fisiológicos como crescimento e fotossíntese. Tais fatores podem subsidiar eficientemente a produção de mudas de boa qualidade, indicando quais níveis de sombreamento são suportados por determinadas espécies, auxiliando na escolha dos regimes de plantio mais adequados para otimizar a produção em cultivo. Com isso, o objetivo principal deste trabalho foi avaliar o efeito de diferentes níveis de sombreamento sobre a germinação e o crescimento inicial de plântulas de espécies silvestres de *Passiflora* com potencial ornamental.

## **3.2 MATERIAL E MÉTODOS**

### **3.2.1 MATERIAL BOTÂNICO E CONDIÇÕES DE CULTIVO**

O experimento foi conduzido no período de agosto a dezembro de 2007, no *campus* da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), localizado no município de Ilhéus, BA, a 39°13'59'' de longitude oeste e 14°45'15'' de latitude sul. Os dados correspondentes às variáveis climáticas radiação global, temperatura média, umidade relativa do ar (UR) e precipitação pluviométrica, referentes ao período do experimento foram fornecidos pela Estação Micrometeorológica da UESC localizada próxima às instalações do experimento (Tabela 3.1).

As sementes de *P. suberosa litoralis* e *P. morifolia* foram adquiridas através de doações da Universidade Estadual do Norte Fluminense 'Darcy Ribeiro' (UENF) - Campos de Goytacazes, RJ, enquanto que as sementes de *P. palmeri* var. *sublanceolata* foram obtidas da EMBRAPA. As três espécies em estudo são cultivadas no Banco Ativo de Germoplasma (BAG) da UESC. Inicialmente, as sementes maduras foram desinfestadas com solução de hipoclorito de sódio a 1% e tween-20 (3 gotas) por quinze minutos e enxaguadas com água autoclavada por sete vezes. As plântulas foram formadas em sacos de polietileno, com as dimensões de 15 x 20 cm, contendo como substrato: areia lavada e esterco de curral curtido, na proporção de 1:1. Posteriormente, semearam-se dez sementes por saco de polietileno, a uma profundidade de aproximadamente 1,5 cm. Aos 56 dias após a semeadura foi feito um desbaste, deixando-se somente a plântula mais vigorosa por saco plástico. Os tratamentos culturais

realizados nas plântulas durante a condução do experimento foram a irrigação (com o uso de regador manual) e a monta das plantas daninhas.

O sombreamento artificial foi obtido com telas plásticas pretas do tipo ‘sombrite’ fixadas em armações de madeira com dimensões de 5x5x2 m<sup>3</sup> para cada nível de luz, sob condições de campo. Estas estruturas propiciaram a incidência de 25, 50 e 75% de radiação fotossinteticamente ativa (RFA). Além disso, as plântulas foram submetidas ao tratamento a pleno sol. Os valores de RFA, temperatura e umidade relativa, medidos ao nível da extremidade superior das plântulas, foram obtidos com um sensor de radiação luminosa S-LIA-M003 acoplado a uma estação climatológica Hobo Micro Station Data Logger (Onset, EUA) (Figura 3.1).

Tabela 3.1 - Variáveis climáticas referentes ao período experimental (agosto a dezembro de 2007).

<b>Mês/Ano</b>	<b>Radiação Global (W/m<sup>2</sup>)</b>	<b>Temp. Média (°C)</b>	<b>UR Média (%)</b>	<b>Precipitação (mm)</b>
Agosto/2007	159.029,6	21,9	81,1	330,4
Setembro/2007	174.524,7	22,1	82,9	481,4
Outubro/2007	193.517,3	22,3	87,4	398,6
Novembro/2007	188.764,3	23,7	84,8	401,8
Dezembro/2007	246.965,4	23,5	87,8	251,8

### 3.2.2 GERMINAÇÃO E CRESCIMENTO

A germinação foi avaliada a partir do oitavo dia após a semeadura pela porcentagem de plantas emergidas. As avaliações de germinação foram realizadas a cada dois dias e prosseguiram até a taxa de germinação mostrar-se constante por volta do 90° dia após a semeadura. O índice de velocidade de emergência (IVE) foi determinado utilizando-se da fórmula de Edmond & Drapala (1958), onde foram efetuadas contagens das plântulas a

intervalos regulares de cinco dias, a partir do início da emergência até a sua estabilização. Considerou-se emergida a plântula que apresentava as folhas cotiledonares abertas.

As avaliações do crescimento inicial das plântulas foram realizadas aos 46, 60, 74 e 88 dias após a emergência pelos parâmetros: i) altura de plântulas (AP); ii) diâmetro do caule (DC) ao nível do 2º nó; e iii) número de folhas (NF). A altura da plântula foi medida a partir do coleto até a extremidade da gema apical, com auxílio da trena, ao passo que o diâmetro do caule foi obtido com auxílio de um paquímetro digital. Ao final do experimento (94 dias após a emergência), cada plântula foi retirada do saco plástico, tendo suas raízes lavadas para retirada do substrato. Posteriormente o comprimento do sistema radicular (CR) foi obtido tomando-se a medida desde o ápice da raiz principal até a base da plântula, com auxílio do paquímetro digital.

### **3.2.3 ÁREA FOLIAR E BIOMASSA SECA**

Aos 94 dias após a emergência, foram coletadas cinco plântula por tratamento, para cada espécie, para a determinação da área foliar total (AF), utilizando-se medidor de área foliar LI-3100 (Li-Cor, Nebraska, USA). Cada plântula foi dividida em folhas, caule e sistema radicular, onde cada parte foi acondicionada em sacos de papel, previamente identificados, e colocada em estufa com circulação forçada de ar, a aproximadamente 75°C, durante 72 horas, até que o peso estivesse constante. Posteriormente, procedeu-se a pesagem em balança analítica para determinação da biomassa seca de raiz (BSR), caule (BSC), folhas (BSF) e total (BST), de modo que, a partir dessas avaliações, foram calculadas a razão parte aérea/raiz, a área foliar específica (AFE) e a razão de área foliar (RAF), de acordo com Benincasa (1988).

### **3.2.4 ANÁLISE ESTATÍSTICA**

O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado em fatorial 4x3, correspondente aos quatro níveis de sombreamento (0, 25, 50 e 75%) e às três espécies, respectivamente, com dez repetições para as avaliações de germinação e crescimento e cinco repetições para as análises de incremento de biomassa, sendo cada repetição uma plântula em

um saco plástico. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e de regressão e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ), utilizando o programa Statistica versão 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA 2001).

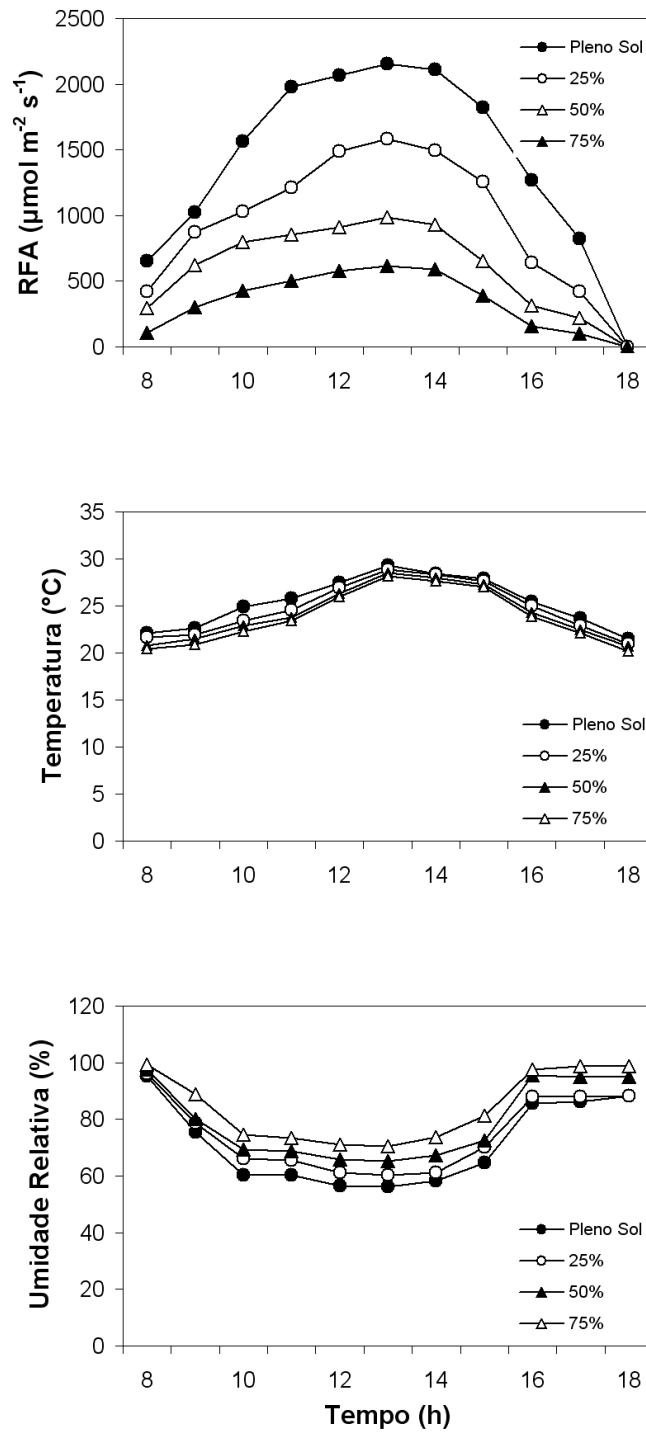


Figura 3.1 - Variação diurna da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), temperatura e umidade relativa do ar referentes aos quatro níveis de sombreamento.

### 3.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram observadas diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) em relação aos níveis de sombreamento estudados entre as médias de percentagem de germinação e de IVE de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* (Tabela 3.2). Os baixos valores de percentagem de germinação encontrados sugerem que as condições em que o teste de germinação foi conduzido não foram plenamente satisfatórias para a germinação das sementes ou evidenciam a dificuldade de germinação de espécies silvestres de *Passiflora*, pois uma germinação abaixo de 60% não é considerada boa em testes de germinação (SCALON et al., 2001).

Tabela 3.2 - Percentagem de germinação (%) e índice de velocidade de emergência (IVE) de sementes de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cultivadas em diferentes níveis de sombreamento.

Sombreamento	<i>P. morifolia</i>		<i>P. suberosa litoralis</i>		<i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i>	
	%	IVE	%	IVE	%	IVE
0%	28,0 ± 0,1 <sup>Ab*</sup>	15,8 ± 0,2 <sup>Ca</sup>	26,7 ± 0,2 <sup>Ab</sup>	24,1 ± 0,3 <sup>Ba</sup>	2,7 ± 0,8 <sup>Bc</sup>	30,9 ± 0,2 <sup>Aa</sup>
25%	29,3 ± 0,2 <sup>Ab</sup>	16 ± 0,1 <sup>Ba</sup>	32 ± 0,4 <sup>A<sup>ab</sup></sup>	20,6 ± 0,2 <sup>Aa</sup>	6,7 ± 0,5 <sup>Bb</sup>	21,5 ± 0,3 <sup>Ab</sup>
50%	49,3 ± 0,2 <sup>Aa</sup>	10,8 ± 0,2 <sup>Bb</sup>	42,7 ± 0,1 <sup>Aa</sup>	15,4 ± 0,2 <sup>Ab</sup>	26,7 ± 0,5 <sup>Ba</sup>	18,2 ± 0,1 <sup>Ab</sup>
75%	44 ± 0,05 <sup>Aa</sup>	11,3 ± 0,3 <sup>Cb</sup>	41,3 ± 0,2 <sup>Aa</sup>	18,7 ± 0,4 <sup>Bb</sup>	12 ± 0,3 <sup>Bb</sup>	31,2 ± 0,4 <sup>Aa</sup>
C.V. (%)	28,2	20,8	21,5	18,5	87,5	26

\*Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e letras maiúsculas entre espécies, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).

No geral, a germinação de sementes para as três espécies iniciou-se oito dias após a semeadura, encerrando-se mais precocemente para *P. morifolia* e *P. suberosa litoralis*, e prolongando-se de forma lenta até cerca de 90 dias após a semeadura em *P. palmeri* var. *sublanceolata*. *P. morifolia* apresentou maiores percentagens de germinação a 50 e 75% de sombreamento (49,3 e 44%, respectivamente). Nessas mesmas condições observaram-se os menores valores de IVE (10,83 e 11,27 dias), indicando um desenvolvimento inicial mais rápido dessas plântulas nos tratamentos mais sombreados. Para *P. suberosa litoralis*, não

foram encontradas diferenças significativas entre as taxas de germinação a 25, 50 e 75% de sombreamento, enquanto que os menores IVE ocorreram a 50 e 75% de sombreamento (15,4 e 18,7 dias, respectivamente). *P. palmeri* var. *sublanceolata* apresentou baixas taxas de percentagem de germinação em todos os tratamentos, cujo maior valor foi de 26,6% de germinação sob 50% de sombreamento. Nesse mesmo tratamento, esta espécie apresentou o menor valor de IVE, o que indica maior velocidade de crescimento das plântulas recém-emergidas sob condições de sombra moderada.

A plasticidade é de grande importância ecológica e comercial, pois as sementes podem germinar em qualquer situação de luz que se encontra. Esses resultados indicaram que as sementes de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* necessitam de sombra moderada (50%) para germinarem. Além disso, o tratamento 50% de sombreamento foi o que apresentou melhores índices de velocidade de emergência, para as três espécies em estudo (Tabela 3.2).

Em ensaio experimental sob condições de Casa de Vegetação, com 30% de sombreamento, Pires et al. (2007) observaram que a espécie *P. morifolia* apresentou menor IVE (10,17 dias) e maior percentagem de germinação (53,12%), quando comparada a *P. suberosa litoralis* (11 dias e 31,25%) e *P. palmeri* var. *sublanceolata* (19,79 dias e 29,69%). Akamine et al. (1956) afirmaram que há diferenças no desempenho germinativo entre as diferentes espécies de Passifloráceas. Ferreira (1996) observou que o início da emergência das plântulas de *P. alata* ocorreu aos 20 dias após a sementeira, em porcentagens que variaram de 32 a 44%. Delanoy et al. (2006), ao estudarem o comportamento germinativo de *P. molissima* e *P. tricuspis*, observaram taxas de germinação próximas de 27 e 57%, respectivamente, comprovando a baixa germinação para espécies silvestres de *Passiflora*. Num estudo comparativo entre *P. giberti*, *P. cincinnata* e *P. edulis* f. *flavicarpa*, constatou-se grande variabilidade quanto à percentagem de sementes normais germinadas, uniformidade e velocidade de germinação, fato esse que influencia no manejo das mudas na fase de viveiro (VASCONCELLOS et al., 2005). Duarte Filho et al. (1998), ao avaliarem a germinação de sementes de *P. giberti*, sob efeito de diferentes temperaturas, concluíram que a maioria das sementes germinaram 14 dias após a sementeira. Lima et al. (1997), avaliando porta-enxertos e tipo de enxertia para *P. edulis* f. *flavicarpa*, verificaram ser necessário semear as espécies *P. alata* e *P. caerulea* 15 dias antes que *P. giberti* e *P. foetida*, que por sua vez devem ser semeadas 15 dias antes que *P. edulis* f. *flavicarpa* e *P. cincinnata*. *P. edulis*, o maracujá-roxo, por ser uma espécie já domesticada, apresenta capacidade de germinação por volta de 90% (MELETTI; MAIA, 1999).

Verificou-se que o sombreamento influenciou o crescimento de maneira significativa para as três espécies em estudo. A altura das plantas (Figura 3.2) aumentou com a intensidade do sombreamento a partir de 60 dias após a emergência, com o tratamento 50% apresentando os maiores valores médios para as três espécies. O crescimento foi mais acentuado a 50 e 75% de sombreamento e a análise de regressão evidencia a maior capacidade de adaptação das plântulas aos ambientes mais sombreados. De forma semelhante, Zanella et al. (2006) verificaram que o sombreamento induziu maior crescimento em altura, em plântulas de *P. edulis* f. *flavicarpa*. A capacidade das plântulas em crescer rapidamente em altura quando sombreadas é um mecanismo importante de adaptação das espécies que procuram por uma taxa luminosa maior (ENGEL, 1989).

Os menores valores em altura das plântulas que cresceram sob luz do sol direta são indicativos de que essa condição é limitante para o desenvolvimento inicial destas espécies. Por outro lado, o incremento na altura em plântulas sombreadas é considerado uma resposta morfogênica típica (SMITH; WHITELAM, 1990). A dominância apical tende a aumentar ao submeter as plântulas a níveis elevados de sombreamento, em decorrência da diminuição de fotoassimilados e do maior nível de auxina no ápice caulinar (PHILLIPS, 1975). Kitao et al. (2000) consideram que a exposição prolongada a altas irradiâncias pode ser prejudicial às plântulas, que absorvem mais fótons de luz do que podem utilizar, levando a fotoinibição da fotossíntese ou mesmo à morte devido ao dano causado ao aparelho fotossintético pela quantidade excedente de fótons de luz.

O aumento do diâmetro do caule foi proporcional ao aumento da irradiância, para as três espécies, com os tratamentos a pleno sol e 25% de sombreamento apresentando os maiores valores médios de diâmetro do caule (Figura 3.2). A relação entre sombreamento e aumento do diâmetro do caule tornou-se mais intensa a partir de 74 dias após a emergência. De acordo com Paiva et al. (2003), o incremento em diâmetro está diretamente relacionado à atividade cambial que, por sua vez, é dependente de produtos fotossintéticos, como carboidratos e hormônios translocados das regiões apicais. Com isso, o diâmetro do caule é um bom indicador da assimilação líquida, já que depende mais inteiramente da fotossíntese (ENGEL, 1989). Silva et al. (2006) observaram que plântulas de *P. edulis*, cultivadas a 70% de sombreamento, mostraram-se bastante estioladas, com grandes espaços internodais e pequeno número de folhas em comparação com as plântulas a pleno sol. Desta forma, o acentuado sombreamento a 75% provocou um leve estiolamento nas plântulas de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*.

Os valores médios de número de folhas foram mais elevados nos tratamentos a 50 e 75% de sombreamento, para as três espécies (Figura 3.3). No geral, quanto maior o número de folhas, maior será o número de estômatos e maior a transpiração. Isso permite também uma maior absorção de CO<sub>2</sub> e um aumento da atividade fotossintética em resposta ao sombreamento (PASSOS, 1997).

Aos 94 dias de exposição das espécies em estudo a diferentes níveis de sombreamento, foram observadas diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) entre os tratamentos sobre a biomassa seca da raiz (BSR), caule (BSC), folha (BSF) e total (BST) (Tabela 3.3). Os maiores valores de BSR foram observados a 50% de sombreamento para *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, e a pleno sol para *P. suberosa litoralis*. Silva et al. (2006) estudando o desenvolvimento de plântulas de *P. edulis* f. *flavicarpa* sob diferentes níveis de sombreamento observaram que os maiores valores de BSR foram verificados nas plântulas sob pleno sol. Os menores valores de BSR nas plântulas de *P. suberosa litoralis* crescendo nos ambientes com sombreamento mais intenso podem ter ocorrido devido à diminuição da quantidade de auxina que é carregada para este órgão em plântulas sombreadas, resultando em redução da formação de raízes laterais e, eventualmente, do crescimento da raiz principal, conforme relatado por Morelli & Ruberti (2000).

Não foi verificada diferença significativa ( $P < 0,05$ ) entre os níveis de sombreamento para BSC de *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* (Tabela 3.3). Para *P. morifolia*, os maiores valores de BSC observados no tratamento a 50% de sombreamento diferiram significativamente ( $P < 0,05$ ) em relação aos demais níveis de sombreamento. Silva et al. (2006) constataram que o sombreamento de 30% promoveu maiores índices de massa seca do caule em plântulas de *P. edulis* f. *flavicarpa*, observando a tendência de que os menores valores ocorreram nas plântulas a pleno sol e a 70% de sombreamento.



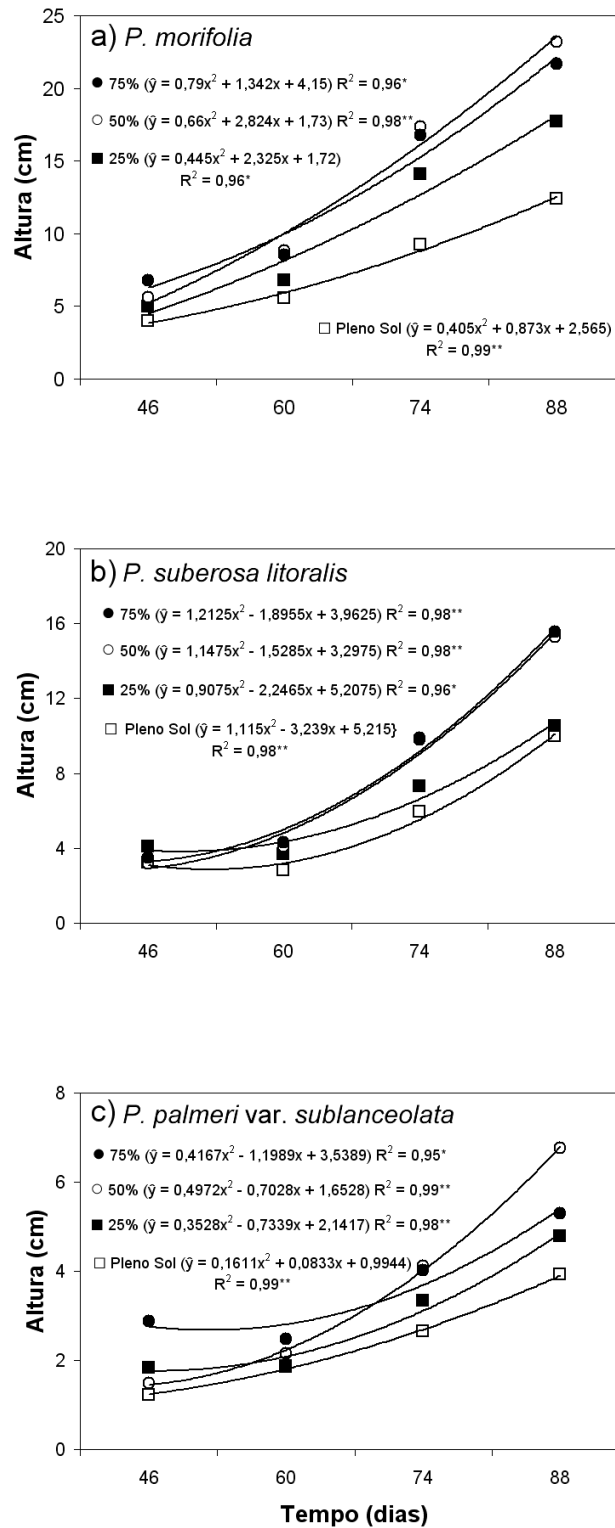


Figura 3.2 - Altura de plântulas de *P. morifolia* (a), *P. suberosa litoralis* (b) e *P. palmeri* var. *sublanceolata* (c), cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 46, 60, 74 e 88 dias após a emergência. Pontos são médias de 10 repetições. (\*) e (\*\*) representam diferença significativa a  $P \leq 0,05$  e  $P \leq 0,01$ , respectivamente, pelo teste *F*.

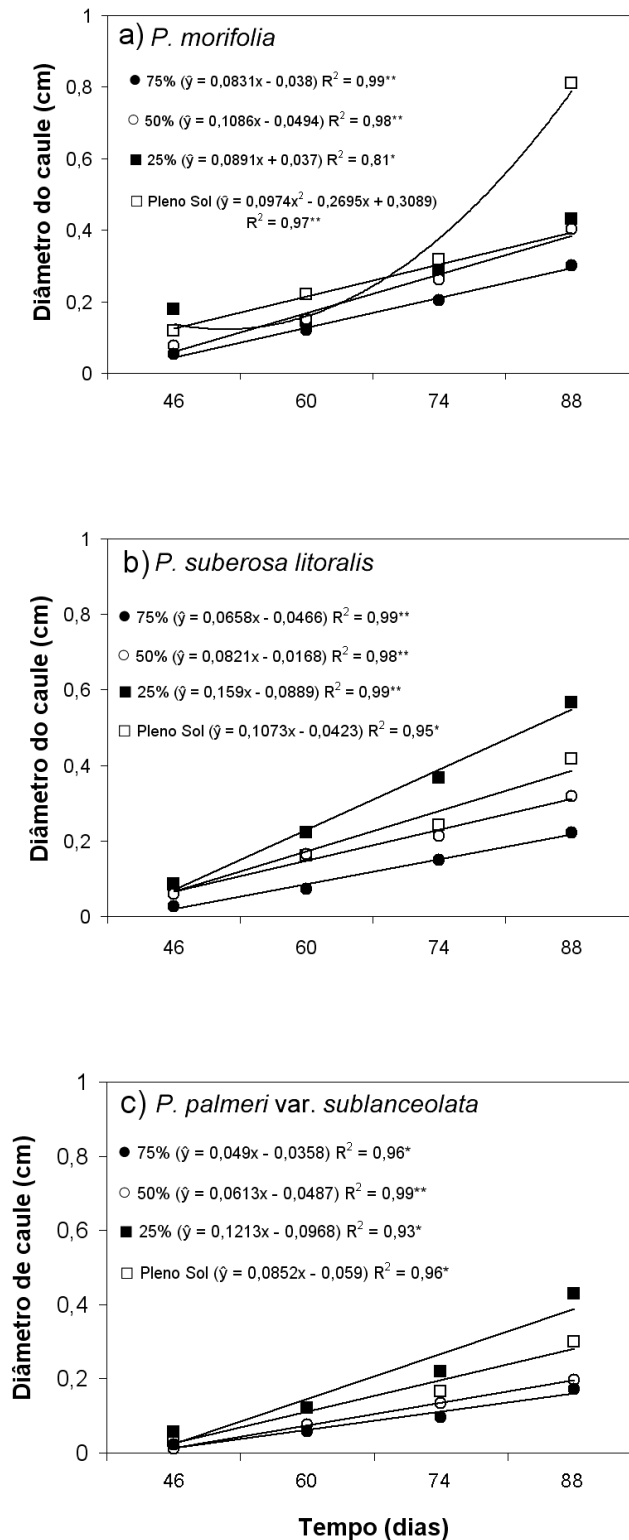


Figura 3.3 - Diâmetro do caule ao nível do 2º nó de *P. morifolia* (a), *P. suberosa litoralis* (b) e *P. palmeri* var. *sublanceolata* (c), cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 46, 60, 74 e 88 dias após a emergência. Pontos são médias de 10 repetições. (\*) e (\*\*) representam diferença significativa a  $P \leq 0.05$  e  $P \leq 0.01$ , respectivamente, pelo teste *F*.

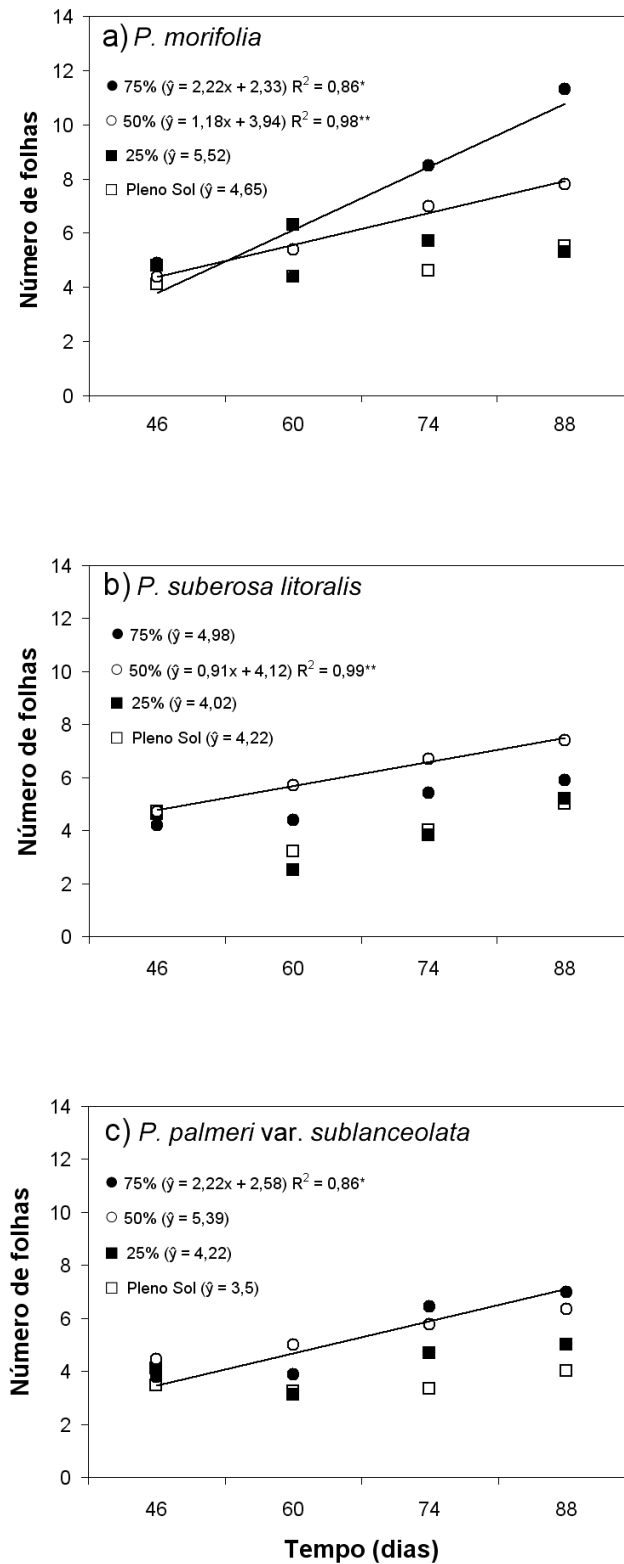


Figura 3.4 - Número de folhas do eixo principal de *P. morifolia* (a), *P. suberosa litoralis* (b) e *P. palmeri* var. *sublanceolata* (c), cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 46, 60, 74 e 88 dias após a emergência. Pontos são médias de 10 repetições. (\*) e (\*\*) representam diferença significativa a  $P \leq 0,05$  e  $P \leq 0,01$ , respectivamente, pelo teste *F*.

Foi observado efeito decrescente dos níveis de sombreamento sobre BSF para *P. suberosa litoralis*, enquanto que para *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* os valores de BSF aumentaram em paralelo à redução de intensidade de luz (Tabela 3.3). A maior quantidade de BSF acumulada em plântulas de *P. suberosa litoralis* a pleno sol pode ter ocorrido devido ao aumento da espessura foliar que, normalmente, ocorre em folhas sob alta disponibilidade luminosa, como recurso de proteção aos pigmentos fotossintéticos, conforme relatado por Scaloni et al. (2001). Resultado semelhante foi encontrado por Silva et al. (2006), que observaram decréscimo na produção de biomassa foliar em plântulas de *P. edulis* f. *flavicarpa* com o aumento do nível de sombreamento. Popma et al. (1992) afirmaram que folhas de sol apresentam grande quantidade de biomassa seca e nutrientes por unidade de área, enquanto folhas de sombra têm comportamento inverso.

Ocorreu redução de BST, para *P. suberosa litoralis*, com a elevação dos níveis de sombreamento, enquanto que para *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* foi observado comportamento contrário, com os maiores valores de BST a 50% de sombreamento (Tabela 3.3). De maneira geral, os resultados observados para *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, para a biomassa seca dos diferentes órgãos, concordaram com o que outros autores verificaram em plântulas de sol e sombra. Dias Filho (1997) argumenta que plântulas heliófilas sob baixa luminosidade têm uma tendência a exibir altos valores de respiração. Esse fato deve ser considerado quando se observa tendência à diminuição da biomassa seca em plântulas de sol, como *P. suberosa litoralis*, sob baixa irradiância, visto que as altas taxas de respiração causam a diminuição do ganho de carbono pela plântula. Kluge (1998) observou que a baixa intensidade de luz em passifloras provocou o alongamento dos ramos, porém reduziu a biomassa seca da parte aérea, dados que corroboram com os que foram obtidos neste experimento para a espécie *P. suberosa litoralis*. A diminuição da biomassa seca se deve ao estiolamento e à redução no acúmulo de nutrientes sob condições de baixa irradiância (SILVA et al., 2006). Além disso, os valores de BST de *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* são semelhantes ao observado por Zanella et al. (2006) para *P. edulis* f. *flavicarpa*, onde o acúmulo de BST nas plântulas sob pleno sol foi significativamente inferior aos obtidos sob os tratamentos sombreados.

Houve efeito significativo ( $P < 0,05$ ) dos níveis de sombreamento sobre a área foliar (AF), área foliar específica (AFE) e razão de área foliar (RAF) para as três espécies em estudo, cujas maiores médias foram observadas a 75% de sombreamento (Tabela 3.4). O aumento de AF e de AFE são reflexos de modificações nas dimensões e forma das folhas em resposta à elevação dos níveis de sombreamento. A expansão da folha sob baixa luminosidade

é relatada freqüentemente e indica a maneira da plântula compensar a reduzida luminosidade, aproveitando melhor este recurso com o aumento da superfície, conforme observado por Campos & Uchida (2002). Em condições de sombreamento, verifica-se um aumento de área e uma diminuição da espessura foliar, que permite uma captura mais eficiente da luz solar disponível (FAHL et al., 1994). A diminuição da espessura da folha ocorre em função do consumo de assimilados durante a expansão da área foliar (COOPER; QUALLS, 1967). Em cultivos realizados a pleno sol, ocorre aumento da espessura foliar, gerando um maior volume interno para difusão de CO<sub>2</sub> e um maior volume celular para acomodar o aparelho fotossintético (BJÖRKMAN, 1981). O aumento de AFE, que representa a razão entre AF e BSF, com o sombreamento, pode representar um mecanismo adaptativo, demonstrando a utilização mais eficiente dos fotoassimilados, uma vez que, maior área fotossintética é produzida por unidade de matéria seca acumulada (COOPER, 1966).

Comportamento semelhante foi observado para a característica RAF, cujas plântulas a níveis elevados de sombreamento (50% para *P. suberosa litoralis* e 75% para *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*) obtiveram maiores valores médios RAF (Tabela 3.4). RAF expressa a área foliar útil para a fotossíntese e é um componente morfo-fisiológico, pois, de acordo com Benincasa (1988), é a razão entre AF (área responsável pela interceptação de energia luminosa e CO<sub>2</sub>) e BST (resultado da fotossíntese). Conforme relatado por Lambers & Poorter (1992), menores valores de RAF observados em passifloras a pleno sol podem ter beneficiado estas plantas, diminuindo a exposição dos tecidos vegetais ao sol e reduzindo a perda de água e o auto-sombreamento.

Os valores do comprimento do sistema radicular (CR) e da estimativa da razão parte aérea/raiz (PA/R) de plântulas de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* estão apresentados na Tabela 3.5. Houve efeito crescente e significativamente diferente ( $P < 0,05$ ) para CR, cujos maiores valores foram observados, para as três espécies, em tratamentos sombreados (50% para *P. suberosa litoralis* e 75% para *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*). Já para PA/R, os resultados não diferiram significativamente ( $P < 0,05$ ), observando um leve incremento nos tratamentos mais sombreados.

O sombreamento favoreceu o crescimento da parte aérea, porém os valores obtidos a pleno sol revelam equilíbrio na produção de biomassa seca para ambas as partes (Tabela 3.5). Silva et al. (2006) observaram aumento de PA/R com a elevação do sombreamento, para *P. edulis* f. *flavicarpa*. É importante considerar que plântulas com sistema radicular bem desenvolvido têm mais chances de sobrevivência no campo e maior habilidade de aclimação devido à maior capacidade de absorção de água e nutrientes minerais (CLAUSSEN, 1996;

ALMEIDA et al., 2005). Claussen (1996) se reporta à distribuição da biomassa entre a raiz e a parte aérea e discute as implicações ecológicas dos diferentes tipos de distribuição: a mais alta razão entre a raiz e a parte aérea em plântulas de ambientes mais iluminados indicam que a biomassa foi distribuída mais para as raízes do que para órgãos fotossintetizantes, permitindo maior absorção de água e nutrientes, estratégia esta que garantiria maior capacidade para suportar as maiores taxas de fotossíntese e transpiração que ocorrem nestes ambientes. Contudo, as espécies em estudo apresentaram comportamento diferente quanto a este tipo de distribuição, onde os valores mais elevados de PA/R foram obtidos nos tratamentos com maior sombreamento.

Tabela 3.3 - Biomassa seca de raiz (BSR), caule (BSC), folha (BSF) e total (BST) de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 94 dias após a emergência. Valores médios de cinco repetições ( $\pm$  EP).

Espécie	Sombreamento	BSR (g)	BSC (g)	BSF (g)	BST (g)
<i>P. morifolia</i>	0%	1,84 $\pm$ 0,1 <sup>Bd*</sup>	1,52 $\pm$ 0,1 <sup>Ab</sup>	2,33 $\pm$ 0,08 <sup>Bc</sup>	5,69 $\pm$ 0,2 <sup>Bd</sup>
	25%	2,57 $\pm$ 0,05 <sup>Ab</sup>	1,77 $\pm$ 0,1 <sup>Ab</sup>	3,04 $\pm$ 0,08 <sup>Ab</sup>	7,38 $\pm$ 0,1 <sup>Ab</sup>
	50%	3,04 $\pm$ 0,07 <sup>Aa</sup>	2,17 $\pm$ 0,03 <sup>Aa</sup>	3,82 $\pm$ 0,1 <sup>Aa</sup>	9,03 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>
	75%	2,27 $\pm$ 0,04 <sup>Ac</sup>	1,75 $\pm$ 0,09 <sup>Ab</sup>	2,55 $\pm$ 0,1 <sup>Ac</sup>	6,57 $\pm$ 0,2 <sup>Ac</sup>
C.V. (%)		21,35	19,58	16,95	18,36
<i>P. suberosa litoralis</i>	0%	2,74 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>	1,58 $\pm$ 0,1 <sup>Aa</sup>	2,96 $\pm$ 0,1 <sup>Aa</sup>	7,28 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>
	25%	2,72 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>	1,49 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>	2,32 $\pm$ 0,2 <sup>Bab</sup>	6,53 $\pm$ 0,3 <sup>Ba</sup>
	50%	2,04 $\pm$ 0,1 <sup>Bab</sup>	1,28 $\pm$ 0,1 <sup>Ba</sup>	2,39 $\pm$ 0,3 <sup>Bab</sup>	5,71 $\pm$ 0,1 <sup>Ba</sup>
	75%	1,8 $\pm$ 0,2 <sup>Bb</sup>	1,16 $\pm$ 0,1 <sup>Ba</sup>	1,89 $\pm$ 0,1 <sup>Bb</sup>	4,85 $\pm$ 0,4 <sup>Ba</sup>
C.V. (%)		23,74	24,3	24,19	17,84
<i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i>	0%	1,25 $\pm$ 0,1 <sup>Cb</sup>	0,97 $\pm$ 0,1 <sup>Ba</sup>	1,62 $\pm$ 0,1 <sup>Cb</sup>	3,84 $\pm$ 0,1 <sup>Cb</sup>
	25%	1,96 $\pm$ 0,1 <sup>Ba</sup>	1,18 $\pm$ 0,07 <sup>Ba</sup>	2,18 $\pm$ 0,2 <sup>Bab</sup>	5,33 $\pm$ 0,2 <sup>Ca</sup>
	50%	2,08 $\pm$ 0,1 <sup>Ba</sup>	1,25 $\pm$ 0,03 <sup>Ba</sup>	2,53 $\pm$ 0,2 <sup>Ba</sup>	5,86 $\pm$ 0,2 <sup>Ba</sup>
	75%	1,55 $\pm$ 0,07 <sup>Bb</sup>	1,02 $\pm$ 0,06 <sup>Ba</sup>	1,84 $\pm$ 0,1 <sup>Bb</sup>	4,41 $\pm$ 0,1 <sup>Bb</sup>
C.V. (%)		22,17	23,49	17,42	18,33

\*Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e letras maiúsculas entre espécies, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).

Tabela 3.4 - Área foliar total (AF), área foliar específica (AFE) e razão de área foliar (RAF) de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 94 dias após a emergência. Valores médios de cinco repetições ( $\pm$  EP).

Espécie	Sombreamento	AF (cm <sup>2</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	RAF (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )
<i>P. morifolia</i>	0%	137,97 $\pm$ 4,6 <sup>Ac*</sup>	36,41 $\pm$ 2,2 <sup>Ad</sup>	15,33 $\pm$ 0,8 <sup>Ad</sup>
	25%	185,01 $\pm$ 8,0 <sup>Ab</sup>	61,27 $\pm$ 4,1 <sup>Ac</sup>	25,09 $\pm$ 1,3 <sup>Ac</sup>
	50%	256,55 $\pm$ 11,5 <sup>Aa</sup>	101,53 $\pm$ 6,5 <sup>Ab</sup>	39,22 $\pm$ 2,2 <sup>Ab</sup>
	75%	292,42 $\pm$ 9,8 <sup>Aa</sup>	126,12 $\pm$ 6,5 <sup>Aa</sup>	51,66 $\pm$ 2,6 <sup>Aa</sup>
C.V. (%)		28,81	44,58	43,53
<i>P. suberosa litoralis</i>	0%	83,51 $\pm$ 5,2 <sup>Bbc</sup>	28,35 $\pm$ 1,9 <sup>Ab</sup>	11,48 $\pm$ 0,7 <sup>Ab</sup>
	25%	76,31 $\pm$ 5,0 <sup>Bc</sup>	33,39 $\pm$ 2,7 <sup>Bb</sup>	11,85 $\pm$ 1,2 <sup>Bb</sup>
	50%	129,49 $\pm$ 7,0 <sup>Ba</sup>	53,42 $\pm$ 6,2 <sup>Ba</sup>	22,64 $\pm$ 1,0 <sup>Ba</sup>
	75%	100,51 $\pm$ 5,6 <sup>Bb</sup>	57,18 $\pm$ 2,0 <sup>Ba</sup>	20,91 $\pm$ 1,2 <sup>Ba</sup>
C.V. (%)		24,1	33,48	32,88
<i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i>	0%	34,1 $\pm$ 2,4 <sup>Cb</sup>	13,83 $\pm$ 1,6 <sup>Bb</sup>	5,89 $\pm$ 0,6 <sup>Bb</sup>
	25%	42,29 $\pm$ 2,5 <sup>Cb</sup>	19,93 $\pm$ 2,1 <sup>Cb</sup>	8,04 $\pm$ 0,7 <sup>Bb</sup>
	50%	61,24 $\pm$ 2,7 <sup>Ca</sup>	34,06 $\pm$ 3,3 <sup>Ca</sup>	13,91 $\pm$ 0,6 <sup>Ca</sup>
	75%	61,32 $\pm$ 3,7 <sup>Ca</sup>	38,3 $\pm$ 3,3 <sup>Ca</sup>	16,04 $\pm$ 1,2 <sup>Ba</sup>
C.V. (%)		26,56	42,85	40,52

\*Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e letras maiúsculas entre espécies, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).



Tabela 3.5 - Comprimento do sistema radicular (CR) e estimativa da razão parte aérea/raiz (PA/R) de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 94 dias após a emergência. Valores médios de cinco repetições ( $\pm$  EP).

Espécie	Sombreamento	CR (cm)	PA/R
<i>P. morifolia</i>	0%	7,58 $\pm$ 0,7 <sup>Ab*</sup>	1,96 $\pm$ 0,02 <sup>Aa</sup>
	25%	8,66 $\pm$ 0,5 <sup>Ab</sup>	1,87 $\pm$ 0,1 <sup>Aa</sup>
	50%	13,0 $\pm$ 0,7 <sup>Aa</sup>	1,89 $\pm$ 0,06 <sup>Aa</sup>
	75%	15,4 $\pm$ 0,9 <sup>Aa</sup>	2,12 $\pm$ 0,1 <sup>Aa</sup>
C.V. (%)		31,49	10,2
<i>P. suberosa litoralis</i>	0%	4,01 $\pm$ 0,5 <sup>Bb</sup>	1,69 $\pm$ 0,1 <sup>Aa</sup>
	25%	5,18 $\pm$ 0,5 <sup>Bab</sup>	1,43 $\pm$ 0,1 <sup>Aa</sup>
	50%	6,51 $\pm$ 0,4 <sup>Ba</sup>	1,85 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>
	75%	6,05 $\pm$ 0,4 <sup>Ba</sup>	1,75 $\pm$ 0,2 <sup>Ba</sup>
C.V. (%)		23,98	21,43
<i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i>	0%	2,33 $\pm$ 0,3 <sup>Cb</sup>	1,82 $\pm$ 0,05 <sup>Aa</sup>
	25%	2,89 $\pm$ 0,1 <sup>Cab</sup>	1,75 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>
	50%	3,41 $\pm$ 0,2 <sup>Ca</sup>	1,87 $\pm$ 0,1 <sup>Aa</sup>
	75%	3,47 $\pm$ 0,2 <sup>Ca</sup>	2,14 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>
C.V. (%)		19,87	18,41

\*Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e letras maiúsculas entre espécies, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).

### 3.4 CONCLUSÕES

No que tange à germinação e ao IVE, o tratamento a 50% de sombreamento demonstrou ser o mais indicado para *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*. Constatou-se, também, a dificuldade de germinação de sementes de espécies silvestres de *Passiflora*, fato este já observado anteriormente por vários outros autores.

O nível de sombreamento mais indicado para formação de plântulas de *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* é o de 50%, pois nessas condições as plântulas apresentaram maior crescimento vegetativo em relação aos demais níveis de sombreamento e às plântulas formadas a pleno sol. O menor desempenho nas condições a pleno sol indica que estas espécies possuem uma capacidade limitada de aclimação a elevadas taxas de RFA, sendo que esta condição não deve ser recomendada para a formação de plântulas destas espécies. Já *P. suberosa litoralis* é uma planta heliófila, pois cresce melhor a pleno sol e razoavelmente a 25% de sombreamento, porém é prejudicada a 75% de sombreamento. Tal comportamento é característico de espécies intolerantes ao sombreamento.

O significado funcional destas características morfológicas e ajustes em sua estruturação está em um desenvolvimento diferencial sob as condições de sombreamento imposta, em nível de planta inteira. Para o produtor, o desempenho da espécie em cada condição é mais evidenciado pelas taxas de crescimento e acúmulo de biomassa, pois interferem na biomassa verde foliar pretendida, portanto com relevante importância para adoção de técnicas de manejo.

## **4 INFLUÊNCIA DO SOMBREAMENTO NA FOTOSSÍNTESE E NO TEOR DE CLOROFILAS EM PASSIFLORAS ORNAMENTAIS**

### **4.1 INTRODUÇÃO**

A radiação luminosa é um dos fatores ambientais que mais influencia o crescimento e a distribuição das espécies vegetais em diversos ecossistemas (BOARDMAN, 1977; CHAZDON et al., 1996; WHITEMORE, 1996; LAMBERS et al., 1998). Em qualquer habitat, os valores de RFA variam temporal e espacialmente, induzindo as plantas a desenvolverem mecanismos de aclimação e plasticidade à variação dos regimes luminosos (ZHANG et al., 2003). Baixos níveis de luz podem ocasionar estresses nas plantas, promovidos pela diminuição da taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>, decréscimo na produção de carboidratos e diminuição no crescimento e desenvolvimento; ao passo que níveis elevados de luz podem danificar o aparato fotossintético (LAMBERS et al., 1998), de forma, às vezes, irreversível. Entretanto, as plantas desenvolveram várias estratégias para enfrentar tais estresses, como a plasticidade de aclimação às condições de sol e sombra e mecanismos de fotoproteção para dissipação de excessos de energia (DEMMIG-ADAMS; ADAMS, 1996). Diferenças na morfologia, anatomia e fisiologia da folha têm sido documentadas para espécies adaptadas à ambientes sombreados ou a pleno sol (BOARDMAN, 1977; BJÖRKMAN, 1981; GIVNISH, 1988; LARCHER, 1995). As respostas fotossintéticas das plantas podem revelar informações acerca da tolerância de espécies às alterações nas condições de luz, sendo estas informações bastante úteis para o cultivo de espécies tropicais em ambientes naturais e artificiais.

Diversos atributos fisiológicos podem estar associados à aclimação ou à adaptação a irradiâncias elevadas, como: (i) as alterações nas taxas fotossintéticas e respiratórias (BJÖRKMAN, 1981, GIVNISH, 1988, CHAZDON et al., 1996); (ii) os aumentos na concentração e atividade da Rubisco (KANECHI et al., 1996; RAMALHO et al., 1999); (iii) e a recuperação relativamente rápida da fotoinibição (DAMATTA; MAESTRI, 1997). As

mudanças estruturais da folha podem também ser adaptáveis, por exemplo, a uma inativação do centro de reação do PSII (ÖQUIST et al., 1992). As alterações na fisiologia da folha e a produção de novas folhas com características morfo-fisiológicas apropriadas ao ambiente de luz são alguns dos componentes de resposta à aclimação (BONGERS; POPMA, 1990; NEWELL et al., 1993; CHAZDON et al., 1996; KURSAR; COLEY, 1999; YAMASHITA et al., 2000). Baixos valores da razão entre clorofila **a/b** são considerados mecanismos adaptativos para a otimização da absorção de luz vermelha disponível em ambientes sombreados, mantendo, conseqüentemente, o equilíbrio energético entre PSI e PSII (BOARDMAN, 1977; BJÖRKMAN, 1981).

A assimilação líquida de carbono em folhas responde de forma direta às alterações de RFA que, por sua vez, compreende a densidade de fótons entre 400 e 700 nm (NOBEL, 1991). A disponibilidade de energia luminosa altera o crescimento vegetativo e, conseqüentemente, a produtividade, exercendo efeitos sobre a taxa fotossintética, abertura estomática e síntese de clorofila (FELFILI et al., 1999). O desenvolvimento das plantas pode exteriorizar a capacidade adaptativa das espécies às condições de irradiância do ambiente em que estão se desenvolvendo (ALMEIDA et al., 2005). A adaptação a diferentes condições de sombreamento ocorre no sentido de maximizar o ganho total de carbono. Folhas desenvolvidas sob baixa irradiância devem ser capazes de capturar a luz disponível e convertê-la em energia química com a maior eficiência possível. Além disso, o custo energético de produção e manutenção do aparelho fotossintético devem ser mantidos o mais baixo possível, através de uma maior eficiência respiratória (COSTA, 1996). De acordo com Björkman (1981), a maior fração possível de fotoassimilados deve ser reinvestida em tecidos fotossintetizantes.

O cultivo de *Passiflora* ornamental no Brasil ainda é praticamente inexistente (PEIXOTO, 2005), entretanto, constitui-se uma prática comum nos EUA e na Europa, com sementes largamente comercializadas na Internet e cultivadas em jardins de verão (RUSHING, 2003). O uso de ambientes protegidos na floricultura e na produção de plantas ornamentais é cada vez mais freqüente (GUISELINI et al., 2004), porém, estudos acerca do comportamento fisiológico de plantas ornamentais tropicais em relação à quantidade de luz absorvida são escassos, dificultando uma compreensão mais específica dos fenômenos relacionados ao crescimento e desenvolvimento das plantas, das relações fonte-dreno e da qualidade dos produtos em pós-colheita (GUISELINI et al., 2004; MATTIUZ et al., 2006). Assim, buscando compreender melhor a influência do componente irradiância em ambientes protegidos para o cultivo de passifloras ornamentais, o presente estudo teve como objetivo

principal avaliar os efeitos de quatro níveis de sombreamento sobre as trocas gasosas foliares, a emissão de fluorescência e os teores de clorofila em folhas de plantas de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*.

## 4.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 4.2.1 MATERIAL BOTÂNICO E CONDIÇÕES DE CULTIVO

O experimento foi conduzido, no período de março a novembro de 2007, no *campus* da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), localizado no município de Ilhéus, BA, 39°13'59'' de longitude oeste e 14°45'15'' de latitude sul. Os dados correspondentes às variáveis climáticas radiação global, temperatura média, umidade relativa do ar (UR) e precipitação, referentes ao período do experimento foram fornecidos pela Estação Micrometeorológica da UESC localizada próxima às instalações do experimento (Tabela 4.1).

O sombreamento artificial foi obtido com telas plásticas pretas do tipo 'sombrite' fixadas em armações de madeira com dimensões de 5x5x2 m<sup>3</sup> para cada nível de luz, sob condições de campo. Estas estruturas propiciaram a incidência de 25, 50 e 75% de radiação fotossinteticamente ativa (RFA). Além disso, as plantas foram submetidas ao tratamento a pleno sol. Os valores de RFA, medidos ao nível da extremidade superior das plantas, foram obtidos com um sensor de radiação luminosa S-LIA-M003 acoplado a uma estação climatológica Hobo Micro Station Data Logger (Onset, EUA). Os valores de RFA, temperatura e umidade relativa, medidos ao nível da extremidade superior das plantas, foram obtidos com um sensor de radiação luminosa S-LIA-M003 acoplado a uma estação climatológica Hobo Micro Station Data Logger (Onset, EUA) (Figura 3.1).

As sementes de *P. suberosa litoralis* e *P. morifolia* foram adquiridas através de doações da Universidade Estadual do Norte Fluminense 'Darcy Ribeiro' (UENF) - Campos de Goytacazes, RJ, enquanto que as sementes de *P. palmeri* var. *sublanceolata* foram obtidas da EMBRAPA. As três espécies em estudo são cultivadas no Banco Ativo de Germoplasma (BAG) da UESC. A semeadura foi realizada em bandejas de isopor de 128 células, contendo como substrato areia lavada e esterco (1:1), num total de 64 sementes para cada espécie. Após a germinação, as plântulas foram transplantadas para sacos de polietileno, contendo o

substrato já descrito anteriormente. Por fim, as mudas de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* foram transplantadas para vasos plásticos com capacidade de 10 L, contendo como substrato solo, matéria orgânica e areia lavada na proporção de 3:1:1, tendo como suportes armações de arame ou bambu. A irrigação foi manual e diária. A adubação foi realizada a cada 90 dias com 3,9 g de uréia, 34,29 g de fosfato monoamônico (MAP) e 14,97 g de cloreto de potássio. A cada 15 dias aplicou-se uma solução de micronutrientes e uréia (23,3 g/l). Aplicou-se 30g de Furadan<sup>®</sup> por vaso, antes do transplântio, para controle de nematóides do solo. Foram realizadas, também, aplicações regulares e preventivas de Sevin<sup>®</sup> 480 SC, para o controle da lagarta *Agraulis vanillae vanillae*.

Tabela 4.1 - Variáveis climáticas referentes ao período experimental (março a novembro de 2007).

<b>Mês/Ano</b>	<b>Radiação Global (W/m<sup>2</sup>)</b>	<b>Temp. Média (°C)</b>	<b>UR (%)</b>	<b>Precipitação (mm)</b>
Março/2007	245.789,2	24,7	83,8	147,6
Abril/2007	174.546,3	24,6	82,0	298,2
Maió/2007	165.099,8	22,1	82,9	168,4
Junho/2007	138.286,2	21,3	81,9	203,4
Julho/2007	131.407,1	22,4	90,4	136,2
Agosto/2007	159.029,6	21,9	81,1	330,4
Setembro/2007	174.524,7	22,1	82,9	481,4
Outubro/2007	193.517,3	22,3	87,4	398,6
Novembro/2007	188.764,3	23,7	84,8	401,8

#### 4.2.2 TROCAS GASOSAS FOLIARES

As medições de trocas gasosas foliares foram realizadas aos 200 dias após a emergência das plantas, entre 8 e 12 h, em folhas maduras de *P. morifolia*, *P. suberosa*

*litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, utilizando-se um sistema portátil para medições de fotossíntese LI-6400 (Li-Cor, EUA), equipado com uma fonte de luz artificial 6400-02B RedBlue. As curvas de saturação de radiação luminosa foram obtidas, para as três espécies em estudo cultivadas nos quatro níveis de sombreamento, em dez níveis de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) (0, 10, 25, 50, 100, 200, 400, 600, 800 e 1000  $\mu\text{mol}$  fótons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), iniciando-se a seqüência do valor superior para o inferior. O tempo mínimo pré-estabelecido para a estabilização das leituras, em cada nível de RFA, foi de 60 s e o máximo, para salvar cada leitura, de 120 s. O coeficiente de variação (C.V.) máximo admitido para salvar cada leitura foi de 0,8%. Além de RFA, foram mantidos constantes o  $\text{CO}_2$  atmosférico no interior da câmara foliar e a temperatura do bloco a 26°C. O fluxo de  $\text{CO}_2$  foi ajustado, mantendo-se uma concentração de 380  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  no interior da câmara. As taxas de fotossíntese líquida ( $A$ ) e de transpiração ( $E$ ) por unidade de área foliar, a condutância estomática ao vapor de água ( $g_s$ ) e a razão entre as concentrações interna e atmosférica de  $\text{CO}_2$  ( $C_i/C_a$ ) foram estimadas a partir dos valores da variação de  $\text{CO}_2$  e da umidade no interior da câmara, determinados pelo analisador de gases por infravermelho do referido aparelho, em  $\text{RFA} \geq 600 \mu\text{mol}$  fótons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . O equipamento também forneceu os valores do déficit de pressão de vapor entre o ar e a folha (DPV) e a temperatura foliar (em °C). Ajustes para as curvas de saturação da radiação luminosa foram realizados mediante um modelo de regressão não-linear para equações exponenciais. Para a construção das curvas de resposta da taxa fotossintética líquida ( $A$ ) à radiação fotossinteticamente ativa (RFA), foi usada a seguinte equação (IQBAL et al., 1997):  $A = A_{\text{max}} (1 - \exp(-\alpha \text{RFA}/A_{\text{max}})) - R_d$ , onde  $A_{\text{max}}$  é a taxa fotossintética máxima em irradiância de saturação,  $\alpha$  a eficiência quântica aparente e  $R_d$  a taxa respiratória na ausência de luz.  $R_d$  corresponde à leitura realizada quando  $\text{RFA} = 0 \mu\text{mol}$  fótons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . A partir dos valores ajustados, foi calculada a irradiância de compensação ( $\Gamma_{\text{RFA}}$ ).

#### 4.2.3 EMISSÃO DE FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA

A cinética de indução da fluorescência da clorofila foi acompanhada simultaneamente com as medições de trocas gasosas foliares, utilizando-se o sistema portátil de medição de fotossíntese LI-6400 com câmara foliar modelo LI-6400-40. Antes das medições de fluorescência, colocou-se um clipe na folha, para que a mesma permanecesse no escuro por

um período de 30 minutos, para a reflexão da radiação solar, o decréscimo da temperatura foliar e a oxidação de todo o sistema de transporte fotossintético de elétrons. Os sinais de fluorescência foram registrados no sistema de aquisição de dados do LI-6400 que calculou automaticamente a fluorescência mínima ( $F_o$ ) e o rendimento quântico potencial máximo do PSII ( $F_v/F_m$ ), considerados como indicadores mais precisos dos efeitos de estresses ambiente sobre a fotossíntese (LICHTENTHALER et al., 1982; BALL et al., 1994; MAXWELL; JOHNSON, 2000).

#### 4.2.4 DETERMINAÇÃO DO TEOR DE CLOROFILA

Determinou-se os teores de clorofila **a**, **b** e total na 2ª ou 3ª folha madura totalmente expandida a partir do ápice do ramo das diversas espécies de *Passiflora*. Inicialmente, coletou-se as folhas que, imediatamente após, foram colocadas em sacos plásticos fechados, contendo algodão umedecidos com água, para minimizar a transpiração durante o seu transporte até o laboratório. Posteriormente, retirou-se dez discos foliares internervais, com biomassa fresca conhecidos, de cada repetição, que imediatamente após foram colocados em *ependorfs* recobertos com papel alumínio contendo acetona a 80%, onde pernoveram. Na manhã do dia seguinte, procedeu-se a maceração dos mesmos em almofariz, até a obtenção de uma massa fina. Repetiu-se, sucessivamente, o procedimento de extração dos pigmentos cloroplastídicos com acetona a 80% até a extração total. Efetuou-se, em seguida, a transferência do sobrenadante para balão volumétrico de 10 mL, cujo volume foi completado com acetona a mesma concentração. Por fim, a absorvância das amostras foi lida em espectrofotômetro de microplacas (VERSAmax), nos comprimentos de onda correspondentes a 645 e 663 nm. A determinação dos teores de clorofila **a**, **b** e **total** foi calculada utilizando as equações propostas por Arnon (1949).

#### 4.2.5 ANÁLISE ESTATÍSTICA

O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado em fatorial 4x3, correspondente aos quatro níveis de sombreamento (0, 25, 50 e 75%) e às três espécies,



respectivamente, com três repetições, sendo cada repetição uma planta por vaso. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e os valores médios comparados pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ), utilizando o programa Statistica versão 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA 2001).

### 4.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

As curvas de resposta da fotossíntese líquida ( $A$ ) à radiação fotossinteticamente ativa (RFA) de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, nos quatro níveis de irradiância aos quais foram submetidas, estão apresentadas na Figura 4.1. A Tabela 4.2 apresenta os parâmetros derivados das curvas de saturação de luz  $A_{\max}$ ,  $R_d$ ,  $\Gamma_{\text{RFA}}$  e  $\alpha$ . Não foram observadas diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) para os parâmetros derivados da curva de saturação luminosa, entre os diferentes níveis de sombreamento, para a espécie *P. morifolia*, que apresentou valor máximo de  $A_{\max}$  no tratamento a 50% de sombreamento, valores máximos de  $R_d$  e  $\alpha$  a 75% de sombreamento e valor máximo de  $\Gamma_{\text{RFA}}$  a 25% de sombreamento. Para *P. suberosa litoralis*, verificou-se diferença significativa ( $P < 0,05$ ) para os valores de  $A_{\max}$  nos diferentes níveis de sombreamento, cujo maior valor foi observado a pleno sol ( $15,13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Entretanto, não houve efeito significativo do sombreamento sobre os outros parâmetros fotossintéticos. Já para a espécie *P. palmeri* var. *sublanceolata*, o sombreamento artificial influenciou significativamente ( $P < 0,05$ ) os parâmetros da curva de saturação luminosa, com exceção de  $\alpha$ , com o tratamento a 25% de sombreamento apresentando as maiores médias de  $A_{\max}$ ,  $R_d$  e  $\Gamma_{\text{RFA}}$ , enquanto que o tratamento a 50% de sombreamento apresentou maior valor de  $\alpha$ .

O maior valor de  $A_{\max}$  de *P. suberosa litoralis* a pleno sol, com decréscimos nos níveis subsequentes de sombreamento, demonstra a capacidade de aclimação dessa espécie a ambientes com elevada RFA, indicando que um grande requerimento de energia luminosa foi necessário para alcançar  $A_{\max}$ . Observou-se, também, para esta espécie, valores elevados de  $R_d$ ,  $\Gamma_{\text{RFA}}$  e  $\alpha$  a pleno sol (Tabela 4.2). Tipicamente caracterizada como espécie heliófila, sendo encontrada, principalmente, nas bordas de mata preservadas, florestas secundárias, bem como em áreas de restingas litorâneas (SACCO, 1980), *P. suberosa litoralis* apresenta uma grande capacidade para o uso da luz na fotossíntese. A manutenção de altas taxas fotossintéticas tem um custo energético elevado, sendo vantajosa somente sob condições de alta irradiância

(MOONEY; GULMON, 1979), onde a quantidade de Rubisco e o centro de reação do PSII aumentam com a expansão do complexo coletor de luz do PSII (EVANS, 1989; HIKOSAKA; TERASHIMA, 1995).

O padrão de resposta de *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* ao aumento de  $A_{\max}$  com o aumento do nível de RFA, seguido de um declínio de  $A_{\max}$  a pleno sol, tem sido relatado constantemente para outras espécies tolerantes à sombra moderada (TANI et al., 2001; ALERIC; KIRKMAN, 2005). De acordo com Leverenz (1995), plantas adaptadas a ambientes sombreados são mais eficientes fotossinteticamente em níveis reduzidos de RFA, perdendo esta eficiência em níveis elevados de RFA. O valor elevado de  $A_{\max}$  (Tabela 4.2) de *P. morifolia* a 50% de sombreamento são um indicativo da plasticidade fisiológica desta espécie a adaptar-se em ambientes com reduzida RFA. A fotossíntese de plantas de ambientes sombreados requer a maximização da quantidade de luz absorvida, conjuntamente a pequenas taxas de perda de carbono através da respiração (ZHANG, et al., 2003). Plantas de sombra apresentam valores extremamente reduzidos de  $\Gamma_{\text{RFA}}$ , devido, principalmente, a seus baixos valores de  $R_d$  (SIMS, PEARCY, 1991; CHEN; KLINKA, 1997). Porém, *P. morifolia* apresentou valores mais elevados de  $R_d$  nos tratamentos mais sombreados (Tabela 4.2).

Os baixos valores de  $A_{\max}$  e  $R_d$  observados para *P. palmeri* var. *sublanceolata* a pleno sol (Tabela 4.2) indicam que estas plantas estão estressadas, apresentando um balanço de carbono desigual (ALERIC; KIRKMAN, 2005). Além disso, tais valores evidenciam o fenômeno da fotoinibição, ou seja, a lenta e reversível redução na eficiência fotossintética em níveis elevados de RFA, que leva à diminuição parcial da capacidade de converter a energia radiante em matéria seca (LONG et al., 1994; KRAUSE et al., 1995; LAING et al., 1995), podendo, também, desde que a exposição a excessos de luminosidade torne-se prolongada, resultar na fotodestruição dos pigmentos fotossintéticos. Esse fenômeno é chamado de foto-oxidação e pode causar a morte de células ou mesmo do organismo (HENDREY et al., 1987). No geral, espécies tolerantes a sombra são mais sensíveis a fotoinibição do que espécies heliófilas (ÖQUIST et al., 1992; KRAUSE et al., 1995; BARTH et al., 2001). O fato de que todas as plantas de *P. palmeri* var. *sublanceolata* do experimento sobreviveram a pleno sol durante o período do estudo, porém com taxas fotossintéticas significativamente reduzidas, indicam que esta espécie pode persistir em tais condições, mas o cultivo a pleno sol não demonstra ser o mais adequado para seu crescimento e desenvolvimento, podendo levar a danos irreversíveis no aparato fotossintético.

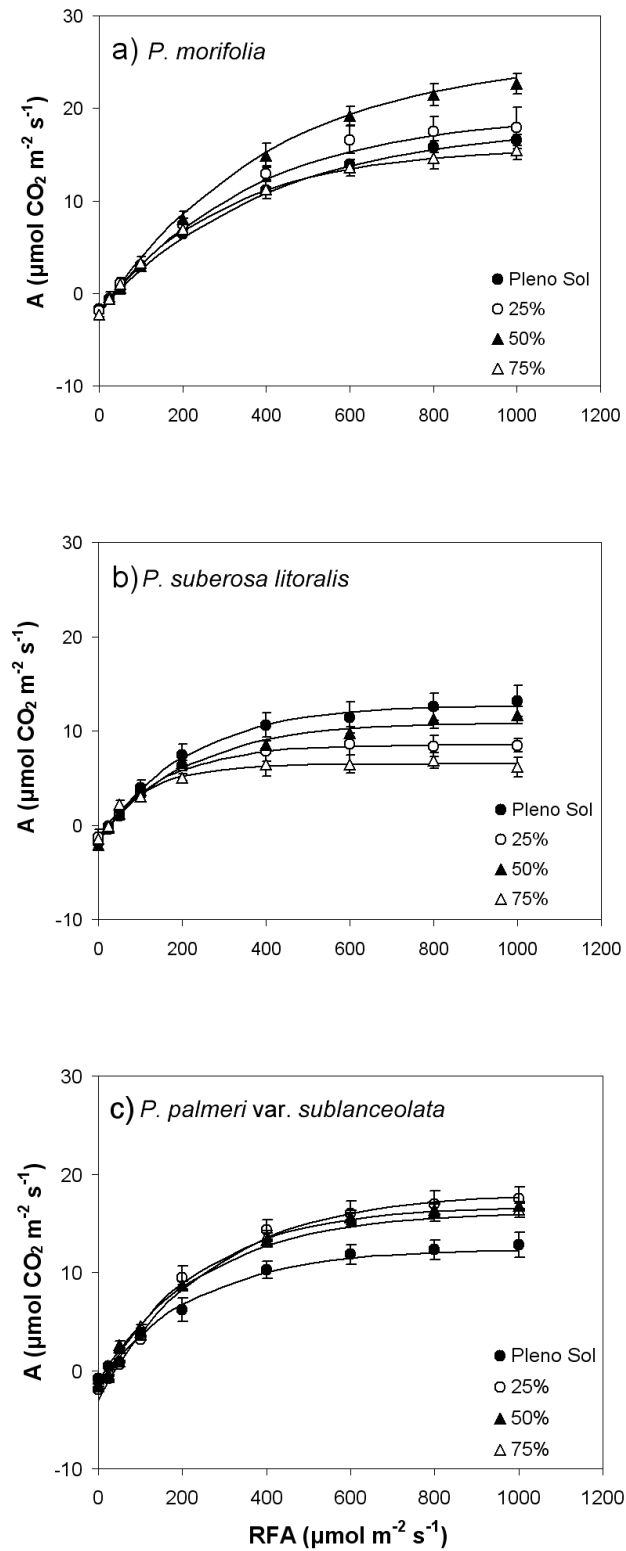


Figura 4.1 - Curvas de resposta da taxa fotossintética líquida ( $A$ ) à radiação fotossinteticamente ativa (RFA) para *P. morifolia* (a), *P. suberosa litoralis* (b) e *P. palmeri* var. *sublanceolata* (c), cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 200 dias após a emergência. Pontos são médias de três repetições ( $\pm$  EP). Equação:  $A = A_{\max} (1 - \exp(-\alpha \text{RFA}/A_{\max})) - R_d$ .

Tabela 4.2 - Parâmetros estimados derivados das curvas de saturação de luz para *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 200 dias após a emergência. Valores médios de três repetições ( $\pm$  EP).

Espécie	Sombreamento	$A_{\max}$	$R_d$	$\Gamma_{\text{RFA}}$	$\alpha$
		$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$			$\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$
<i>P. morifolia</i>	0%	22,4 $\pm$ 3,7 <sup>Aa*</sup>	1,78 $\pm$ 0,4 <sup>Aa</sup>	35,9 $\pm$ 6,4 <sup>Aa</sup>	0,05 $\pm$ 0,005 <sup>Aa</sup>
	25%	22,79 $\pm$ 1,9 <sup>Aa</sup>	1,92 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>	38,5 $\pm$ 2,5 <sup>Aa</sup>	0,05 $\pm$ 0,003 <sup>Aa</sup>
	50%	27,06 $\pm$ 1,5 <sup>Aa</sup>	2,12 $\pm$ 0,3 <sup>Aa</sup>	37,5 $\pm$ 7,9 <sup>Aa</sup>	0,06 $\pm$ 0,007 <sup>Aa</sup>
	75%	20,25 $\pm$ 1,4 <sup>Aa</sup>	2,31 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>	36,2 $\pm$ 5,3 <sup>Aa</sup>	0,07 $\pm$ 0,01 <sup>Aa</sup>
C.V. (%)		18,64	21,87	23,52	24,67
<i>P. suberosa litoralis</i>	0%	15,13 $\pm$ 1,6 <sup>Ba</sup>	2,06 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>	31,8 $\pm$ 3,8 <sup>Aa</sup>	0,07 $\pm$ 0,01 <sup>Aa</sup>
	25%	10,85 $\pm$ 1,1 <sup>Ba</sup>	1,92 $\pm$ 0,3 <sup>Aa</sup>	32,9 $\pm$ 1,9 <sup>Ba</sup>	0,06 $\pm$ 0,005 <sup>Aa</sup>
	50%	12,93 $\pm$ 0,4 <sup>Ca</sup>	2,19 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>	31,3 $\pm$ 2,1 <sup>Aa</sup>	0,07 $\pm$ 0,003 <sup>Aa</sup>
	75%	8,15 $\pm$ 1,2 <sup>Bb</sup>	1,42 $\pm$ 0,3 <sup>Ba</sup>	26,9 $\pm$ 6,9 <sup>Ba</sup>	0,05 $\pm$ 0,003 <sup>Aa</sup>
C.V. (%)		27,17	26,42	21,5	21,27
<i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i>	0%	10,49 $\pm$ 0,1 <sup>Cc</sup>	0,87 $\pm$ 0,07 <sup>Bc</sup>	20,6 $\pm$ 0,5 <sup>Bb</sup>	0,04 $\pm$ 0,003 <sup>Aa</sup>
	25%	23,28 $\pm$ 1,4 <sup>Aa</sup>	2,17 $\pm$ 0,1 <sup>Aa</sup>	47,7 $\pm$ 6,9 <sup>Aa</sup>	0,05 $\pm$ 0,005 <sup>Aa</sup>
	50%	19,03 $\pm$ 0,6 <sup>Bb</sup>	1,71 $\pm$ 0,2 <sup>Aab</sup>	22,9 $\pm$ 2,5 <sup>Bb</sup>	0,08 $\pm$ 0,01 <sup>Aa</sup>
	75%	18,75 $\pm$ 0,8 <sup>Ab</sup>	1,06 $\pm$ 0,1 <sup>Cbc</sup>	15,6 $\pm$ 0,3 <sup>Cb</sup>	0,07 $\pm$ 0,01 <sup>Aa</sup>
C.V. (%)		27,96	40,6	52,69	31,72

$A_{\max}$  = taxa fotossintética máxima em irradiância de saturação,  $R_d$  = taxa respiratória na ausência de luz,  $\Gamma_{\text{RFA}}$  = irradiância de compensação e  $\alpha$  = eficiência quântica aparente.

\*Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e letras maiúsculas entre espécies, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).

Os maiores valores de  $A$  para *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* foram de 21,09, 12,36 e 16,15  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente, atingidos nos níveis a 50%, pleno sol e 75% de sombreamento. Tais valores caracterizam *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* como espécies tolerantes à sombra, enquanto que *P. suberosa litoralis* apresenta características de plantas heliófilas. Ocorreu aumento de  $g_s$ , paralelamente ao incremento de  $A$ , atingindo os valores máximos a pleno sol em *P. suberosa litoralis* e a 50% de sombreamento em *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* (Tabela 4.3). Os estômatos de folhas intactas normalmente se abrem em resposta ao aumento de RFA (BURROWS; MILTHORPE, 1976). Alterações em  $g_s$  relacionam-se com o controle da perda de água e da assimilação de  $\text{CO}_2$  para manutenção da taxa fotossintética (TAIZ; ZEIGER, 2003). De acordo com Daley et al. (1989), a diminuição de  $g_s$  pode restringir a taxa de fixação de  $\text{CO}_2$ , com a conseqüente diminuição de sua concentração nas cavidades subestomáticas e nos espaços intercelulares. A fotoinibição evidenciada em *P. palmeri* var. *sublanceolata* pode ter sido a responsável pelo valor extremamente reduzido de  $g_s$  a pleno sol ( $0,07 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), visto que, além de diminuir a taxa de assimilação, este processo também reduz a condutância estomática (WONG et al., 1978). Isto pode ser prejudicial, desde que a energia radiante capturada não seja utilizada nos processos fotossintéticos, levando, desta forma, à fotodestruição das moléculas de clorofila (COSTA, 1996).

A fase de incremento de  $A$  coincidiu, também, com o aumento da razão entre a concentração intercelular e ambiente de  $\text{CO}_2$  ( $C_i/C_a$ ) e o incremento da taxa transpiratória ( $E$ ), com menor intensidade em *P. palmeri* var. *sublanceolata* (Tabela 4.3). Para esta espécie, as condições de irradiância máxima não foram favoráveis no que se refere à maximização de  $g_s$ , contribuindo, também, para a redução de  $E$ . Para Farquhar (1978),  $E$  diminui com o aumento do DPV, sugerindo que os estômatos são sensíveis a mudanças ambientais. Variações na taxa de transpiração ocasionam alterações em diversos processos fisiológicos, como a temperatura e potencial hídrico da folha (FARQUHAR; SHARKEY, 1982). As duas fontes principais de resistência à transpiração concentram-se na abertura estomática e na camada de ar limítrofe (TAIZ; ZEIGER, 2003). De acordo com Burrows & Milthorpe (1976), tanto a luz como a temperatura do ar influenciam as respostas estomáticas. A razão  $C_i/C_a$  é um bom indicador da limitação estomática da fotossíntese (FARQUHAR; SHARKEY, 1982). Em condições ambientais favoráveis, esta razão tende a permanecer constante para um grande número de espécies (EHLERINGER; CERLING, 1995). Os valores de  $C_i/C_a$  variam de acordo com o habitat, com uma tendência de serem mais elevados em espécies mesomórficas do que em espécies xeromórficas (LLOYD; FARQUHAR, 1994), fato observado no presente estudo,

onde as espécies tolerantes à sombra *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* apresentaram valores de  $C_i/C_a$  mais elevados do que *P. suberosa litoralis*, considerada planta de sol.

Tabela 4.3 - Taxa fotossintética líquida ( $A$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), taxa transpiratória ( $E$ ) e razão entre a concentração intercelular e ambiente de  $CO_2$  ( $C_i/C_a$ ) de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 200 dias após a emergência, em  $RFA \geq 600 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Valores m\u00e9dios de tr\u00eas repeti\u00e7\u00f5es ( $\pm EP$ ).

Esp\u00e9cie	Sombreamento	$A$	$g_s$	$E$	$C_i/C_a$
		$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	
<i>P. morifolia</i>	0%	$20,9 \pm 0,9^{Aa*}$	$0,21 \pm 0,005^{Aa}$	$3,27 \pm 0,2^{Ab}$	$0,53 \pm 0,02^{Aa}$
	25%	$17,31 \pm 0,9^{Ab}$	$0,18 \pm 0,01^{Ab}$	$3,49 \pm 0,2^{Bb}$	$0,56 \pm 0,01^{Ba}$
	50%	$21,09 \pm 0,6^{Aa}$	$0,23 \pm 0,003^{Aa}$	$4,88 \pm 0,3^{Aa}$	$0,58 \pm 0,01^{Ba}$
	75%	$15,59 \pm 0,6^{Ab}$	$0,13 \pm 0,007^{Bc}$	$3,08 \pm 0,2^{Bb}$	$0,45 \pm 0,01^{Bb}$
C.V. (%)		17,35	23,48	27,33	12,48
<i>P. suberosa litoralis</i>	0%	$12,36 \pm 0,8^{Ba}$	$0,09 \pm 0,004^{Ba}$	$1,83 \pm 0,07^{Ba}$	$0,4 \pm 0,03^{Ba}$
	25%	$8,47 \pm 0,5^{Bbc}$	$0,05 \pm 0,002^{Bc}$	$1,01 \pm 0,07^{Cb}$	$0,22 \pm 0,02^{Cb}$
	50%	$10,6 \pm 0,5^{Cab}$	$0,07 \pm 0,003^{Bb}$	$1,56 \pm 0,08^{Ba}$	$0,36 \pm 0,03^{Ca}$
	75%	$6,47 \pm 0,4^{Bc}$	$0,03 \pm 0,003^{Cd}$	$0,76 \pm 0,08^{Cb}$	$0,15 \pm 0,05^{Cb}$
C.V. (%)		29,81	40,03	37,36	50,79
<i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i>	0%	$8,92 \pm 0,2^{Cb}$	$0,07 \pm 0,007^{Bb}$	$1,59 \pm 0,1^{Bb}$	$0,42 \pm 0,05^{Bb}$
	25%	$15,64 \pm 0,6^{Aa}$	$0,29 \pm 0,01^{Aa}$	$5,09 \pm 0,2^{Aa}$	$0,74 \pm 0,01^{Aa}$
	50%	$16,12 \pm 0,4^{Ba}$	$0,3 \pm 0,02^{Aa}$	$4,91 \pm 0,1^{Aa}$	$0,73 \pm 0,01^{Aa}$
	75%	$16,15 \pm 0,3^{Aa}$	$0,27 \pm 0,02^{Aa}$	$4,63 \pm 0,3^{Aa}$	$0,7 \pm 0,02^{Aa}$
C.V. (%)		20,35	38,67	33,1	20,46

\*Letras min\u00fasculas indicam compara\u00e7\u00e3o entre tratamentos e letras mai\u00fasculas entre esp\u00e9cies, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).

Os valores de DPV mantiveram-se constantes apenas em *P. suberosa litoralis*, com um incremento acentuado em *P. morifolia* e uma redução em *P. palmeri* var. *sublanceolata*, em razão do aumento do sombreamento (Figura 4.2 a). A temperatura foliar, dentro dos diferentes níveis de sombreamento, não variou para *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, mostrando-se diferente significativamente ( $P < 0,05$ ) apenas para *P. morifolia*, com redução a pleno sol (Figura 4.2 b). Sabe-se que valores elevados de DPV constituem-se um dos principais fatores limitantes para a fotossíntese (COSTA, 1996). O fechamento dos estômatos em alto DPV, em *P. morifolia*, resultou em decréscimo significativo de  $A$ , bem como em redução de  $E$ , que irá afetar diretamente as taxas de crescimento. Por outro lado, a temperatura do ambiente atua diretamente sobre a resposta dos estômatos, pois juntamente com a umidade relativa do ar, interfere no potencial hídrico do ar em torno da folha e, portanto, atuando no DPV (SILVA, 1993). Respostas contrárias foram observadas em *P. palmeri* var. *sublanceolata*, onde a diminuição de DPV com o aumento do sombreamento não foi acompanhada da redução de  $g_s$ , apresentando somente uma pequena redução de  $E$ . O efeito da temperatura e de DPV são maiores em folhas expostas ao sol do que em sombreadas, resultando em maiores perdas de água, apesar do fechamento dos estômatos (RAJA HARUN; HARDWICK, 1988).

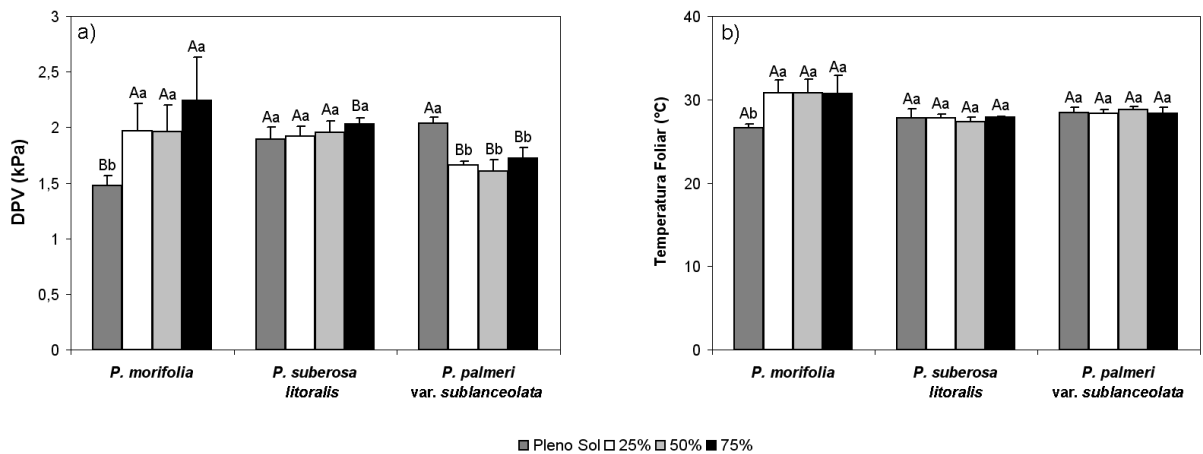


Figura 4.2 - Variação do déficit de pressão de vapor (DPV) (a) e temperatura foliar (b) para *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 200 dias após a emergência. Valores médios de três repetições ( $\pm$  EP). Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e letras maiúsculas entre espécies, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).

Os valores de  $F_v/F_m$  foram significativamente diferentes ( $P < 0,05$ ) entre os níveis de sombreamento apenas em *P. suberosa litoralis*, sendo mais elevados a 75%, diminuindo progressivamente com o aumento dos níveis de RFA (Figura 4.3 a). Já os valores de  $F_0$  foram significativamente diferentes ( $P < 0,05$ ) em *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, aumentando em razão do incremento de RFA (Figura 4.3 b). Estes parâmetros são bons indicativos do efeito do estresse ambiental na fotossíntese (LICHTENTHALER et al., 1982; BALL et al., 1994; MAXWELL; JOHNSON, 2000). Os valores de  $F_v/F_m$  foram similares, para as três espécies em estudo nos quatro níveis de sombreamento, compreendidos entre 0,75 e 0,85, o que demonstra eficiente conversão da energia luminosa em nível de PSII (TAIZ; ZEIGER, 2003), indicando a ausência de danos nas reações fotoquímicas. Em plantas de *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* a plena sol a acentuada diminuição de  $F_v/F_m$  pode indicar algum tipo de dano no aparato fotossintético, sendo a taxa de fotossíntese de *P. palmeri* var. *sublanceolata* influenciada pela diminuição da razão  $F_v/F_m$ , evidenciando a fotoinibição. Aumentos de  $F_0$  podem ser indicativos da energia de dissipação (fluorescência) no complexo antena (STRASSER et al., 2000). Entretanto, a contribuição do PSI no sinal de  $F_0$  não pode ser descartada, sendo de possível importância em plantas estressadas (PFÜNDEL, 1998).

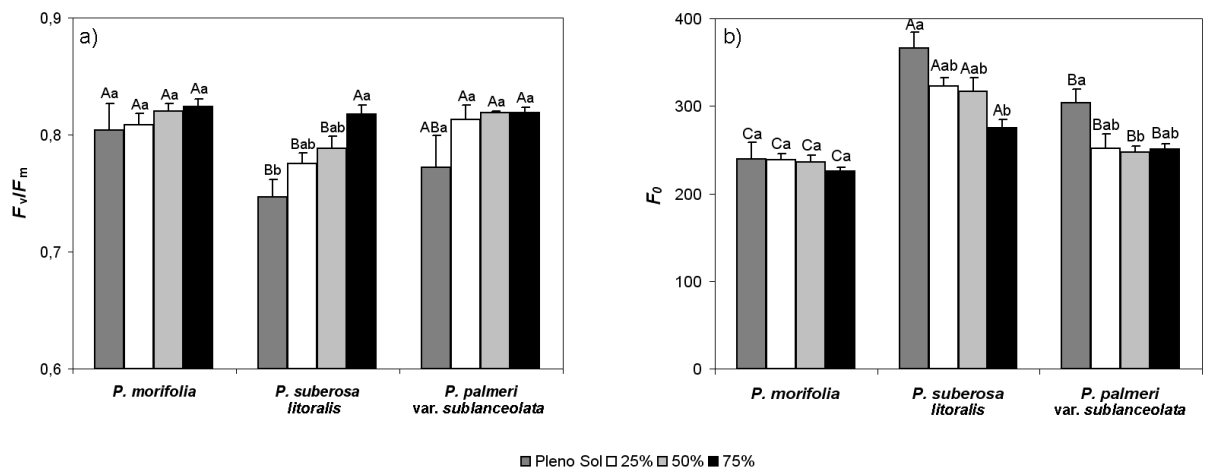


Figura 4.3 - Rendimento quântico máximo do PSII ( $F_v/F_m$ ) (a) e fluorescência inicial da molécula de clorofila **a** ( $F_0$ ) (b) para *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 200 dias após a emergência. Valores médios de três repetições ( $\pm$  EP). Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e letras maiúsculas entre espécies, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).



Verificou-se que os teores de clorofila **a**, **b** e **total** foram consideravelmente maiores nas plantas mais sombreadas em relação às que foram cultivadas a pleno sol, com as médias diferindo estatisticamente ( $P < 0,05$ ) para as três espécies em estudo (Tabela 4.4). A espécie *P. morifolia* apresentou os maiores valores de clorofila **a**, **b** e **total** no tratamento ab 50% de sombreamento, enquanto que *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* obtiveram maiores valores a 75% de sombreamento. Resultados semelhantes, em relação ao teor de clorofila e a diminuição da RFA, foram encontrados em diversos outros trabalhos (BJÖRKMAN; HOLMGREN, 1963; INOUE, 1978; ABRAMS, 1987; LEE, 1988; FAHL et al., 1994). Verifica-se que *P. palmeri* var. *sublanceolata* apresentou valores mais elevados de clorofila **b** e **total** que as demais espécies, sendo apenas superada por *P. morifolia* no que se refere ao teor de clorofila **a**. Por outro lado, *P. suberosa litoralis* foi a espécie com a menor concentração de clorofila **a**, **b** e **total**, em todos os níveis de sombreamento. Estas diferenças podem ser importantes sob sombreamentos superiores a 40%, pois nestas condições a taxa de fotossíntese deve ser proporcional à concentração de clorofila (GABRIELSEN, 1948). De acordo com esta hipótese, *P. palmeri* var. *sublanceolata* e *P. morifolia* teriam condições de apresentar altas taxas de crescimento, superiores à *P. suberosa litoralis* mesmo à sombra (ENGEL, 1989).

O maior acúmulo de clorofila nos níveis mais sombreados pode ser considerado um efeito compensatório das espécies a menor quantidade de RFA disponível. Boardman (1977) reforça a idéia de que folhas cultivadas a baixas intensidades de luz apresentam maiores teores de clorofila por unidade de peso. Geralmente as folhas de plantas sombreadas possuem cloroplastos maiores e mais ricos em clorofila (BJÖRKMAN et al., 1972). O aumento do tamanho dos cloroplastos e da quantidade de clorofila por cloroplasto nas folhas sombreadas compensa o decréscimo do número de cloroplastos por unidade de área foliar (BOARDMAN, 1977). De acordo com Björkman (1981), as folhas de sombra apresentam maiores valores de clorofila **b** que de clorofila **a**. Tal característica não foi observada no presente estudo, onde as três espécies apresentaram valores de clorofila **a** superiores aos de clorofila **b** (Tabela 4.4). A extensão e a intensidade da fotoinibição, observada em *P. palmeri* var. *sublanceolata*, podem ser controladas por vários mecanismos de fotoproteção, que envolvem, dentre outros, o movimento de cloroplastos para diminuir sua área de absorção (PARK et al., 1996), o movimento de folhas inteiras em resposta à luz incidente e o aumento da reflectância da luz (ADAMS III; DEMMIG-ADAMS, 1993). Numa outra forma de fotoproteção, quando o excesso de fótons é absorvido por clorofila em uma folha, forma-se um mecanismo fotoprotetor, mediado pelo carotenóide zeaxantina, que envolve a dissipação de energia

diretamente do complexo coletor de luz (ADAMS III; DEMMIG-ADAMS, 1993; DEMMIG et al., 1987; GILMORE; YAMAMOTO, 1993).

A razão entre clorofila **a/b** correlacionou-se com os níveis de sombreamento de maneira estatisticamente significativa ( $P < 0,05$ ) para as espécies *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* (Tabela 4.4). A relação clorofila **a/b**, de uma maneira geral, tende a diminuir com a redução da intensidade de radiação luminosa devido uma maior proporção relativa de clorofila **b** em ambientes sombreados, fato que ocorre devido a esta molécula de clorofila ser degradada mais lentamente em plantas de sombra do que a clorofila **a**, conforme Engel & Poggiani (1991). Entretanto, no presente estudo a relação entre a clorofila **a/b** aumentou com o sombreamento, devido aos valores de clorofila **a** terem sido superiores aos de clorofila **b**, para as três espécies. Por outro lado, alguns autores não encontraram diferenças entre as proporções de clorofila **a/b** (INOUE, 1983; GRAÇA, 1983; NYGREN; KELLOMAKI, 1983).

Tabela 4.4 - Teores de clorofila **a**, clorofila **b**, clorofila total e relação clorofila **a/b** de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 221 dias após a emergência. Valores médios de três repetições ( $\pm$  EP).

Espécie	Sombreamento	Clorofila <i>a</i>	Clorofila <i>b</i>	Clorofila total	Clorofila <i>a/b</i>
		mg g <sup>-1</sup> BF			
<i>P. morifolia</i>	0%	1,04 $\pm$ 0,1 <sup>Ac*</sup>	0,97 $\pm$ 0,06 <sup>Ab</sup>	1,76 $\pm$ 0,1 <sup>Ac</sup>	1,08 $\pm$ 0,02 <sup>Aa</sup>
	25%	1,35 $\pm$ 0,2 <sup>Abc</sup>	1,27 $\pm$ 0,2 <sup>Aab</sup>	2,28 $\pm$ 0,3 <sup>Abc</sup>	1,09 $\pm$ 0,1 <sup>Aa</sup>
	50%	1,89 $\pm$ 0,1 <sup>Aa</sup>	1,89 $\pm$ 0,08 <sup>Aa</sup>	3,19 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>	1,04 $\pm$ 0,1 <sup>Ba</sup>
	75%	1,68 $\pm$ 0,1 <sup>Bab</sup>	1,42 $\pm$ 0,2 <sup>Aab</sup>	2,82 $\pm$ 0,1 <sup>Bab</sup>	1,18 $\pm$ 0,04 <sup>Ba</sup>
C.V. (%)		25,8	32,5	25,82	15,0
<i>P. suberosa litoralis</i>	0%	0,42 $\pm$ 0,04 <sup>Bb</sup>	0,54 $\pm$ 0,07 <sup>Bb</sup>	0,72 $\pm$ 0,07 <sup>Bb</sup>	0,79 $\pm$ 0,04 <sup>Bb</sup>
	25%	0,55 $\pm$ 0,07 <sup>Bb</sup>	0,6 $\pm$ 0,04 <sup>Bb</sup>	0,93 $\pm$ 0,1 <sup>Bb</sup>	0,91 $\pm$ 0,06 <sup>Ab</sup>
	50%	0,73 $\pm$ 0,04 <sup>Cb</sup>	0,57 $\pm$ 0,06 <sup>Cb</sup>	1,23 $\pm$ 0,06 <sup>Cb</sup>	1,31 $\pm$ 0,1 <sup>Aa</sup>
	75%	1,63 $\pm$ 0,1 <sup>Ba</sup>	1,02 $\pm$ 0,08 <sup>Ba</sup>	2,72 $\pm$ 0,2 <sup>Ba</sup>	1,61 $\pm$ 0,1 <sup>Aa</sup>
C.V. (%)		61,72	32,24	60,63	32,28
<i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i>	0%	1,2 $\pm$ 0,1 <sup>Ab</sup>	1,23 $\pm$ 0,2 <sup>Aab</sup>	2,04 $\pm$ 0,3 <sup>Ab</sup>	0,99 $\pm$ 0,04 <sup>Ac</sup>
	25%	1,42 $\pm$ 0,06 <sup>Ab</sup>	1,49 $\pm$ 0,02 <sup>Aab</sup>	2,40 $\pm$ 0,1 <sup>Ab</sup>	0,95 $\pm$ 0,04 <sup>Ac</sup>
	50%	1,49 $\pm$ 0,2 <sup>Bb</sup>	0,95 $\pm$ 0,1 <sup>Bb</sup>	2,48 $\pm$ 0,3 <sup>Bb</sup>	1,58 $\pm$ 0,07 <sup>Ab</sup>
	75%	3,37 $\pm$ 0,4 <sup>Aa</sup>	1,68 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>	5,57 $\pm$ 0,7 <sup>Aa</sup>	1,99 $\pm$ 0,07 <sup>Aa</sup>
C.V. (%)		53,49	29,28	52,49	32,96

\* Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e letras maiúsculas entre espécies, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).

#### 4.4 CONCLUSÕES

As elevadas taxas de  $A$ ,  $E$  e  $g_s$  de *P. suberosa litoralis* no tratamento a pleno sol demonstram a capacidade de aclimação dessa espécie a ambientes com elevada RFA, indicando-a para o cultivo em jardins ou áreas abertas, seja em cercas ou pérgulas. Tais parâmetros, para *P. morifolia*, foram mais elevados a 50% de sombreamento, indicativos da plasticidade fisiológica desta espécie a adaptar-se em ambientes com reduzida RFA, possibilitando seu cultivo em vasos para a ornamentação de interiores. Os baixos valores de  $A$ ,  $g_s$ ,  $E$  e  $C_i/C_a$  observados para *P. palmeri* var. *sublanceolata* a pleno sol indicam que estas plantas estavam estressadas, apresentando um balanço de carbono desuniforme, evidenciando o fenômeno da fotoinibição. Esta espécie apresenta características de espécie tolerante à sombra moderada (25%), podendo, também, ser utilizada para a ornamentação de interiores, em locais com relativa iluminação natural.

Estas observações, em conjunto com as alterações verificadas do rendimento quântico de PSII e dos teores de clorofila, refletem a adaptação diferencial das espécies em estudo à assimilação de  $CO_2$ , indicando a capacidade de plasticidade fisiológica de cada uma delas, sendo esta de fundamental importância para o cultivo de plantas em ambientes heterogêneos. Estes resultados fornecem evidências de que esta plasticidade foi maior para a espécie *P. suberosa litoralis*, em altos níveis de irradiância, em relação às demais, enquanto que a fotoinibição mostrou-se como um importante componente da limitação fotossintética em *P. palmeri* var. *sublanceolata* sob estresse luminoso.

## 5 PLASTICIDADE MORFO-ANATÔMICA DE ESPÉCIES DE *Passiflora* EM RESPOSTA AO SOMBREAMENTO

### 5.1 INTRODUÇÃO

A luz é um dos principais fatores do ambiente físico e age de forma isolada ou conjunta no controle do crescimento e do desenvolvimento das plantas, interferindo por meio do processo fotossintético, particularmente no que se refere à assimilação de CO<sub>2</sub> (NOBEL, 1991; ZHANG et al., 2003), e na diferenciação durante a morfogênese (CASTRO et al., 2003). Sua ação pode ser avaliada em termos quantitativos (intensidade de luz ou densidade de fluxo de fótons), qualitativo (espectro da radiação eletromagnética azul e vermelha) e duração (fotoperíodo) (CASTRO et al. 2003). A adaptação das plantas ao ambiente de luz depende do ajuste de seu aparelho fotossintético, de modo que a irradiância seja utilizada de maneira mais eficiente possível. As respostas a essa adaptação serão refletidas no crescimento global da planta. Assim, a eficiência do crescimento pode estar relacionada com a habilidade de adaptação das plantas às condições de intensidade de radiação luminosa do ambiente (PAIVA et al., 2003). Respostas morfo-anatômicas das plantas podem revelar informações acerca da tolerância de espécies às alterações nas condições de luz, sendo estas informações bastante úteis para o cultivo de espécies tropicais em ambientes artificiais.

Diversos estudos analisando as características morfo-anatômicas foliares sob diferentes condições de sombreamento (BOEGER et al., 1998; MENDES et al., 2001; CAMPOS; UCHIDA, 2002; GIVNISH et al., 2004; MONTANARI et al., 2004; MORAIS et al., 2004) constataram modificações na espessura da lâmina foliar em consequência do número de estratos ou do crescimento das células que compõem o parênquima paliçádico, no desenvolvimento acentuado do parênquima esponjoso, na densidade estomática, na espessura da epiderme e da cutícula, na área foliar, entre outras. Algumas características morfo-anatômicas estão relacionadas à aclimatação ou à adaptação a irradiâncias elevadas, como (i) o aumento na densidade estomática (VOLTAN et al., 1992); (ii) as mudanças nos padrões de

crescimento ou de alocação de biomassa (BONGERS; POPMA, 1990; POPMA; BONGERS, 1991; POORTER et al., 2003); (iii) a diminuição da área foliar específica; (iv) a presença de cutícula mais espessa (VOLTAN et al., 1992; FAHL et al., 1994), com maior quantidade de cera epicuticular (AKUNDA et al., 1979); (v) e os cloroplastos com pouca “grana” e menor quantidade de tilacóides por *granum* (FAHL et al., 1994). Plantas de interesse comercial como *Coffea arabica* (MIRANDA et al., 1999; MORAIS et al., 2004), *Piper spidinervium* (SANTIAGO et al., 2001) e *Bouchea fluminensis* (MILANEZE-GUTIERRE et al., 2003) já foram estudadas sob este mesmo enfoque, fornecendo informações importantes sobre a ação da variação da irradiância na estrutura foliar, auxiliando na escolha dos regimes de plantio mais adequados para otimizar a produção em cultivo. No entanto, a resposta das plantas frente à condição de luz não é uniforme (GIVNISH, 1988).

De acordo com López-Merúvia et al. (1993a,b) e Kurtz et al. (2003) as folhas de *Passiflora* são hipoestomáticas, com estômatos anomocíticos no mesmo nível das demais células epidérmicas, observando a presença de cutícula relativamente delgada em ambas as faces. A epiderme é uniestratificada, com células periclinalmente alongadas, com muitas espécies apresentando cera epicuticular. O mesofilo, de organização dorsiventral, é composto por uma camada de células paliçádicas e cerca de seis estratos constituindo o parênquima esponjoso. As células do parênquima paliçádico têm formato basicamente alongado e estreito e as células do parênquima esponjoso são lobadas. Verifica-se a presença de idioblastos contendo drusas de oxalato de cálcio. Os feixes vasculares são colaterais com calotas de fibras perivasculares junto ao floema e apresentam-se envolvidos por uma bainha parenquimática. A nervura principal, em secção transversal, tem formato biconvexo com maior proeminência junto à face abaxial. Com o floema voltado para periferia, o xilema assume uma posição centrípeta e os elementos traqueais dispõem-se radialmente (LÓPEZ-MERÚVIA et al., 1993a,b; KURTZ et al., 2003).

No que se refere à utilização de espécies de *Passiflora* com fins ornamentais, mercado com crescimento acentuado nas últimas três décadas em países da Europa e América do Norte, esta pode dar-se sob várias condições: em jardins, seja em cercas, muros ou pérgulas, onde predomina o sol pleno; em estufas, cuja condição luminosa é de meia-sombra; ou em cultivo em vasos em interiores de residências, onde há, portanto, maior sombreamento. Para cada uma destas situações é preciso determinar o efeito destes micro-ambientes, onde a luz consiste na principal variável sobre o desenvolvimento das espécies de interesse. No entanto, cada espécie possui limitações estruturais peculiares em sua plasticidade morfológica (GIVNISH, 1988; TILMAN, 1988), o que interfere conseqüentemente em sua capacidade de

resposta às alterações em variáveis ambientais. Com isso, este trabalho teve como objetivo principal a caracterização anatômica e morfológica de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, submetidas a diferentes níveis de sombreamento, visando selecionar espécies de sol e de sombra para subsidiar projetos de paisagismo na elaboração de jardins e na ornamentação de interiores.

## 5.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 5.2.1 MATERIAL BOTÂNICO E CONDIÇÕES DE CULTIVO

As condições de cultivo e os tratos culturais referentes a esta seção foram descritos anteriormente no Capítulo 4.

### 5.2.2 CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA

O crescimento das plantas de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* foi avaliado nas cinco repetições de cada tratamento, para cada espécie, aos 167 dias após a emergência, com base nas seguintes características: i) altura de plantas (AP), em cm; ii) diâmetro do caule (DC) na altura do 2º nó; iii) comprimento médio de entrenós do eixo principal (CE); e iv) número de folhas do eixo principal (NF). Além disso, aos 236 dias após a emergência, foi estimada a área foliar total (AF), com auxílio de um medidor automático de área foliar LI-3100 (Li-Cor, Nebraska, USA). Ao final, as folhas foram acondicionadas em sacos de papel e colocadas em estufa com circulação forçada de ar, a aproximadamente 75°C, durante 72 horas. Após a secagem, o material foi pesado para quantificar a biomassa seca de folhas (BSF). A partir dos dados de área e massa seca foliar foi estimada a área específica foliar  $AFE = \text{área foliar (cm}^2\text{) / biomassa seca de folhas (g)}$ , (WITKOWSKI; LAMONT, 1991).

### 5.2.3 ANATOMIA FOLIAR

Aos 207 dias após a emergência coletou-se, para as análises anatômicas, duas folhas de cada repetição, para cada tratamento, num total de 20 amostras para cada espécie. Retiraram-se amostras do limbo, na região mediana de folhas maduras de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, para a realização de cortes anatômicos transversais. O material coletado foi fixado em glutaraldeído a 1,5% e tampão cacodilato de sódio a 0,1M. Para os estudos pormenorizados, foram feitos cortes histológicos em micrótomo rotativo, a partir de material desidratado em série etanólica e incluído em historesina (Leica®). Posteriormente, foram submetidos ao processo de coloração com Azul de Toluidina a 1% (KRAUS; ARDUIN, 1997). As análises foram feitas em microscópio óptico e a documentação dos resultados obtidos em fotomicroscópio Olympus BX40. A espessura da lâmina foliar, da epiderme na face abaxial e adaxial, e do parênquima paliçádico e lacunoso, para as três espécies nos quatro níveis de sombreamento, foram calculadas com auxílio do programa computacional Sigma Scan®.

### 5.2.4 ANÁLISE ESTATÍSTICA

O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado em fatorial 4x3, correspondente aos quatro níveis de sombreamento (0, 25, 50 e 75%) e às três espécies, respectivamente, com cinco repetições, sendo cada repetição uma planta por vaso. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ), utilizando o programa Statistica versão 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA 2001).

## 5.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Todas as características morfológicas avaliadas foram influenciadas pelos níveis de sombreamento, à exceção de NF. A plasticidade morfológica diferiu entre as espécies em



estudo, sendo algumas mais afetadas pelo sombreamento artificial do que outras. As plantas de *P. morifolia* e *P. suberosa litoralis* cultivadas a diferentes níveis de sombreamento não diferiram ( $P < 0,05$ ) em relação aos valores de AP, evidenciando para *P. morifolia* um leve incremento em altura a 50% de sombreamento e para *P. suberosa litoralis* uma diminuição progressiva com a intensidade do sombreamento (Tabela 5.1). *P. palmeri* var. *sublanceolata*, espécie herbácea com hábito monopodial, apresentou maiores médias de AP em condições de 25% de sombreamento, diferindo significativamente ( $P < 0,05$ ) dos outros tratamentos (Tabela 5.1). O aumento na altura em plantas que se desenvolvem sob condições de sombreamento é considerado uma resposta morfogênica comum (SMITH; WHITELAM, 1990). De acordo com Phillips (1975), a dominância apical aumenta quando as plantas são submetidas a níveis elevados de sombreamento, em razão do decréscimo de fotoassimilados e maior nível de auxina no ápice caulinar. Em estudo realizado em condições de campo, verificou-se que, em relação ao crescimento do ramo principal, *P. giberti* apresentou maior velocidade de crescimento que *P. edulis* f. *flavicarpa* e *P. cincinnata* (VASCONCELLOS et al., 2005).

O crescimento das plantas resulta de interações envolvendo carboidratos, hormônios, água e sais minerais. Embora a fotossíntese seja considerada o processo fisiológico mais importante para o crescimento, por fornecer matéria-prima necessária, o desenvolvimento de uma planta envolve mecanismos regulatórios de conversão e distribuição de fotoassimilados (PAIVA et al., 2003). Conforme Muroya et al. (1997), a altura é um ótimo parâmetro, pois as espécies possuem diferentes padrões de respostas, de acordo com sua capacidade adaptativa às variações na intensidade de luz.

O aumento de DC foi diretamente proporcional ao aumento da luminosidade, com médias diferindo significativamente ( $P < 0,05$ ) para *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* e não diferindo para *P. morifolia* (Tabela 5.1). De acordo com Paiva et al. (2003), o crescimento em diâmetro depende da atividade cambial que, por sua vez, é estimulada por carboidratos produzidos pela fotossíntese e hormônios translocados das regiões apicais. Logo, DC é um bom indicador da assimilação líquida, já que depende mais intimamente da fotossíntese (ENGEL, 1989). Vasconcellos et al. (2005) observaram que *P. giberti*, *P. cincinnata* e *P. edulis* f. *flavicarpa* apresentam o mesmo padrão de aumento de DC, ressaltando que, tanto *P. giberti* como *P. cincinnata*, por possuírem raízes gemíferas, apresentam formação de brotações vegetativas de raiz, com a formação de grande número de caules oriundos da brotação de gemas vegetativas localizadas próximo ao colo da planta.

Estas brotações de raiz surgem em distâncias superiores a dois ou três metros do caule principal da planta (VASCONCELLOS et al., 2005).

Os maiores valores de CE foram observados, para as três espécies em estudo, em tratamentos sombreados (50% de sombreamento para *P. morifolia* e 75% de sombreamento para *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*), com médias estatisticamente diferentes ( $P < 0,05$ ) para *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* e iguais para *P. suberosa litoralis* (Tabela 5.1). Kluge (1998) observou que a baixa intensidade de luz em passifloras provocou o alongamento dos ramos. O comprimento do entrenó indica um maior espaçamento entre folhas das plantas sombreadas e, de acordo com Smith & Whitelam (1990), o alongamento do internódio é uma resposta morfogênica típica de plantas sob sombreamento. Tal comportamento é uma forma de escape ao déficit de luz, pois não são capazes de tolerar baixas intensidades luminosas através do ajuste de suas taxas metabólicas puramente (TINOCO; VASQUES-YANES, 1985).

Os valores médios de NF não foram influenciados pelos níveis de sombreamento, para as três espécies (Tabela 5.1). De acordo com Passos (1997), quanto maior NF, maior será o número de estômatos e a transpiração. Isso permite também um incremento na absorção de  $\text{CO}_2$  e um aumento da atividade fotossintética em resposta ao sombreamento. Embora o presente estudo não permita uma discriminação entre os efeitos da quantidade e qualidade da luz e apesar do fato de as plantas terem sido sujeitas a outras variações climáticas comumente observadas em condições de campo, ele é importante na interpretação dos efeitos do sombreamento sobre o crescimento por que, segundo Wang et al. (1994), o conceito de tolerância à sombra não faz a distinção entre esses efeitos.

Houve efeito significativo ( $P < 0,05$ ) dos níveis de sombreamento sobre os valores de AF para as três espécies em estudo, cujas maiores médias foram observadas a 75% de sombreamento (Tabela 3.2). AF é uma característica para se analisar a tolerância à sombra das diferentes espécies, pois ela correlaciona-se diretamente com a área da superfície fotossintetizante útil (PAIVA et al., 2003). O aumento de AF pelo sombreamento é uma das maneiras da planta aumentar a superfície fotossintetizante, promovendo um aproveitamento maior das baixas intensidades luminosas (ENGEL, 1989; CAMPOS; UCHIDA, 2002), compensando, assim, as taxas fotossintéticas por unidade de área mais baixas, que são características de folhas de sombra (BOARDMAN, 1977; SCALON et al., 2001). Porém, Kluge (1998) verificou redução de AF em espécies de *Passiflora* sob reduzida intensidade de luz. A eficiência das plantas em aproveitar a energia solar para o seu crescimento e sua adaptabilidade às condições do ambiente além de ser controlada geneticamente, é afetada

pelas práticas de manejo utilizadas em seu cultivo. Tais fatores regulam o incremento da superfície fotossintetizante da planta, ou sua área foliar total, sendo este o parâmetro que mais se relaciona com a capacidade de aproveitamento de energia solar dos cultivos.

O sombreamento artificial também influenciou significativamente ( $P < 0,05$ ) os valores de AFE para *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cujas plantas cultivadas sob o maior sombreamento (75%) apresentaram valores de AFE superiores aos demais (Tabela 5.2). O aumento de AFE é uma resposta comum observada em plantas sob baixas irradiâncias (FAHL et al., 1994). Em passifloras, o aumento de AFE nas plantas mais sombreadas sugere que a redução da luminosidade foi um fator relacionado às diferenças anatômicas na folha (LAMBERS; POORTER, 1992), o que reflete uma estratégia para elevar a habilidade competitiva das plantas sob baixa luminosidade por meio do aumento da área foliar. Menor AFE beneficia plantas sob alta intensidade de luz, pois diminui a exposição dos tecidos da planta ao sol, reduzindo a perda de água e o auto-sombreamento, conforme observado por Claussen (1996).

Não houve diferença significativa ( $P < 0,05$ ), entre tratamentos, quanto aos valores de BSF, para as espécies *P. morifolia* e *P. suberosa litoralis*, enquanto que para *P. palmeri* var. *sublanceolata*, a alocação em folhas não diferiu significativamente entre os tratamentos a pleno sol, 25 e 75% de sombreamento, com a menor alocação diferindo significativamente das demais e encontrada a 50% de sombreamento (Tabela 5.2). A maior quantidade de BSF acumulada em plantas ab 25% de sombreamento e a pleno sol, em *P. palmeri* var. *sublanceolata* pode ter ocorrido devido ao aumento da espessura foliar que, normalmente, ocorre em folhas sob alta disponibilidade luminosa, como recurso de proteção aos pigmentos fotossintéticos, conforme relatado por Scalon et al. (2001).

Tabela 5.1 - Altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC), comprimento médio de entrenós (CE) e número de folhas (NF) do eixo principal de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 167 dias após a emergência. Valores médios de cinco repetições ( $\pm$  EP).

Espécie	Sombreamento	AP (cm)	DC (cm)	CE (cm)	NF
<i>P. morifolia</i>	0%	162,0 $\pm$ 17,2 <sup>Aa*</sup>	1,15 $\pm$ 0,9 <sup>Aa</sup>	3,05 $\pm$ 0,2 <sup>Bb</sup>	42,8 $\pm$ 3,0 <sup>Aa</sup>
	25%	141,2 $\pm$ 14,9 <sup>Ba</sup>	1,02 $\pm$ 0,5 <sup>Aa</sup>	3,12 $\pm$ 0,2 <sup>Cab</sup>	38,4 $\pm$ 2,1 <sup>Aa</sup>
	50%	172,4 $\pm$ 10,4 <sup>Aa</sup>	0,81 $\pm$ 1,4 <sup>Aa</sup>	4,01 $\pm$ 0,3 <sup>Ba</sup>	35,2 $\pm$ 1,3 <sup>Aa</sup>
	75%	153,2 $\pm$ 8,8 <sup>Aa</sup>	0,88 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>	3,23 $\pm$ 0,2 <sup>Cab</sup>	36,8 $\pm$ 1,8 <sup>Aa</sup>
C.V. (%)		18,92	20,9	18,32	12,65
<i>P. suberosa litoralis</i>	0%	128,6 $\pm$ 10,3 <sup>Ba</sup>	0,73 $\pm$ 0,7 <sup>Ba</sup>	4,89 $\pm$ 0,1 <sup>Aa</sup>	20,2 $\pm$ 2,4 <sup>Ba</sup>
	25%	119,2 $\pm$ 5,5 <sup>Ba</sup>	0,65 $\pm$ 0,2 <sup>Bab</sup>	5,52 $\pm$ 0,1 <sup>Ba</sup>	17,0 $\pm$ 1,3 <sup>Ca</sup>
	50%	109,0 $\pm$ 11,2 <sup>Ca</sup>	0,49 $\pm$ 0,5 <sup>Bb</sup>	5,42 $\pm$ 0,5 <sup>Aa</sup>	20,6 $\pm$ 4,0 <sup>Ba</sup>
	75%	110,0 $\pm$ 6,4 <sup>Ba</sup>	0,69 $\pm$ 0,3 <sup>Aa</sup>	5,59 $\pm$ 0,2 <sup>Ba</sup>	16,0 $\pm$ 0,9 <sup>Ba</sup>
C.V. (%)		16,67	15,32	12,36	29,99
<i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i>	0%	144,5 $\pm$ 8,7 <sup>Ab</sup>	0,55 $\pm$ 0,4 <sup>Ba</sup>	5,21 $\pm$ 0,2 <sup>Ab</sup>	22,7 $\pm$ 2,2 <sup>Ba</sup>
	25%	199,2 $\pm$ 16,9 <sup>Aa</sup>	0,48 $\pm$ 0,2 <sup>Bab</sup>	7,37 $\pm$ 0,3 <sup>Aab</sup>	23,6 $\pm$ 3,0 <sup>Ba</sup>
	50%	132,2 $\pm$ 1,6 <sup>Bb</sup>	0,44 $\pm$ 0,1 <sup>Bb</sup>	6,47 $\pm$ 0,3 <sup>Aab</sup>	16,2 $\pm$ 1,0 <sup>Ba</sup>
	75%	149,8 $\pm$ 7,1 <sup>Ab</sup>	0,43 $\pm$ 0,08 <sup>Bb</sup>	10,39 $\pm$ 2,0 <sup>Aa</sup>	14,6 $\pm$ 2,9 <sup>Ba</sup>
C.V. (%)		14,03	9,56	38,64	26,85

\*Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e letras maiúsculas entre espécies, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).

Os dados referentes à espessura dos diferentes tecidos foliares de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, são apresentados na Tabela 5.3. Verificaram-se diferenças significativas para todas as características anatômicas avaliadas ( $P < 0,05$ ). As espessuras das epidermes adaxial e abaxial, dos parênquimas paliçádico e lacunoso, do mesofilo e a espessura total da lâmina foliar foram significativamente maiores, para as três espécies em estudo, a pleno sol e 25% de sombreamento (Tabela 5.3).

Nas plantas de *P. morifolia* crescendo a pleno sol e a 25% de sombreamento o mesofilo encontrou-se mais espesso, formado por uma camada de parênquima paliçádico constituído de células alongadas, praticamente sem espaços intercelulares entre elas (Figura 5.1 a,b). Por outro lado, o parênquima lacunoso é composto por células pequenas, de formato irregular, distribuídas em vastos espaços intercelulares. Nas folhas das plantas mantidas sob 50 e 75% de sombreamento (Figura 5.1 c,d), verificou-se uma diminuição acentuada do comprimento das células do parênquima paliçádico, bem como uma maior compactação do parênquima lacunoso, com redução significativa dos espaços intercelulares, dando um aspecto compactado à lâmina foliar. O arranjo colunar das células do parênquima paliçádico representam uma maior superfície exposta por unidade de volume, facilitando a penetração da luz canalizada, o que favorece a absorção dos raios luminosos (SMITH et al., 1997; EVANS, 1999).

O parênquima paliçádico das folhas de *P. suberosa litoralis* também é constituído por apenas uma camada de células estreitas e alongadas. O aumento em espessura do parênquima paliçádico foi, também, constatado em *P. suberosa litoralis* em razão da diminuição do sombreamento (Figura 5.2 a), com valores, a pleno sol, em torno de 107,6  $\mu\text{m}$  (Tabela 5.3). A espessura do parênquima paliçádico diminuiu intensamente com o aumento do sombreamento, proporcionalmente a diminuição da espessura da folha (Figura 5.2 b,c,d). O parênquima lacunoso é constituído por várias camadas de células de formato irregular. As folhas a pleno sol e 25% de sombreamento apresentaram células de parênquima lacunoso entremeadas por espaços intercelulares (Figura 5.2 a,b), com aumento significativo na espessura deste tecido sob tais condições de luminosidade (Tabela 5.3). A redução na espessura do parênquima lacunoso, relacionada à sua compactação devido à redução dos espaços entre as células, foi novamente observada nas folhas a 50 e 75% de sombreamento (Figura 5.2 c,d). Nesta espécie, foram observados os maiores aumentos em espessura, referentes a todos os tecidos, incluindo a espessura total (Tabela 5.3).

Tabela 5.2 - Área foliar total (AF), biomassa seca de folhas (BSF) e área foliar específica (AFE) de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 236 dias após a emergência. Valores médios de cinco repetições ( $\pm$  EP).

Espécie	Sombreamento	AF (cm <sup>2</sup> )	BSF (g)	AFE (cm <sup>2</sup> /g)
<i>P. morifolia</i>	0%	290,0 $\pm$ 5,5 <sup>Ac*</sup>	7,42 $\pm$ 0,3 <sup>Ba</sup>	39,05 $\pm$ 1,5 <sup>Ab</sup>
	25%	341,76 $\pm$ 35,8 <sup>Abc</sup>	7,25 $\pm$ 0,2 <sup>Ba</sup>	47,43 $\pm$ 6,1 <sup>Aab</sup>
	50%	450,03 $\pm$ 19,5 <sup>Aab</sup>	7,43 $\pm$ 0,1 <sup>Ba</sup>	60,56 $\pm$ 2,4 <sup>Aa</sup>
	75%	482,11 $\pm$ 43,2 <sup>Aa</sup>	7,44 $\pm$ 0,1 <sup>Ba</sup>	65,06 $\pm$ 6,4 <sup>Aa</sup>
C.V. (%)		23,72	3,86	24,14
<i>P. suberosa litoralis</i>	0%	249,31 $\pm$ 14,3 <sup>Bb</sup>	7,17 $\pm$ 0,07 <sup>Ba</sup>	31,34 $\pm$ 1,6 <sup>Bb</sup>
	25%	259,66 $\pm$ 14,1 <sup>Bb</sup>	7,25 $\pm$ 0,05 <sup>Ba</sup>	35,81 $\pm$ 1,7 <sup>Bb</sup>
	50%	261,5 $\pm$ 28,2 <sup>Bb</sup>	7,87 $\pm$ 0,04 <sup>Aa</sup>	36,51 $\pm$ 4,2 <sup>Bb</sup>
	75%	443,4 $\pm$ 29,8 <sup>Ba</sup>	7,95 $\pm$ 0,6 <sup>Aa</sup>	57,42 $\pm$ 7,7 <sup>ABa</sup>
C.V. (%)		29,99	7,42	31,07
<i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i>	0%	281,11 $\pm$ 12,8 <sup>Ab</sup>	8,55 $\pm$ 0,1 <sup>Aa</sup>	32,88 $\pm$ 1,5 <sup>Bc</sup>
	25%	348,21 $\pm$ 22,7 <sup>Aab</sup>	8,70 $\pm$ 0,2 <sup>Aa</sup>	39,92 $\pm$ 1,5 <sup>Bb</sup>
	50%	285,83 $\pm$ 11,5 <sup>Bb</sup>	7,46 $\pm$ 0,3 <sup>Bb</sup>	38,35 $\pm$ 0,7 <sup>Bbc</sup>
	75%	396,38 $\pm$ 13,3 <sup>Ca</sup>	8,36 $\pm$ 0,1 <sup>Aab</sup>	47,37 $\pm$ 1,0 <sup>Ba</sup>
C.V. (%)		16,74	7,2	14,4

\*Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e letras maiúsculas entre espécies, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).

A espécie *P. palmeri* var. *sublanceolata* apresentou os menores valores de espessuras dos tecidos da lâmina foliar (Tabela 5.3). Diferente das outras duas espécies em estudo, os espaços intercelulares no parênquima lacunoso não reduziram com o aumento do sombreamento, ainda que a espessura desse tecido tenha sido significativamente inferior nos tratamentos mais sombreados (Figura 5.2 c,d). Novamente, a maior espessura do parênquima paliçádico esteve diretamente relacionada à diminuição do sombreamento, apresentando células alongadas, estreitas e com, praticamente, nenhum espaço intercelular as entremeando (Figura 5.3 a,b).

Estes resultados estão de acordo com o observado por vários autores em relação às diferenças anatômicas entre folhas de sol e de sombra (BOEGER et al., 1998; MENDES et al., 2001; CAMPOS; UCHIDA, 2002; GIVNISH et al., 2004; MONTANARI et al., 2004; MORAIS et al., 2004). De acordo com López-Merúvia et al. (1993a,b) e Kurtz et al. (2003) as folhas de *Passiflora* apresentam mesofilo de organização dorsiventral, composto por uma camada de células paliçádicas e aproximadamente seis estratos constituindo o parênquima lacunoso. As células do parênquima paliçádico têm formato basicamente alongado e estreito e as células do parênquima lacunoso são lobadas. Esta descrição corrobora os resultados encontrados no presente estudo, variando apenas no que se refere à quantidade de camadas do parênquima lacunoso, visto que este número foi alterado em virtude dos tratamentos luminosos.

A maior espessura total da lâmina foliar (Tabela 5.3) associada a menor área foliar (Tabela 5.2), a pleno sol, representa a manutenção do volume foliar (SMITH et al., 1997; EVANS, 1999; ACKERLY et al., 2000), mantendo a capacidade fotossintética da folha (CHAZDON; KAUFMANN, 1993). Maiores valores para espessura do limbo em condições de luz mais intensa podem ser resultado do aumento na espessura dos tecidos foliares (VOLTAN et al., 1992; ROÇAS et al., 1997; MARQUES et al., 1999) ou apenas com aumento significativo na espessura do parênquima paliçádico (ASHTON; BERLYN, 1992; ROÇAS et al., 1997; CASTRO et al., 1998; CAO, 2000). Adicionalmente, incrementos na espessura da cutícula, camada epidérmica, aumento no número de camadas de tecidos ou de espaços intercelulares também podem ser responsáveis por modificações na espessura final do limbo, como observado em algumas espécies (EVANS, 1999; MARQUES et al., 1999; CAO, 2000; KLICH, 2000; OGUCHI et al., 2003).

Devido à capacidade de propagar a luz para regiões mais internas do mesofilo, várias camadas de parênquima paliçádico geralmente ocorrem associadas a folhas mais espessas (TERASHIMA; HIKOSAKA, 1995; VOGELMANN et al., 1996; SMITH et al., 1997) e em

condições de maior luminosidade. Os maiores valores médios do mesofilo e, conseqüentemente, da espessura do parênquima paliçádico, no tratamento a pleno sol estão relacionados com a diferença de espessura das camadas de tecido, uma vez que o número de camadas (um) permanece o mesmo, para as três espécies em estudo.

De acordo com Costa (1996), um sistema bem desenvolvido de espaço intercelulares no mesofilo foliar facilita a rapidez das trocas gasosas, favorecendo a eficiência fotossintética. Segundo o mesmo autor, a especialização do parênquima paliçádico, que resulta em fotossíntese mais eficiente, não se relaciona apenas com um maior número de cloroplastos nas células, mas, também, com as dimensões de sua área superficial livre. Nas plantas crescidas a pleno sol, o parênquima paliçádico apresenta-se mais diferenciado (BOARDMAN, 1977; SALISBURY; ROSS, 1992). A área superficial livre se apresenta maior no parênquima paliçádico, apesar do volume de espaços intercelulares do parênquima lacunoso ser bem maior em relação ao do parênquima paliçádico (FAHN, 1974). Porém, o incremento em espessura do limbo de folhas de sol implica em um custo energético elevado, com um conseqüente grande investimento em biomassa (OGUCHI et al., 2003). Verificou-se, para as três espécies em estudo, nas condições de sombreamento intenso (50 e 75%), uma diminuição da espessura da folha provavelmente como resultado do consumo de fotoassimilados durante a expansão de sua área foliar (COOPER; QUALLS, 1967), uma vez que estas espécies apresentaram áreas foliares, nestes níveis de sombreamento, bem maiores em relação àquelas folhas expostas a pleno sol (Tabela 5.2). O aumento da espessura total do limbo foliar a pleno sol está relacionado com um maior tamanho das células do parênquima paliçádico e do parênquima lacunoso em *P. morifolia*, onde se observa similaridade entre a proporção dos dois tecidos (Tabela 5.3). Já em *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, este aumento relaciona-se, principalmente, ao incremento no parênquima lacunoso e, conseqüentemente, nos espaços intercelulares (Tabela 5.3).



Tabela 5.3 - Espessura ( $\mu\text{m}$ ) da epiderme adaxial (EAD) e abaxial (EAB), parênquima paliçádico (PP) e lacunoso (PL), mesofilo (MES) e espessura total da lâmina foliar (ET) de *P. morifolia*, *P. suberosa litoralis* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, cultivadas em diferentes níveis de sombreamento, aos 207 dias após a emergência. Valores médios de quatro repetições ( $\pm$  EP). Letras minúsculas indicam comparação entre tratamentos e letras maiúsculas entre espécies, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).

Espécie	Sombreamento	EAD	EAB	PP	PL	MES	ET
<i>P. morifolia</i>	0%	23,2 $\pm$ 1,8 <sup>Ba</sup>	16,2 $\pm$ 1,3 <sup>Ba</sup>	65,4 $\pm$ 2,1 <sup>Bb</sup>	77,8 $\pm$ 2,5 <sup>Ba</sup>	112,5 $\pm$ 3,7 <sup>Cb</sup>	122,5 $\pm$ 3,9 <sup>Bb</sup>
	25%	19,9 $\pm$ 0,9 <sup>Ba</sup>	15,8 $\pm$ 1,1 <sup>Ba</sup>	78,6 $\pm$ 2,6 <sup>Ba</sup>	72,8 $\pm$ 2,7 <sup>Ba</sup>	129,4 $\pm$ 4,1 <sup>Ba</sup>	137,2 $\pm$ 5,3 <sup>Ba</sup>
	50%	12,9 $\pm$ 1,1 <sup>Bb</sup>	11,7 $\pm$ 0,9 <sup>Bb</sup>	51,1 $\pm$ 2,2 <sup>Bc</sup>	58,6 $\pm$ 3,3 <sup>Bc</sup>	92,2 $\pm$ 5,5 <sup>Bd</sup>	95,4 $\pm$ 6,7 <sup>Bd</sup>
	75%	20,4 $\pm$ 1,2 <sup>Aa</sup>	13,8 $\pm$ 0,9 <sup>Bab</sup>	50,1 $\pm$ 1,8 <sup>Bc</sup>	66,1 $\pm$ 2,2 <sup>Bb</sup>	102,1 $\pm$ 2,1 <sup>Bc</sup>	108,5 $\pm$ 1,6 <sup>Bc</sup>
C.V. (%)		19,9	18,5	37,5	19,5	25,8	21,7
<i>P. suberosa litoralis</i>	0%	31,3 $\pm$ 1,6 <sup>Aa</sup>	19,4 $\pm$ 1,1 <sup>Aa</sup>	107,6 $\pm$ 3,8 <sup>Aa</sup>	134,9 $\pm$ 5,3 <sup>Aa</sup>	220,3 $\pm$ 4,1 <sup>Aa</sup>	255,2 $\pm$ 4,8 <sup>Aa</sup>
	25%	30,6 $\pm$ 1,8 <sup>Aa</sup>	20,8 $\pm$ 1,2 <sup>Aa</sup>	92,7 $\pm$ 2,2 <sup>Ab</sup>	127,3 $\pm$ 9,1 <sup>Aa</sup>	205,8 $\pm$ 7,7 <sup>Ab</sup>	219,4 $\pm$ 9,9 <sup>Ab</sup>
	50%	31,3 $\pm$ 1,4 <sup>Aa</sup>	20,1 $\pm$ 1,1 <sup>Aa</sup>	83,7 $\pm$ 2,2 <sup>Ac</sup>	104,3 $\pm$ 5,1 <sup>Ab</sup>	204,9 $\pm$ 7,7 <sup>Ab</sup>	212,4 $\pm$ 5,2 <sup>Ab</sup>
	75%	25,0 $\pm$ 1,5 <sup>Ab</sup>	17,9 $\pm$ 1,6 <sup>Ab</sup>	71,7 $\pm$ 4,7 <sup>Ad</sup>	92,2 $\pm$ 5,4 <sup>Ac</sup>	187,2 $\pm$ 8,4 <sup>Ac</sup>	196,9 $\pm$ 5,5 <sup>Ac</sup>
C.V. (%)		20,4	22,2	35,7	24,7	22,1	21,2
<i>P. palmeri</i> var. <i>sublanceolata</i>	0%	15,6 $\pm$ 1,3 <sup>Ca</sup>	11,7 $\pm$ 0,7 <sup>Ca</sup>	51,8 $\pm$ 1,8 <sup>Ca</sup>	78,2 $\pm$ 8,4 <sup>Ba</sup>	125,5 $\pm$ 9,7 <sup>Ba</sup>	134,3 $\pm$ 10,5 <sup>Ba</sup>
	25%	16,8 $\pm$ 0,9 <sup>Ba</sup>	12,3 $\pm$ 0,5 <sup>Ca</sup>	48,6 $\pm$ 1,7 <sup>Ca</sup>	71,8 $\pm$ 4,3 <sup>Ba</sup>	106,1 $\pm$ 4,0 <sup>Cb</sup>	119,5 $\pm$ 5,0 <sup>Cb</sup>
	50%	11,9 $\pm$ 0,8 <sup>Bb</sup>	9,3 $\pm$ 0,4 <sup>Bb</sup>	34,5 $\pm$ 1,6 <sup>Cb</sup>	62,3 $\pm$ 3,6 <sup>Bb</sup>	93,2 $\pm$ 3,7 <sup>Bc</sup>	96,1 $\pm$ 5,4 <sup>Bc</sup>
	75%	11,6 $\pm$ 0,7 <sup>Bb</sup>	11,5 $\pm$ 0,4 <sup>Ca</sup>	34,9 $\pm$ 1,9 <sup>Cb</sup>	60,1 $\pm$ 2,2 <sup>Bb</sup>	90,3 $\pm$ 4,2 <sup>Cc</sup>	94,1 $\pm$ 4,5 <sup>Cc</sup>
C.V. (%)		30,1	30,1	31,1	45,1	39,4	35,7

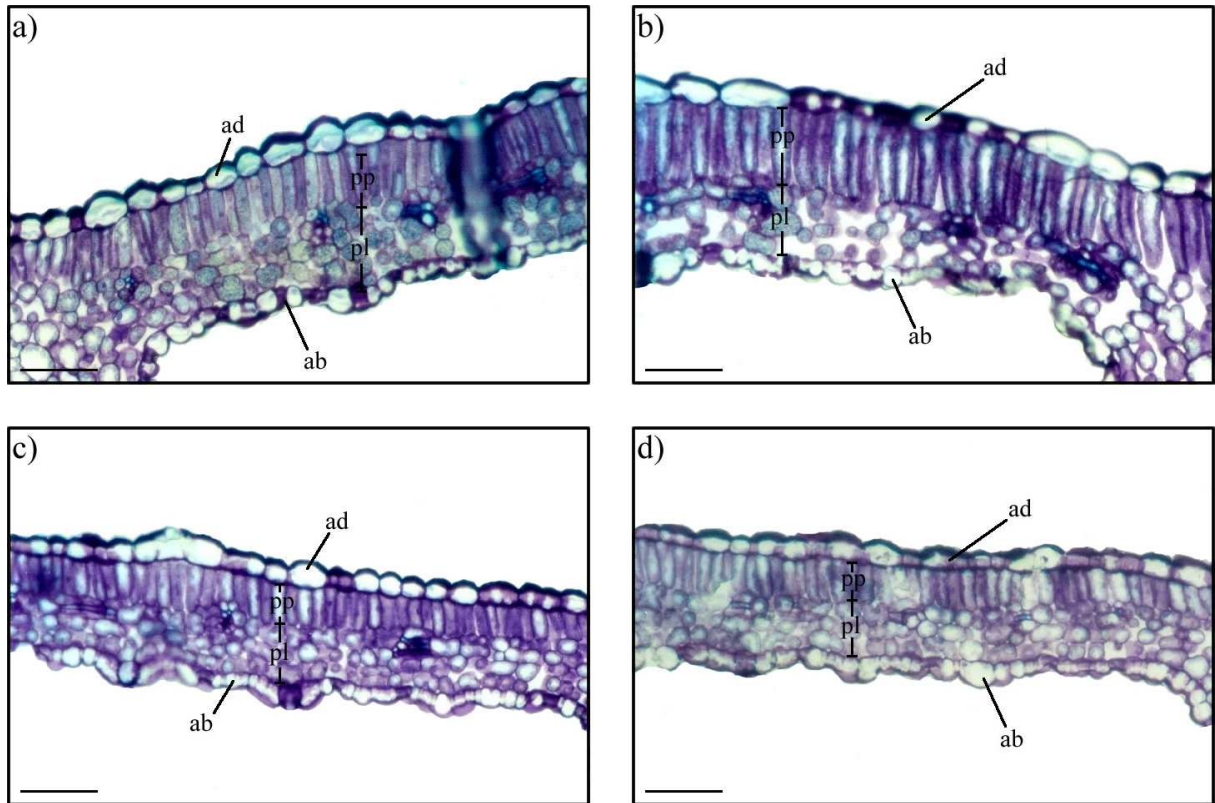


Figura 5.1 - Secções transversais da região mediana de folhas maduras de *P. morifolia*, submetidas a (a) 0%, (b) 25%, (c) 50% e (d) 75% de sombreamento. ad = epiderme adaxial, ab = epiderme abaxial, pp= parênquima paliçádico, pl = parênquima lacunoso. Escala: 60  $\mu$ m.

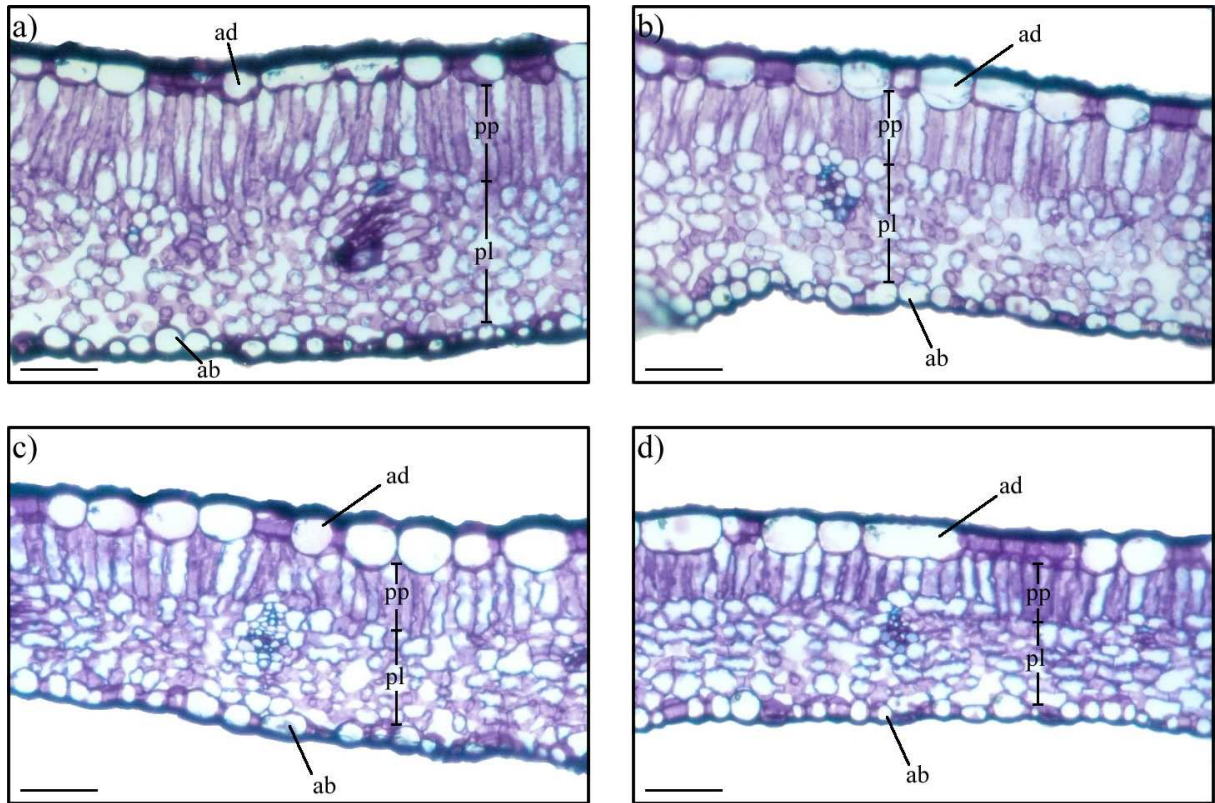


Figura 5.2 - Secções transversais da região mediana de folhas maduras de *P. suberosa litoralis*, submetidas a (a) 0%, (b) 25%, (c) 50% e (d) 75% de sombreamento. ad = epiderme adaxial, ab = epiderme abaxial, pp= parênquima paliçádico, pl = parênquima lacunoso. Escala: 60  $\mu\text{m}$ .

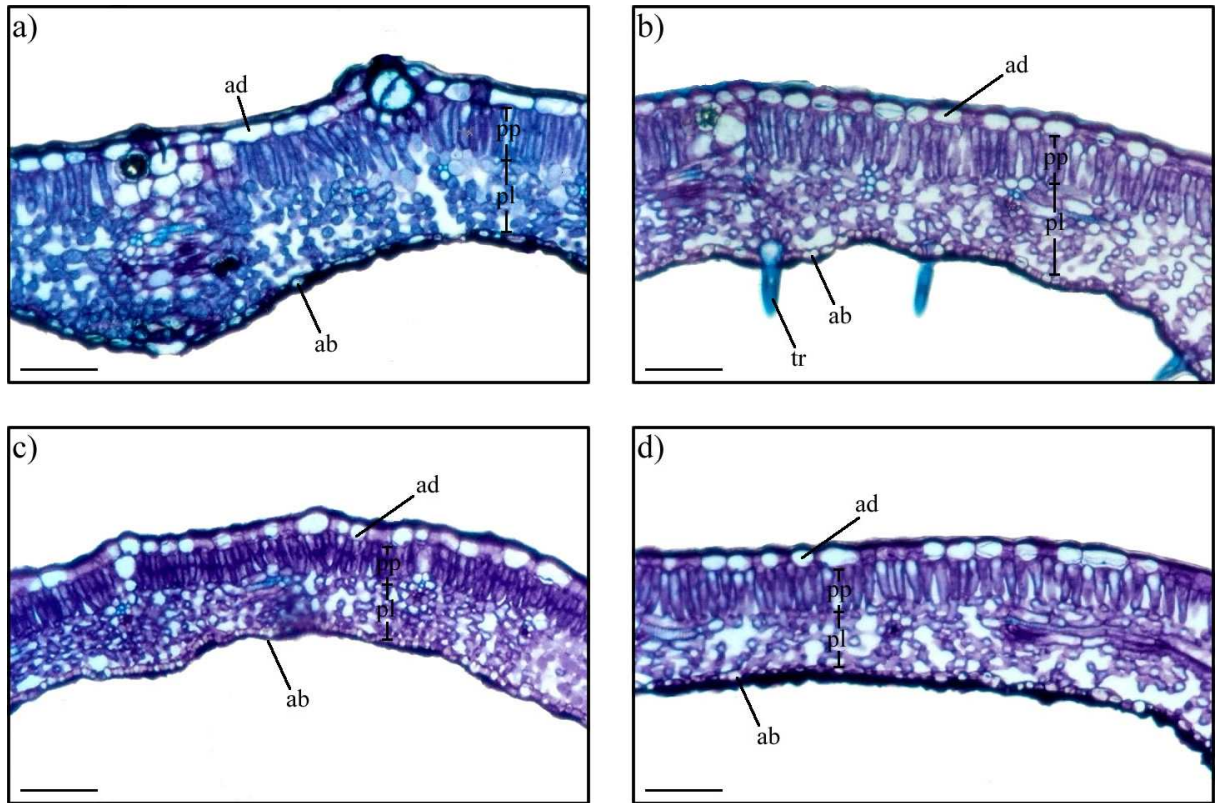


Figura 5.3 - Secções transversais da região mediana de folhas maduras de *P. palmeri* var. *sublanceolata*, submetidas a (a) 0%, (b) 25%, (c) 50% e (d) 75% de sombreamento. ad = epiderme adaxial, ab = epiderme abaxial, pp= parênquima paliçádico, pl = parênquima lacunoso, tr = tricomas. Escala: 60  $\mu$ m.

## 5.4 CONCLUSÕES

A plasticidade morfológica diferiu entre as espécies em estudo, sendo algumas mais afetadas pelo sombreamento artificial do que outras. Em plantas de *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata*, típicas espécies tolerantes ao sombreamento, e de *P. suberosa litoralis*, mesmo apresentando características de plantas heliófilas, a redução do crescimento (altura) em razão do aumento do sombreamento pode ser uma característica interessante, visando obter vasos de pequeno porte para ornamentação de interiores. Além disso, as plantas de *P. suberosa litoralis* mostraram vigor acentuado a pleno sol, podendo ser utilizadas em projetos paisagísticos em virtude de sua bela folhagem, conferindo potencial para a sua utilização em cercas ou pérgulas ornamentais.

Os maiores valores médios de área foliar e biomassa seca foliar sugerem uma maior produtividade de biomassa seca nas condições mais sombreadas de cultivo de *P. morifolia* e *P. suberosa litoralis*, como observado nos tratamentos a 50 e 75% de sombreamento. O significado funcional destas características morfológicas e ajustes em sua estruturação está em uma arquitetura foliar apropriada do ponto de vista ecológico

Os valores mais elevados a pleno sol e 25% de sombreamento das espessuras dos diferentes tecidos foliares, para as três espécies, estão de acordo com o observado por vários autores em relação às diferenças anatômicas entre folhas de sol e de sombra, indicando a importância ecológica da diferenciação e plasticidade foliar em razão do regime luminoso, refletindo diretamente na plasticidade em nível de planta inteira.

## 6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Considerando as condições distintas de sombreamento avaliadas, as três espécies em estudo apresentaram estratégias de aclimação contrastantes. Na fase de plântulas, o nível de sombreamento mais indicado para formação de mudas de *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* é o de 50%, pois nessas condições as plantas apresentaram maior vigor e crescimento vegetativo. As observações relativas ao crescimento inicial refletem o desenvolvimento e a adaptação das plantas adultas à ambientes heterogêneos. Com isso, *P. morifolia* e *P. palmeri* var. *sublanceolata* mostraram-se adaptadas a condições de sombra moderada, apresentando as maiores taxas fotossintéticas e de crescimento sob RFA de cerca de  $989,2 \mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , correspondente ao tratamento com 50% de sombreamento. Conclui-se, então, que estas espécies devem ser cultivadas em ambientes sombreados, como elementos decorativos de vasos para a ornamentação de interiores. A plasticidade anatômica também foi observada, fornecendo dados que permitem interpretar a manutenção das taxas fotossintéticas e assimilação de  $\text{CO}_2$  a pleno sol destas espécies tipicamente de sombra. Porém, ao constatar a fotoinibição em plantas de *P. palmeri* var. *sublanceolata* crescendo a pleno sol, pode-se afirmar que o uso desta espécie para ornamentação em jardins não é plenamente indicado, visto que a exposição prolongada a elevadas irradiâncias pode ocasionar danos irreversíveis ao aparato fotossintético, destruição dos pigmentos fotossintetizantes e, até mesmo, levar a morte das plantas.

Por outro lado, o crescimento inicial de mudas de *P. suberosa litoralis* mostrou-se mais favorável a pleno sol e razoavelmente a 25% de sombreamento, porém foi prejudicado a 75% de sombreamento. Tal comportamento é característico de espécies heliófilas intolerantes ao sombreamento. Novamente o comportamento morfológico na fase de mudas de viveiro refletiu no desenvolvimento subsequente das plantas, sob os diferentes níveis de sombreamento. As elevadas taxas fotossintéticas, de transpiração e condutância estomática de *P. suberosa litoralis* a pleno sol, juntamente à variação das características anatômicas observadas, demonstram a capacidade de aclimação dessa espécie a ambientes com elevada RFA, em torno de  $2154,7 \mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , indicando-a para o cultivo ornamental em

jardins ou áreas abertas, seja em cercas ou pérgulas. Além disso, a variação das características anatômicas observadas, com acentuada expansão da lâmina foliar a pleno sol, favoreceu a assimilação de CO<sub>2</sub> e, conseqüentemente, o incremento em biomassa. Porém, mesmo apresentando características de plantas heliófilas, a redução do crescimento (altura) de *P. suberosa litoralis* em razão do aumento do sombreamento pode ser uma característica interessante, visando obter vasos de pequeno porte para ornamentação de interiores, visto que as taxas fotossintéticas indicam a possibilidade de aclimatação a estas condições.

Apesar de ter sido observada variação entre as espécies em estudo para um mesmo nível de irradiância, considerou-se que os resultados obtidos com o emprego de telas plásticas pretas, com a intenção de provocar reduções gradativas na radiação solar disponível para as plantas, foram adequados para os propósitos deste trabalho, fornecendo informações valiosas para subsidiar o cultivo destas espécies potencialmente ornamentais em condições artificiais.

## REFERÊNCIAS

- ABRAMS, M.S. Leaf structural and photosynthetic pigment characteristics of three gallery-forest hardwood species in Northeast Kansas. **Forest Ecology and Management**, v. 22, p. 261-266, 1987.
- ABREU, P.P.; SOUZA, M.M.; SANTOS, E.A.; FREITAS, J.C.O.; ALMEIDA, A-A.F.; SILVA, D.C.; VIANA, A.P.; PEREIRA, N.E. Obtenção de híbridos interespecíficos de *Passiflora* L. para fins ornamentais. In: WORKSHOP DE RECURSOS GENÉTICOS VEGETAIS NO ESTADO DA BAHIA, 2, 2006, Ilhéus. **Resumos...** Cruz das Almas: Magistra, 2006. v. 18, p. 90.
- ACKERLY, D.D.; DUDLEY, S.A.; SULTAN, S.E.; SCHMITT, J.; COLEMAN, J.S.; LINDER, C.R.; SANDQUIST, D.R.; GEBER, M.A.; EVANS, A.S.; DAWSON, T.E.; LECHOWICZ, M.J. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. **BioScience**, v. 50, p. 979-995, 2000.
- ADAMS III, W.W.; DEMMIG-ADAMS, B. Energy dissipation and photoprotection in leaves of higher plants. In: YAMAMOTO, H.Y.; SMITH, C.M. (Eds.) **Photosynthetic responses to the environment**. Bethesda: American Society of Plant Physiologists, 1993. p. 27-36.
- AKAMINE, E.K.; BEUMONT, J.H.; BOWERS, F.A.I.; HAMILTON, R.A.; NISHIDA, T.; SHAW, T.N. **Passion fruit culture in Hawaii**. Hawaii: University of Hawaii, 1956. 35 p.
- AKAMINE, E.K.; ARAGAKI, M.; BEUMONT, J.H.; BOWERS, F.A.I.; HAMILTON, R.A.; NISHIDA, T.; SHERMAN, G.D.; SHOJI, K.; SOTREY, W.B. Passion fruit culture in Hawaii Coop. **Extension Service Circular**, n. 345, p. 1-35, 1972.
- AKI, A.; PEROSA, J.M.Y. Aspectos da produção e consumo de flores e plantas ornamentais no Brasil. **Revista Brasileira de Horticultura Ornamental**, v. 8, n. 1-2, p. 13-23, 2002.
- AKUNDA, E.M.W.; IMBAMBA, S.K.; KUMAR, D. High density planting of coffee. II. Adaptive changes in some plant characteristics. **East African Agricultural and Forestry Journal**, v. 45, p. 133-136, 1979.
- ALERIC, K.M.; KIRKMAN, K. Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera melissifolia* (Lauraceae), to varied light environments. **American Journal of Botany**, v. 92, n. 4, p. 682-689, 2005.
- 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, n. 1, p. 62-68, 2005.



ALVES, P.L.; MAGALHÃES, A.C.N.; BARJA, P.R. The phenomenon of photoinhibition of photosynthesis and its importance in reforestation. **The Botanical Review**, v. 68, n. 2, p. 193-208, 2002.

ANDERSON, J.M. Photoregulation of the composition, function, and structure of thylakoid membranes. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 37, p. 93-136, 1986.

ANDERSON, J.M.; OSMOND, C.B. Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition. In: KYLE, D.J.; OSMOND C.B.; ARNTZEN, C.J. (Eds.) **Photoinhibition**. Amsterdam: Elsevier, 1987. p 1-38.

ANEFALOS, L.C.; GUILHOTO, J.J.M. Estrutura do mercado brasileiro de flores e plantas ornamentais. **Agricultura São Paulo**, v. 50, n. 2, p. 41-63, 2003.

ARNON, D.I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphrenol oxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, v. 24, p. 1-15, 1949.

ASHTON, P.M.S.; BERLYN, G.P. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade. **New Phytologist**, v. 121, p. 587-596, 1992.

BALL, M.C.; BUTTERWORTH, J.A.; RODEN, J.S.; CHRISTIAN, R.; EGERTON, J.G. Applications of chlorophyll fluorescence to forest ecology. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 22, p. 311-319, 1994.

BARBOSA, L.V. **Citologia de híbridos somáticos de *Passiflora* obtidos por fusão de protoplasto**. 1998. 127 f. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1998.

BARTH, C.; KRAUSE, G.H.; WINTER, K. Responses of photosystem I compared with photosystem II to high-light stress in tropical shade and sun leaves. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, p. 163-176, 2001.

BENINCASA, M.M.P. **Análise do crescimento em plantas – noções básicas**. Jaboticabal: FUNESP, 1988. 42 p.

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

BJÖRKMAN, O. Responses to different quantum flux densities. In: **Encyclopedia of Plant Physiology**. Vol. I. New Series. LANGE, O.L.; NOBEL, P.S.; OSMOND, C.B.; ZIEGLER, H. (Eds.) Berlin: Springer-Verlag, 1981. p. 57-107.

BJÖRKMAN, O.; HOLGREN, P. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. **Physiologia Plantarum**, v. 16, p. 889-902, 1963.

BJÖRKMAN, O.; BOARDMAN, N.K.; ANDERSON, J.M.; THORNE, S.W.; GOODCHILD, D.J.; PYLIOTIS, N.A. Effect of light intensity during growth of *Atriplex patula* on the capacity of photosynthetic reactions, chloroplast components and structure. **Carnegie Institute Washington Year Book**, v. 71, p. 115-135, 1972.

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

BOARDMAN, N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 28, p. 355-377, 1977.

BOEGER, M.R.T.; ALVES L.C.; NEGRELLE R.R.B. Variações morfo-anatômicas dos folíolos de *Tapirira guianensis* Aubl. em relação a diferentes estratos da floresta. **Biotemas**, v.11, p. 27-38, 1998.

BOESE, S.R.; HUNER, N.P.A. Developmental history affects the susceptibility of spinach leaves to *in vivo* low temperature photoinhibition. **Plant Physiology**, v. 99, p. 1141-1145, 1992.

BONGERS, F.J.G. **Informativo IBRAFLORE**. Holambra, 2000. p. 1-10.

BONGERS, F.; POPMA, J. Leaf dynamics of seedlings of rain forest species in relation to canopy gaps. **Oecologia**, v. 82, p. 122-127, 1990.

BRAINER, M.S.P.; OLIVEIRA, A.A.P. Perfil da floricultura no Nordeste Brasileiro. In: CONGRESSO DA SOBER, 14, 2006, Fortaleza. **Anais...** Fortaleza: Sober, 2006. p. 1-20.

BRUCKNER, C.H.; OTONI, W.C. Hibridização em maracujá. In: BÓREM, A. (Ed.) **Hibridização artificial em plantas**. Viçosa: UFV, 1999. 546 p.

BUCKLEY, T.N.; FARQUHAR, G.D.; MOTT, K.A. Qualitative effects of patchy stomatal conductance distribution features on gas exchange calculations. **Plant, Cell and Environment**, v. 20, p. 867-880, 1997.

BUNCE, J.A.; PATTERSON, D.T.; PEET, M.M.; ALBERTE, R.S. Light acclimation during and after leaf expansion in soybean. **Plant Physiology**, v. 60, p. 255-258, 1977.

BURROWS, F.J.; MILTHORPE, F.L. Stomatal conductance in the control of gas exchange. In: KOZLOWSKY, T.T. (Ed.) **Waterdeficits in plant growth**. New York: Academic Press, 1976. v. 47, p. 103-152.

CAMPOS, M.A.A.; UCHIDA, T. Influência do sombreamento no crescimento de mudas de três espécies amazônicas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, n. 3, p. 281-288, 2002.

CAO, K.F. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal of Botany**, v. 78, p. 1-9, 2000.

CARVALHO, A. M. Melhoramento cultural do maracujazeiro. In: SIMPÓSIO DA CULTURA DO MARACUJÁ, 1, 1974, Campinas. **Anais...** Campinas: Sociedade Brasileira de Fruticultura, 1974. p. 1-9.

CASTRO, E.M.; GAVILANES, M.L.; ALVARENGA, A.A.; CASTRO, D.M.; GAVILANES, T.O.T. Aspectos da anatomia foliar de mudas de *Guarea guidones* (L.) Slumer, sob diferentes níveis de sombreamento. **Daphne**, v. 8, p. 31-35, 1998.

CASTRO, E.M.; PINTO, J.E.B.P.; ALVARENGA, A.A.; LIMA JÚNIOR, E.C.; BERTOLUCCI, S.K.V.; SILVA FILHO, J.L; VIEIRA, C.V. Crescimento e anatomia foliar de plantas jovens de *Mikania glomerata* Sprengel (Guaco) submetidas a diferentes fotoperíodos. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 6, p. 1293-1300, 2003.

CAVICHIOLO, J.C.; RUGGIERO, C.; VOLPE, C.A.; PAULO, E.M.; FAGUNDES, J.L.; KASAI, F.S. Florescimento e frutificação do maracujazeiro-amarelo submetido à iluminação artificial, irrigação e sombreamento. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 28, n. 1, p. 92-96, 2006.

CHAMAS, C.C.; MATTHES, L.A.F. Método para levantamento de espécies nativas com potencial ornamental. **Revista Brasileira de Horticultura Ornamental**, v. 6, n. 1-2, p. 53-63, 2000.

CHAZDON, R.L. Photosynthetic plasticity of two rainforest shrubs across natural gap transects. **Oecologia**, v. 92, p.586-595, 1992.

CHAZDON, R.L.; KAUFMANN, S. Plasticity of leaf anatomy in relation to photosynthetic light acclimation. **Functional Ecology**, v. 7, p. 385-394, 1993.

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

CHEN, H.Y.H.; KLINKA, K. Light availability and photosynthesis of *Pseudotsuga menziesii* seedlings grown in the open and in the forest understory. **Tree Physiology**, v. 17, p. 23-29, 1997.

CHOW, W.S.; ADAMSON, H.Y.; ANDERSON, J.M. Photosynthetic acclimation of *Tradescantia albiflora* to growth irradiance: lack of adjustment of light-harvesting components and its consequences. **Physiologia Plantarum**, v. 81, p. 175-182, 1991.

CLAUSSE, J.W. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. **Forest Ecology and Management**, v. 80, p. 245-255, 1996.

COOPER, C.S. Response of birdsfoot trefoil and alfafa to various levels of shade. **Crop Science**, v. 6, p. 63-66, 1966.

COOPER, C.S.; QUALLS, M. Morphology and chlorophyll concentration of shade and sun leaves of two legumes. **Crop Science**, v. 7, p. 672-673, 1967.

COSTA, L.C.B. **Trocas gasosas, atividade da redutase do nitrato, composição química e estrutura anatômica em plântulas de *Theobroma cacao* submetidas a diferentes irradiâncias e doses de nitrogênio.** 1996. 88 f. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal da Bahia, Salvador, 1996.

COSTA, L.C.B.; ALMEIDA, A-A.F.; VALLE, R.R. Crescimento, teor de clorofila e estrutura anatômica em plântulas de *Theobroma cacao* submetidas a diferentes irradiâncias e doses de nitrogênio. **Agrotropica**, v. 10, n. 1, p. 21-30, 1998.

CRONQUIST, A. **An integrated system of classification of flowering plants.** New York: Columbia University, 1981. 1262 p.

CUNHA, M.A.P.; BARBOSA, L.V.; JUNQUEIRA, N.T.V. Aspectos Botânicos. In: LIMA, A.A. (Ed.) **Maracujá produção: aspectos técnicos.** Embrapa Mandioca e Fruticultura - Cruz das Almas. Brasília: Embrapa Informação tecnológica, 2002. p. 15-24.

DALE, J.E. Leaf growth in *Phaseolus vulgaris*. II. Temperature effects and the light factor. **Annals of Botany**, v. 29, p. 293-308, 1965.

DALEY, P.F.; RASCHKE, K.; BALL, J.Y.; BERRY, J.A. Topography of photosynthetic activity of leaves obtained from video images of chlorophyll fluorescence. **Plant Physiology**, v. 90, p. 1233-1238, 1989.

DAMATTA, F.M. Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. **Field Crops Research**, v. 86, p. 99-114, 2004.

DAMATTA, F.M.; MAESTRI, M. Photoinhibition and recovery of photosynthesis in *Coffea arabica* and *C. canephora*. **Photosynthetica**, v. 34, p. 439-446, 1997.

DELANOY, M.; VAN DAMME, P.; SCHELDEMAN, X.; BELTRAN, J. Germination of *Passiflora mollissima* (Kunth) L.H.Bailey, *Passiflora tricuspidata* Mast. and *Passiflora nov* sp. seeds. **Scientia Horticulturae**, v. 110, p. 198-203, 2006.

DEMARCHI, C. Guerra das flores movimentou os trópicos. **Gazeta Mercantil Latino-Americana**, p. 7-8, 2001.

DEMMIG, B.; ADAMS, B.; HORTON, P. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves: a possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy. **Plant Physiology**, v. 84, p. 218-224, 1987.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W.W.; ADAMS, B. Xanthophyll cycle dependent energy dissipation and flexible PSII efficiency in plants acclimated to light stress. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 22, p. 249-260, 1995.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W.W. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. **Trends in Plant Science**, v. 1, p. 21-26, 1996.

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

DHAWAN, K.; DHAWAN, S.; SHARMA, A. *Passiflora* – a review update. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 94, p. 1-23, 2004.

DUARTE-FILHO, J.; VASCONCELLOS, M.A.; CARVALHO, C.M. Germinação de sementes de *Passiflora giberti* sob temperatura controlada. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO SOBRE A CULTURA DO MARACUJAZEIRO, 1998, Jaboticabal. **Anais...** Jaboticabal: FUNEP, 1998. p. 315-316.

EDMOND, J.B.; DRAPALA, W.J. The effects of temperature, sand and soil, and acetone on germination of okra seed. **Proceedings of the American Society Horticultural Science**, n. 71, p. 428-434, 1958.

EHLERINGER, J.R.; CERLING, T.E. Atmospheric CO<sub>2</sub> and the ratio of intercellular to ambient CO<sub>2</sub> concentrations in plants. **Tree Physiology**, v. 15, p. 105-111, 1995.

ENGEL, V.L. **Influência do sombreamento sobre o crescimento de mudas de essências nativas, concentração de clorofila na folha e aspectos da anatomia**. 1989. 202 f. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1989.

ENGEL, V.L.; POGGIANI, F. Estudo da concentração de clorofila nas folhas e seu espectro de absorção de luz em função do sombreamento em mudas de quatro espécies florestais nativas. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 3, n. 1, p. 39-45, 1991.

ESCOBAR, L.K. A new subgenus and five new species in *Passiflora* (Passifloraceae) from South America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 76, p. 877-885, 1988.

EVANS, J.R. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO<sub>2</sub> between chloroplasts. **New Phytologist**, v. 143, p. 93-104, 1999.

EVANS, J.R. Photosynthetic and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. **Oecologia**, v. 78, p. 9-19, 1989.

EVANS, J.R.; LORETO, F. Acquisition and diffusion of CO<sub>2</sub> in higher plant leaves. In: LEEGOOD, R.C.; SHARKEY, T.D.; VON CAEMMERER, S. (Eds.) **Photosynthesis: Physiology and Metabolism**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. p. 321-351.

EVANS, J.R.; VON CAEMMERER, S.; SETCHELL, B.A.; HUDSON, G.S. The relationship between CO<sub>2</sub> transfer conductance and leaf anatomy in transgenic tobacco with a reduced content of Rubisco. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 21, p. 475-495, 1994.

FAHL, J.I.; CARELLI, M.L.C.; VEGA, J.; MAGALHÃES, A.C. Nitrogen and irradiance levels affecting net photosynthesis and growth of young coffee plants (*Coffea arabica* L.). **Journal of Horticultural Science**, v. 69, p. 161-169, 1994.

FAHN, A. **Plant Anatomy**. 2 ed. Oxford: Pergamon Press, 1974. p. 235-282.

FALEIRO, F.G.; JUNQUEIRA, N.T.V.; BRAGA, M.F. Germoplasma e melhoramento genético do maracujazeiro – Desafios da pesquisa. In: FALEIRO, F.G.; JUNQUEIRA,

N.T.V.; BRAGA, M.F. (Eds.) **Maracujá: germoplasma e melhoramento genético**. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 2005. p. 187-210.

FARIAS, V.C.; SILVA, D.E.; ALMEIDA, A.J. Análise de crescimento de mudas de cedrorana (*Cedrelinga catenaeformis* (Ducke) Ducke) cultivadas em condições de viveiro. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 19, n. 2, p. 193-200, 1997.

FARQUHAR, G.D. Feedforward responses of stomata to humidity. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 5, p. 787-800, 1978.

FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 33, p. 317-345, 1982.

FELFILI, J.M.; ALVEZ, C.V.; COSTA, D.R. Comportamento de plântulas de *Sclerolobium paniculatum* Vog. var. *rubiginosum* (Tul.) Benth. sob diferentes níveis de sombreamento em viveiro. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 22, n. 2, p. 297-301, 1999.

FERREIRA, F.R. Germoplasma de *Passiflora* no Brasil. In: SÃO JOSÉ, A.R. (Ed.). **Maracujá: produção e mercado**. Vitória da Conquista: Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, 1994. p. 24-26.

FERREIRA, G. **Estudo do desenvolvimento de porta-enxertos para maracujá-doce (*Passiflora alata* Dryander) em diversos substratos**. 1996. 158 f. Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 1996.

FREITAS, P.C.D. **Estudo farmacognóstico comparativo de espécies brasileiras do gênero *Passiflora* L.** 1985, 117 f. Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Ciências Farmacêuticas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1985.

GABRIELSEN, E.K. Effects of different chlorophyll concentrations on photosynthesis in foliage leaves. **Physiologia Plantarum**, v.1, p. 5-37, 1948.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 900, p. 87-92, 1989.

GILMORE, A.M.; YAMAMOTO, H.Y. Linear models relating xanthophylls and lumen acidity to non-photochemical fluorescence quenching. Evidence that antheraxanthin explains zeaxanthin independent quenching. **Photosynthesis Research**, v. 35, p. 67-78, 1993.

GIVNISH, T. J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 15, p. 63-92, 1988.

GIVNISH, T.J.; MONTGOMERY, R.A.; GOLDSTEIN, G. Adaptive radiation of photosynthetic physiology in the *Hawaiian lobeliads*: light regimes, static light responses and whole-plant compensation points. **American Journal of Botany**, v. 91, p. 228-246, 2004.

GRAÇA, M.E.C. **Influence of light intensity on growth nodulation and nitrogen fixation of selected woody actinorhizal species**. 1983, 109 f. Thesis (Doctor Science) – Purdue University, Purdue, 1983.

- GUISELINI, C.; SENTELHAS, P.C.; OLIVEIRA, R.C.; PRELA, A. Uso de malhas de sombreamento em ambiente protegido III: efeito sobre o crescimento e a produção comercial da *Gerbera jamesonii*. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 12, n. 1, p. 27-34, 2004.
- HALL, D.O.; RAO, K.K. **Fotossíntese**. São Paulo: EPU/EDUSP, 1980, p. 18-71.
- HEIDEN, G.; BARBIERI, R.L.; STUMPF, E.R.T. Considerações sobre o uso de plantas ornamentais nativas. **Revista Brasileira de Horticultura Ornamental**, v. 12, n. 1, p. 2-7, 2006.
- HENDREY, G.A.F.; HOUGHTON, J.D.; BROWN, S.B. The degradation of chlorophyll: A biological enigma. **New Phytologist**, v. 107, p. 255-302, 1987.
- HIKOSAKA, K.; TERASHIMA, I. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C<sub>3</sub> plants to sun and shade with respect to nitrogen use. **Plant, Cell and Environment**, v. 18, p. 605-618, 1995.
- IBRAFLOR/APEX. **Prospecção de Produtos e Mercados: Cadeia Produtiva Nacional – Relatório do Diagnóstico da Produção de Flores e Plantas Ornamentais Brasileira**. CD-Rom, Campinas, 2003.
- IHLENFELDT, H-D.; HARTMANN, H.E.K. Leaf surfaces in Mesembryanthemaceae. In: CUTLER, D.F.; ALVIN, K.L.; PRICE, C.E. (Eds.) **The plant cuticle**. San Diego: Academic Press, 1982. p. 397-423.
- INOUE, M.T. **Fundamentos ecofisiológicos para a silvicultura de Cedrela sp**. Curitiba: UFPR, 1978. 91 p.
- INOUE, M.T. Bases fisiológicas para a silvicultura de espécies nativas. In: INOUE, M.T. et al. (Eds.) **A silvicultura de espécies nativas**. Curitiba: FUPEF, 1983. p. 1-18.
- IQBAL, R.M.;RAO, AUR-R.; RASUL, E.;WAHID, A. Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model. In: PESSARAKLI, M. (Ed.) **Handbook of Photosynthesis**. New York: Marcel Dekker Inc., 1997. p. 803-810.
- JONES, H.G. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, p. 387-398, 1998.
- JUNQUEIRA, A.H.; PEETZ, M.S. Os pólos de produção de flores e plantas ornamentais do Brasil: uma análise do potencial exportador. **Revista Brasileira de Horticultura Ornamental**, v. 8, n. 1-2, p. 25-47, 2002.
- JURIK, T.W. Temporal and spatial patterns of specific leaf weight in successional northern hardwood tree species. **American Journal of Botany**, v. 73, p. 1083-1092, 1986.
- KAMALUDDIN, M.; GRACE, J. Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia javanica*, a tropical forest tree from Asia. **Annals of Botany**, v. 69, p. 47-52, 1992.

- KANECHI, M.; UCHIDA, N.U.; YASUDA, T.; YAMAGUCHI, T. Nonstomatal inhibition associated with inactivation of Rubisco in dehydrated coffee leaves under unshaded and shaded conditions. **Plant and Cell Physiology**, v. 37, p. 455-460, 1996.
- KING, L.A. The *Passiflora* Hybrid *P. 'Excel'*: *P. edulis* x *P. caerulea*. **Passiflora**, v. 10, n. 2, p. 6-18, 2000.
- KITAO, M.; LEI, T.T.; KOIKE, T.; TOBITA, H.; MARUYAMA, Y. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. **Plant, Cell and Environment**, v. 23, p. 81-89, 2000.
- KLICH, M.G. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and Experimental Botany**, v. 44, p. 171-183, 2000.
- KLUGE, R.A. Maracujazeiro (*Passiflora* sp.). In: CASTRO, P.R.C.; KLUGE, R.A. (Eds.) **Ecofisiologia de fruteiras tropicais**. São Paulo: Nobel, 1998. p. 32-47.
- KOZLOWSKI, T.T.; KRAMER, P.J.; PALTARDY, S.G. **The physiological ecology of woody plants**. San Diego: Academic Press, 1991. 657 p.
- KRAMER, T.; KOZLOWSKI, T. **Physiology of woody plants**. New York: Academic Press, 1979. 811 p.
- KRAUS, J.E.; ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica, RJ: EDUR, 1997. 198 p.
- KRAUSE, G.H.; VIRGO, A.; WINTER, K. High susceptibility to photoinhibition of young leaves of tropical forest trees. **Planta**, v. 197, p. 583-591, 1995.
- KURSAR, A.T.; COOLEY, P.D. Contrasting modes of light acclimation in two species of the rainforest understory. **Oecologia**, v. 121, p. 489-498, 1999.
- KURTZ, S.M.; SANTOS, C.A.; DUARTE, M.R.; SATO, M.E. Morfo-anatomia de folhas de maracujá: *Passiflora actinia* Hooker (Passifloraceae). **Acta Farmacêutica Bonaerense**, v. 22, n. 2 p. 105-120, 2003.
- LAING, W.A.; GREER, D.H.; SCHNELL, T. Photoinhibition of photosynthesis causes a reduction in vegetative growth rates of dwarf bean (*Phaseolus vulgaris*) plants. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 22, p. 511-520, 1995.
- LAMBERS, H.; POORTER, H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. **Advances in Ecological Research**, v. 23, p. 187-261, 1992.
- LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S.; PONS, T.L. **Plant physiological ecology**. New York: Springer Verlag, 1998.
- LARCHER, W. **Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups**. 3 ed. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1995. 506 p.



- LEE, D.W. Simulating forest shade to study the development ecology of tropical plants: Juvenile growth in three vines in India. **Journal of Tropical Ecology**, v. 4, p. 281-92, 1988.
- LEITÃO FILHO, H.F.; ARANHA, C. Botânica do Maracujazeiro. In: SIMPÓSIO DA CULTURA DO MARACUJÁ, 1, 1971, Campinas. **Resumos...** Campinas: Sociedade Brasileira de Fruticultura, 1971. p. 13.
- LEONEL, S.; PEDROSO, C.J. Produção de mudas de maracujazeiro-doce com o uso de bioregulador. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 27, n. 1, p. 107-109, 2005.
- LEVERENZ, J.W. Shade shoot structure of conifers and the photosynthetic response to light at two CO<sub>2</sub> partial pressures. **Functional Ecology**, v. 9, p. 413-421.
- LICHTENTHALER, H.K.; BURKART, S.; SCHLINDER, C.; STOBER, F. Changes in photosynthetic pigments and *in vivo* chlorophyll fluorescence parameters under photoinhibitory growth conditions. **Photosynthetica**, v. 27, p. 343-353, 1982.
- LIMA, A.A.; SANTOS FILHO, H.P.; CALDAS, R.C. **Porta-enxertos e tipos de enxertia para o maracujá-amarelo**. Cruz das Almas, BA: Embrapa-CNPMPF, 1997. 3 p.
- LLOYD, J.; FARQUHAR, G.D. <sup>13</sup>C discrimination during CO<sub>2</sub> assimilation by the terrestrial biosphere. **Oecologia**, v. 99, p. 201-215, 1994.
- LOGES, V.; TEIXEIRA, M.C.F.; CASTRO, A.C.R., COSTA, A.S. Colheita, pós-colheita e embalagem de flores tropicais em Pernambuco. **Horticultura Brasileira**, v. 23, n. 3, p. 699-702, 2005.
- LONG, S.P.; HUMPHRIES, S.; FALKOWSKI, P.G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 45, p. 633-662, 1994.
- LOPES, S.C. Citogenética do maracujazeiro – *Passiflora* spp. In: SÃO JOSÉ, A.R. (Ed.). **Maracujá: produção e mercado**. Vitória da Conquista: Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, 1994. p. 19-23.
- LÓPEZ-MERÚVIA, M.Y.; PALACIOS, V.; CERVI, A.C. Anatomia foliar de *Passiflora capsularis* L. (Passifloraceae). **Acta Biologica Paranaense**, v. 22, p. 31-44, 1993a.
- LÓPEZ-MERÚVIA, M.Y.; PALACIOS, V.; CERVI, A.C. Anatomia foliar de *Passiflora campanulata* Masters (Passifloraceae). **Acta Biologica Paranaense**, v. 22, p. 45-62, 1993b.
- LOVELOCK, C.E.; JEBB, M.; OSMOND, C.B. Photoinhibition and recovery in tropical plant species: response to disturbance. **Oecologia**, v. 97, p. 297-307, 1994.
- LUNA, J.V.U. **Instruções para a cultura do maracujá**. Salvador: EPABA, 1984. p.1-25.
- MACMAHON, M.J.; KELLY, J.W.; DECOTEAU, D.R.; YOUNG, R.E.; POLLOCK, R.K. Growth of *Dendranthema x Grandiflorum* (Ramat.) Kitamura under various spectral filters. **Journal of American Society of Horticultural Science**, v. 116, p. 950-954, 1991.

- MARQUES, A.R.; GARCIA, Q.S.; FERNANDES, G.W. Effects of sun and shade on leaf structure and sclerophylly of *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) from Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. **Boletim Botânico da Universidade São Paulo**, v. 18, p. 21-27, 1999.
- MATTIUZ, C.F.M.; RODRIGUES, T.J.D.; MATTIUZ, B. Aspectos fisiológicos de orquídeas cortadas. **Revista Brasileira de Horticultura Ornamental**, v. 12, n. 1, p. 21-30, 2006.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, p. 659-668, 2000.
- MCCLENDON, J.H. The relationship between the thickness of deciduous leaves and their maximum photosynthetic rate. **American Journal of Botany**, v. 49, p. 320-322, 1962.
- MEDINA, J.C. **Maracujá: da cultura ao processamento e comercialização**. São Paulo: ITAL, 1980. 207 p.
- MEINKE, H.; KARNATZ, A. Influence of air and soil temperatures on grafted and self-rooted *Passiflora* hybrids. **Scientia Horticulturae**, v. 43, p. 237-246, 1990.
- MELETTI, L. M. M. **Caracterização agrônômica de progênies de maracujá amarelo (*Passiflora edulis* Sims. f. *flavicarpa* Degener)**. 1998. 92 f. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1998.
- MELETTI, L.M.M.; MAIA, M.L. **Maracujá: Produção e Comercialização**. Campinas: Instituto Agrônomo, 1999. 62 p.
- MELETTI, L.M.M.; SOARES-SCOTT, M.D.; BERNACCI, L.C.; PINTO-MAGLIO, C.A.F.; MARTINS, F.P. **Caracterização Agrônômica e seleção de germoplasma de maracujá (*Passiflora* spp)**. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FRUTICULTURA, 13, 1994, Salvador. **Resumos...** Cruz das Almas: Sociedade Brasileira de Fruticultura, 1994. v. 3, p. 821-822.
- MELETTI, L.M.M.; SANTOS, R.R.; MINAMI, K. Breeding of yellow passion-fruit: development of the cultivar COMPOSTO IAC-27. **Scientia Agricola**, v. 57, n. 3, p. 491-498, 2000.
- MELETTI, L.M.M.; SOARES-SCOTT, M.D.; BERNACCI, L.C.; PASSOS, I.R.S. Melhoramento genético do maracujá: passado e futuro. In: FALEIRO, F.G.; JUNQUEIRA, N.T.V.; BRAGA, M.F. (Eds.) **Maracujá: germoplasma e melhoramento genético**. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 2005. 55-78 p.
- MELO, A. L. de. **Efeitos da retirada do arilo e do armazenamento e aspectos morfológicos de sementes do maracujazeiro (*Passiflora* spp)**. 1996. 52 f. Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 1996.
- MENDES, M.M.; GAZARINI, L.C.; RODRIGUES, M.L. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments – effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. **Environmental and Experimental Botany**, v. 45, p. 165-178, 2001.

MENZEL, C.M.; SIMPSON, D.R.; DOWLING, A.J. Water relations in passionfruit: effect of moisture stress on growth, flowering and nutrient uptake. **Scientia Horticulturae**, v. 29, n. 3, p. 239-249, 1986.

MENZEL, C.M.; SIMPSON, D.R. Effect of continuous shading on growth, flowering and nutrient uptake of passion fruit. **Scientia Horticulturae**, v. 35, p. 77-88, 1988.

MENZEL, C.M.; SIMPSON, D.R. Passionfruit. In: SCHAFFER, B.; ANDERSEN, P.C. (Eds.) **Handbook of environmental physiology crops**: volume II: sub-tropical and tropical crops. Boca Raton: CRC Press, 1994. p. 225-241.

MILANEZE-GUTIERRE, M.A.; MELLO, J.C.P.; DELAPORTE, R.H. Efeito da intensidade luminosa sobre a morfo-anatomia foliar de *Bouchea fluminensis* (Vell.) Mold. (Verbenaceae) e sua importância no controle da qualidade da droga vegetal. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v. 13, p. 23-33, 2003.

MILWARD-DE-AZEVEDO, M.A.; BAUMGRATZ, J.F.A. *Passiflora* L. subgênero Decaloba (DC.) Rchb. (Passifloraceae) na Região Sudeste do Brasil. **Rodriguésia**, v. 55, n. 85, p. 17-54, 2004.

MINAMI, K.; TESSARIOLI NETO, J.; PENTEADO, S.R.; ESCARPARI FILHO, J.A. **Produção de mudas hortícolas de alta qualidade**. Piracicaba: ESALQ/SEBRAE, 1994. 180 p.

MIRANDA, E.M.; PEREIRA, R.C.A.; BERGO, C.L. Comportamento de seis linhagens de café (*Coffea arabica* L.) em condições de sombreamento e pleno sol no Estado do Acre, Brasil. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 23, p. 62-69, 1999.

MITCHELL, K.J. Influence of light and temperature on the growth of ryegrass (*Lolium* sp.). I. The pattern of vegetative development. **Physiologia Plantarum**, v. 6, p. 21-37, 1953.

MITCHELL, R.L. **Crop Growth and Culture**. Ames: The Iowa State University Press, 1979, 349 p.

MONTANARI, R.M.; SOUSA, L.A.; LEITE, M.N.; COELHO, A.D.F.; VICCINI, L.F.; STEFANINI, M.B. Plasticidade fenotípica da morfologia externa de *Lippia alba* (Mill.) N.E.BR. ex Britt. & Wilson (Verbenaceae) em resposta a níveis de luminosidade e adubação. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v. 6, p. 96-101, 2004.

MOONEY, H.A.; GULMON, G.L. Environmental and evolutionary constraints on the photosynthetic characteristics of higher plants. In: SOLBRIG, O.T.; JAIN, S.; JOHNSON, G.B.; RAVEN, P.H. (Eds.) **Topics in Plant Population Biology**. New York: Columbia University Press, 1979. p. 316-337.

MORAIS, H.; MEDRI, M.E.; MARUR, C.J.; CARAMORI, P.H.; RIBEIRO, A.M.A.; GOMES, J.C. Modifications on leaf anatomy of *Coffea arabica* caused by shade of Pigeonpea (*Cajanus cajan*). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 47, p. 863-871, 2004.

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

MÜLLER, M.W.; SERRANO, P.; BIEHL, B. Photosynthetic characteristics during development of leaves from *Theobroma cacao* L. **Physiologia Plantarum**, v. 85, n. 3, p. 599-609, 1992.

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

MUROYA, K.; VARELA, V.P.; CAMPOS, M.A.A. Análise de crescimento de mudas de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 38, n. 10, p. 197-212, 1997.

NEWELL, E.A.; MCDONALD, E.P.; STRAIN, B.R.; DENSLOW, J.S. Photosynthetic responses of *Miconia* species to canopy openings in a lowland tropical rainforest. **Oecologia**, v. 94, p. 49-56, 1993.

NEWTON, P. Studies in the expansion of the leaf surface. II. Influence of light intensity and day length. **Journal of Experimental Botany**, v. 14, p. 458-482, 1963.

NOBEL, P.S. Internal leaf area and cellular CO<sub>2</sub> resistance: photosynthetic implications of variations with growth and plan species. **Physiologia Plantarum**, v. 40, p. 137-144, 1977.

NOBEL, P.S. **Physicochemical and Environmental Plant Physiology**. New York: Academic Press, 1991.

NOBEL, P.S.; ZARAGOZA, L.J.; SMITH, W.K. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate ad illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel. **Plant Physiology**, v. 55, p. 1067-1070, 1975.

NOGUCHI, K., SONOIKE, K.; TERASHIMA, I. Acclimation of respiratory properties of leaves of *Spinacia oleracea* L., a sun species, and of *Alocasia macrorrhiza* (L.) G. Don., a shade species, to changes in growth irradiance. **Plant and Cell Physiology**, v. 37, p. 377-384, 1996.

NUNES, T.S.; QUEIROZ, L.P. A família Passifloraceae na Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. **Sitientibus**, v. 1, n. 1, p. 33-46, 2001.

NUNES, T.S.; QUEIROZ, L.P. Flora da Bahia: Passifloraceae. **Sitientibus**, v. 6, n. 3, p. 194-226, 2006.

NYGREN, M.; KELLOMAKI, S. Effect of shading on leaf structure and photosynthesis in young firches, *Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh. **Forest Ecology and Management**, v. 7, p. 119-32, 1983.

O'BRIEN, B.C. Xeriscaping: Sources of new native ornamental plants. In: JANICK, J. (Ed.) **Progress in new crops**. Arlington: ASHS, 1996. p. 536-539.

- OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, p. 505-512, 2003.
- OLIVEIRA, F.; SAITO, M.L.; GARCIA, L.O. Morfologia externa das partes aéreas e anatomia foliar das espécies brasileiras de *Mikania Willdenow* secção *globosae* Robinson – visão farmacognósica. **Lecta**, v. 12, p. 23-65, 1994.
- OLIVEIRA, J.C.; FERREIRA, F.R.; RUGGIERO, C.; NAKAMURA, K. Caracterização e avaliação de germoplasma de *Passiflora edulis*. In: CONGRESSO BRASILEIRO FRUTICULTURA, 9, 1998, Campinas. **Anais...** Campinas: Sociedade Brasileira Fruticultura, 1998. v. 2, p. 591-96.
- ÖQUIST, G.; CHOW, W.S.; ANDERSON, J.M. Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for the long-term regulation of PSII. **Planta**, v. 186, p. 450-463, 1992.
- PAGLIARINI, M.S. Meiotic Behavior and Pollen Fertility in *Aptenia cordifolia* (Aizoaceae). **Caryologia**, v. 43, n. 2, p. 157-162, 1990.
- PAIVA, C.L.; GUIMARÃES, R.J.; SOUZA, C.A.S. Influência de diferentes níveis de sombreamento sobre o crescimento de mudas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.). **Ciência e Agrotecnologia**, v. 27, n. 1, p. 134-140, 2003.
- PARK, Y.I.; CHOW, W.S.; ANDERSON, J.M.; HURRY, V.M. Differential susceptibility of photosystem II to light stress in light-acclimated pea leaves depends on the capability for photochemical and non-radiative dissipation of light. **Plant Science**, v. 115, p. 137-149, 1996.
- PASSOS, E.E.M. Ecofisiologia do Coqueiro. In: WARWICK; D.R.N.; SIQUEIRA, L.A. (Ed.) **Cultura do coqueiro no Brasil**. Aracaju: Embrapa-SPI, 1997. p. 65-72.
- PASSOS, I.R.S.; MATOS, G.V.C.; MELETTI, L.M.M.; SOARES-SCOTT, M.D.; BERNACCI, L.C.; VIEIRA, M.A.R. Utilização do ácido giberélico para a quebra de dormência de sementes de *Passiflora nitida* Kunth germinadas *in vitro*. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 26, n. 2, p. 380-381, 2004.
- PEIXOTO, M. Problemas e perspectivas do maracujá ornamental. In: FALEIRO, F.G.; JUNQUEIRA, N.T.V.; BRAGA, M.F. (Eds.) **Maracujá: germoplasma e melhoramento genético**. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 2005. p. 457-464.
- PEROSA, J.M.Y. Participação brasileira no mercado internacional de flores e plantas ornamentais. **Revista Brasileira de Horticultura Ornamental**, v. 8, n. 1-2, p. 1-11, 2002.
- PFÜNDEL, E. Estimating the contribution of photosystem I to total leaf chlorophyll fluorescence. **Photosynthesis Research**, v. 56, p. 185-195, 1998.
- PHILLIPS, I.D.J. Apical dominance. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 26, p. 341-367, 1975.
- PIRES, M.V.; FIGUEIREDO, A.L.; RIBEIRO, R.M.; FREITAS, J.C.O.; ALMEIDA, A-A.F.; SOUZA, M.M. Germinação e crescimento de espécies de *Passiflora* ornamentais. In:

CONGRESSO BRASILEIRO DE FISILOGIA VEGETAL, 11, 2007, Gramado. **Resumos...** Viçosa: Brazilian Journal of Plant Physiology, v. 19, suplem. 2007. CD-ROM.

PIZA JÚNIOR, C.T. Maracujá. In: RAIJ, B.; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J.A.; FURLANI, A.M.C. (Eds.). **Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo**. Campinas: Instituto Agrônomo/Fundação IAC, 1997. 285 p.

POOLE, I.; WEYERS, J.D.B.; LAWSON, T.; RAVEN, J.A. Variation in stomatal density and index: implications for paleoclimatic reconstructions. **Plant, Cell and Environment**, v. 19, p. 705-712, 1996.

POORTER, L.; BONGERS, F.; STERCK, F.J.; WÖLL, H. Architecture of 53 rainforest tree species differing in adult stature and shade tolerance. **Ecology**, v. 84, p. 602-608, 2003.

POPMA, J.; BONGERS, F. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rainforest tree species to a change in light availability. **Journal of Tropical Ecology**, v. 7, p. 85-97, 1991.

POPMA, J.; BONGERS, F.; SAUSS, F.T.; LEE, R.Y. Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in Mexico. **Oikos**, v. 63, p. 207-214, 1992.

POSPÍSILOVÁ, J.; SOLÁROVÁ, P. Environmental and biological control of diffusive conductances of adaxial and abaxial leaf epidermes. **Photosynthetica**, v. 14, p. 90-127, 1980.

POWLES, S. B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 35, p. 15-44, 1984.

PRIOUL, J.L.; BRANGEON, J.; REYSS, A. Interactions between external and internal conditions in the development of photosynthetic features in a glass leaf. **Plant Physiology**, v. 66, p. 770-774, 1980.

RAJA HARUM, R.M.; HARDWICK, K. The effect of different temperatures and water vapour pressure deficits on photosynthesis and transpiration of cocoa leaves. In: CONFERENCIA INTERNACIONAL DE INVESTIGACION EN CACAO, 10, 1987, Santo Domingo. **Actas...** Lagos: Cocoa Producer's Alliance, 1988. p. 211-214.

RAMALHO, J.D.C., CAMPOS, P.S., QUARTIN, V.L., SILVA, M.J., NUNES, M.A. High irradiance impairments on photosynthetic electron transport, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and N assimilation as a function of N availability in *Coffea arabica* L. plants. **J. Plant Physiology**, v. 154, p. 319-326, 1999.

ROÇAS, G.; BARROS, C.F.; SCARANO, F.R. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. **Trees**, v. 11, p. 469-473, 1997.

RUGGIERO, C.; CORREA, L.S. Propagação do maracujazeiro. In: SIMPÓSIO SOBRE A CULTURA DO MARACUJAZEIRO, 2, 1978, Jaboticabal. **Anais...** Jaboticabal: Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, 1978. p. 24-8.

RUGGIERO, C.; SÃO JOSÉ, A.R.; VOLPE, C.A.; OLIVEIRA, J.C.; DURIGAN, J.F.; BAUMGARTNER, J.G.; SILVA, J.R.; MAKAMURA, K.I.; FERREIRA, M.E.; KAVATI, R.; PEREIRA, V.P. **Maracujá para exportação: aspectos técnicos da produção**. Brasília: Embrapa-SPI, 1996. 64 p.

RUGGIERO, C.; OLIVEIRA, J.C. Enxertia do maracujazeiro. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO SOBRE A CULTURA DO MARACUJAZEIRO, 5, 1998, Jaboticabal. **Anais...** Jaboticabal: FUNEP, 1998. p. 70-92.

RUSHING, F. **Tough plants for southern gardens**. Tennessee: Cool Springs Press, 2003. 240 p.

SACCO, J.C. **Flora Ilustrada Catarinense: Passifloráceas**. Itajaí: R. Reitz, 1980. 132 p.

SALISBURY, F.B.; ROSS, C.W. **Plant Physiology**. Belmont: Wadsworth, 1992.

SALOMÃO, L.C.C.; PEREIRA, W.E.; DUARTE, R.C.C.; SIQUEIRA, D.L. Propagação por estaquia dos maracujazeiros doce (*Passiflora alata* Dryand.) e amarelo (*P. edulis* f. *flavicarpa* O. Deg.). **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 24, n. 1, p. 63-167, 2002.

SANTIAGO, E.J.A.; PINTO, J.E.B.P.; CASTRO, E.M.; LAMEIRA, O.A.; CONCEIÇÃO, H.E.O.; GAVILANES, M.L. Aspectos da anatomia foliar da pimenta longa (*Piper spidinervium* C.DC.) sob diferentes condições de luminosidade. **Ciências Agrotécnicas**, v. 25, p. 1035-1042, 2001.

SÃO JOSÉ, A.R.; NAKAGAWA, J. Influência do método de extração na qualidade fisiológica de sementes de maracujazeiro amarelo. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FRUTICULTURA, 9, 1987, Campinas. **Anais...** Campinas: SBF, 1988. v. 2, p. 619-623.

SÃO JOSÉ, A.R. **Maracujá: produção e mercado**. Vitória da Conquista: Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, 1994. 255 p.

SCALON, S.P.Q.; FILHO, H.S.; RIGONI, M.R.; VERALDO, F. Germinação e crescimento de mudas de pitangueira (*Eugenia uniflora* L.) sob condições de sombreamento. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 23, n. 3, p. 652-655, 2001.

SCHERER, A.M.S. As flores da Bahia. **Bahia Agrícola**, v. 7, n.3, p.9-13, 2006.

SEBAA, E.D.; PRIOUL, J.L.; BRANGEON, J. Acclimation of adult *Lolium multiflorum* leaves to changes in irradiance effect on leaf photosynthesis and chloroplast ultrastructure. **Journal of Plant Physiology**, v. 127, p. 431-442, 1987.

SEIFERMAN-HARMS, D. The light-harvesting and protective functions of carotenoids in photosynthetic membranes. **Physiology Plantarum**, v. 69, p. 561-568, 1987.

SILVA, R.F. Extração de sementes de frutos carnosos. In: CARVALHO, N.M.; NAKAGAWA, J. (Eds.) **Sementes: ciência, tecnologia e produção**. Campinas: Fundação Cargill, 1988. p. 328-49.

SILVA, W.S. **Carbon and nitrogen assimilation in cacao (*Theobroma cacao* L.) leaves. Influences of environmental stimuli and abscisic acid.** 1993. 246 f. Thesis (Doctor Science) – Faculty of Sciences. University of Bristol, Bristol, 1993.

SILVA, M.L.S.; VIANA, A.E.S.; SÃO JOSÉ, A.R.; AMARAL, C.L.F.; MATSUMOTO, S.N.; PELACANI, C.R. Desenvolvimento de mudas de maracujazeiro (*Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa* Deg.) sob diferentes níveis de sombreamento. **Acta Scientiarum Agronomy**, v. 28, n. 4, p. 513-521, 2006.

SIMS, D.A.; PEARCY, R.W. Photosynthesis and respiration in *Alocasia macrorrhiza* following transfers to high and low light. **Oecologia**, v. 86, p. 447-453, 1991.

SMITH, H.; WHITELAM, G.C. Phytochrome, a family of photoreceptors with multiple physiological roles. **Plant, Cell and Environment**, v. 13, p. 695-707, 1990.

SMITH, W.K.; VOGELMANN, T.C.; DELUCIA, E.H.; BELL, D.T.; SHEPHERD, K.A. Leaf form and photosynthesis: Do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? **Bioscience**, v. 47, n. 11, p. 785-793, 1997.

SOUZA, J.S.I.; MELETTI, L.M.M. **Maracujá: espécies, variedades, cultivo.** Piracicaba: FEALQ, 1997.

SOUZA, M.M.; PEREIRA, T.N.S. *Passiflora* como plantas ornamentais. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FLORICULTURA E PLANTAS ORNAMENTAIS E CONGRESSO BRASILEIRO DE CULTURA DE TECIDOS DE PLANTAS, 15, 2003, Lavras. **Anais...** Lavras: UFLA/FAEPE, 2003. p 24.

SOUZA, M.M.; SANTOS, E.A.; ABREU, P.P.; ROZA, F.A.; FREITAS, J.C.O.; VIANA, A.P.; ALMEIDA, A.-A.F.; SILVA, D.C.; PEREIRA, N.E. Variabilidade morfológica em híbridos F1 ornamentais (UESC-HD13) de *Passiflora*. In: WORKSHOP DE RECURSOS GENÉTICOS VEGETAIS NO ESTADO DA BAHIA, 2, 2006, Ilhéus. **Resumos...** Cruz das Almas: Magistra, 2006. v. 18, p. 95.

STRASSER, R.J.; SRIVASTAVA, A.; TSIMILLI-MICHAEL, M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: YUNUS, M.; PATHRE, U.; MOHANTY, P. (Eds.) **Probing Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation.** New York: Taylor & Francis, 2000. p. 445-483.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal.** 3 ed. São Paulo: Artmed, 2003. 720 p.

TANI, T.; KUDOH, H.; KACHI, N. Responses of photosynthesis and biomass allocation of an understory herb, *Pteridophyllum racemosum*, to gradual increases in irradiance. **Annals of Botany**, v. 88, p. 393-402, 2001.

TARDIEU, F. Growth and functioning of roots and of root systems subjected to soil compaction: towards a system with multiple signaling. **Soil Tillage Research**, v. 30, p. 217-243, 1994.



TARDIEU, F.; SIMMONEAU, T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, p. 419-432, 1998.

TERASHIMA, I.; HIKOSAKA, K. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, v. 18, p. 1111-1128, 1995.

TERASHIMA, I.; MIYAZAWA, S.I.; HANBA, Y.T. Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf. **Journal of Plant Research**, v. 114, p. 93-105, 2001.

THORNER, J.P. Chlorophyll-proteins: light-harvesting and reaction center components of plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 26, p. 127-58, 1975.

TILMAN, D. **Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities**. Princeton: Princeton University Press, 1988.

TINOCO, C.; VAZQUEZ-YANES, C. Diferencias en poblaciones de *Piper hispidus* en condiciones de luz contrastante en una selva alta perenifolia. In: GOMEZ-POMBA, A.; AMO, R.S. (Eds.) **Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas em Vera Cruz, Mexico**. Vera Cruz: Alha Mexicana, 1985. v. 2, p. 267-281.

TURNER, I.M. A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. **Journal of Biogeography**, v. 21, p. 413-419, 1994.

TURNER, D.W.; MENZEL, C.M.; SIMPSON, D.R. Short term drying of half the root system reduces growth but not water status or photosynthesis in leaves of passionfruit (*Passiflora* sp.). **Scientia Horticulturae**, v. 65, n. 1, p. 25-36, 1996.

TYREE, M.T.; SPERRY, J.S. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. **Plant Physiology**, v. 88, p. 574-580, 1988.

ULMER, T.; MACDOUGAL, J.M. **Passiflora - Passionflowers of the world**. Portland: Timber Press, 2004. 430 p.

UTSUNOMIYA, N. Effect of temperature on shoot growth, flowering and fruit growth of purple passionfruit (*Passiflora edulis* Sims var. *edulis*). **Scientia Horticulturae**, v. 52, n. 1-2, p. 63-68, 1992.

VALLADARES, F.; WRIGHT, S.J.; LASSO, E.; KITAJIMA, K.; PEARCY, R.W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. **Ecology**, v. 81, n. 7, p. 1925-1936, 2000.

VANDERPLANK, J. **Passion flowers**. 3 ed. Cambridge: The MIT Press, 2000. 224 p.

VASCONCELLOS, M.A.; SILVA, A.C.; SILVA, A.C.; REIS, F.O. Ecofisiologia do maracujazeiro e implicações na exploração diversificada. In: FALEIRO, F.G.; JUNQUEIRA, N.T.V.; BRAGA, M.F. (Eds.) **Maracujá: germoplasma e melhoramento genético**. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 2005. p. 295-313.

VERDIAL, M.F.; LIMA, M.S.; NETO, J.T.; DIAS, C.T.; BARBANO, M.T. Métodos de formação de mudas de maracujazeiro amarelo. **Scientia Agricola**, v. 57, n.4, p. 795-798, 2000.

VIANA, A.P.; PEREIRA, T.N.S.; PEREIRA, M.G.; SOUZA, M.M.; MALDONADO, J.F.M.; AMARAL JR, A.T. Genetic diversity among yellow passion fruit commercial genotypes and among *Passiflora* species using RAPD. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 25, n. 3, p. 489-493, 2003.

VIEIRA, M.L.C. Hibridação somática em plantas – A importância das espécies selvagens como fonte de genes. **Biotecnologia, Ciência e Desenvolvimento**, v. 3, p. 36-40, 1997.

VOLGELMANN, T.C.; NISHIO, J.N.; SMITH, W.K. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. **Trends in Plant Science**, v. 1, p. 65-70, 1996.

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

WALTERS, R.G.; HORTON, P. Theoretical assessment of alternative mechanisms for non-photochemical quenching of PS II fluorescence in barley leaves. **Photosynthesis Research**, v. 36, p. 119-139, 1993.

WANG, G.G.; QIAN, H.; KLINKA, K. Growth of *Thuja plicata* seedlings along a light gradient. **Canadian Journal of Botany**, v. 72, p. 1749-1757, 1994.

WATSON, D.P.; BOWERS, F.A. Long days produce flowers on passion fruit. **Hawaii Farm Science**, v. 14, n. 2, p. 3-5, 1965.

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

WHATLEY, J.M.; WHATLEY, F.R. **A luz e a vida das plantas**. São Paulo: EPU-EDUSP, 1982. 101 p.

WHITMORE, T.C. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. In: SWAINE, M.D. (Ed.) **The ecology of tropical forest tree seedlings**. Paris: UNESCO, 1996. p. 3-39.

WILD, A.; HÖPFNER, M.; RUHLE, W.; RICHTER, M. Changes in stoichiometry of photosystem II components as an adaptive response to high-light and low-light conditions during growth. **Zeitschrift Fuer Naturforschung Teil**, v. 41, p. 597-603, 1986.

WILSON, D.; COOPER, J.P. Effect of light intensity during growth on leaf anatomy and subsequent light-saturated photosynthesis among contrasting *Lolium* genotypes. **New Phytologist**, v. 68, p. 1125-1135, 1969.

WITKOWSKI, E.T.F.; LAMONT, B.B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, v. 88, p. 486-493, 1991.

WONG, S.C.; COWAN, I.R.; FARQUHAR, G.D. Leaf conductance in relation to assimilation in *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex. Spreng. influence of irradiance and partial pressure of carbon dioxide. **Plant Physiology**, v. 62, p. 670-674, 1978.

WOODWARD, F.I.; LAKE, J.A.; QUICK, W.P. Stomatal development and CO<sub>2</sub>: ecological consequences. **New Phytologist**, v. 153, p. 477-484, 2002.

YAMASHITA, N.; ISHIDA, A.; KUSHIMA, H.; TANAKA, N. Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. **Oecologia**, v. 125, p. 412-419, 2000.

YANO, S.; TERASHIMA, I. Separate localization of light signal perception for sun or shade type chloroplast and palisade tissue differentiation in *Chenopodium album*. **Plant and Cell Physiology**, v. 42, p. 1303-1310, 2001.

YANO, S.; TERASHIMA, I. Developmental process of sun and shade leaves in *Chenopodium album* L. **Plant, Cell and Environment**, v. 27, p. 781-793, 2004.

ZANELLA, F.; SONCELA, R.; LIMA, A.L.S. Formação de mudas de maracujazeiro “amarelo” sob níveis de sombreamento em Ji-Paraná/RO. **Ciência Agrotécnica**, v. 30, n. 5, p. 880-884, 2006.

ZHANG, S.; MA, K.; CHEN, L. Response of photosynthetic plasticity of *Paeonia suffruticosa* to changed light environments. **Environmental and Experimental Botany**, v. 49, p. 121-133, 2003.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)