

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

GUILHERME DE SOUZA NOGUEIRA

**ESTRUTURA FOLIAR E TROCAS GASOSAS DE *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton
SOB DIFERENTES INTENSIDADES LUMINOSAS**

CURITIBA

2014

GUILHERME DE SOUZA NOGUEIRA

**ESTRUTURA FOLIAR E TROCAS GASOSAS DE *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton
SOB DIFERENTES INTENSIDADES LUMINOSAS**

Monografia apresentada à disciplina Estágio
Supervisionado em Biologia II como requisito parcial à
conclusão do Curso de Ciências Biológicas, Setor de
Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Maria Regina Torres Boeger

Co-orientadora: Letícia Larcher de Carvalho

CURITIBA

2014

Dedico a todos que um dia sonharam
junto comigo em alcançar esse feito e
que, de alguma forma, contribuíram
para que esse sonho pudesse se
tornar realidade.

AGRADECIMENTOS

No livro de Josué, capítulo 1, versículo 9 diz: *Seja forte e corajoso! Não fique desanimado, nem tenha medo, porque Eu, o Senhor, seu Deus, estarei com você em qualquer lugar para onde for.* Agradeço a Deus pelas oportunidades que me proporcionou, por ter cuidado de mim, por ter suprido todas as minhas necessidades e por me permitir desvendar um mundo do qual eu não fazia ideia que existia. Sem a ajuda Dele, com certeza eu não conseguiria alcançar meu objetivo.

A todo apoio dado pela minha família. Desde a parte financeira, às sessões de filmes e séries, aos passeios no shopping e até às noites de conversas ao celular. A presença de vocês durante essa trajetória foi essencial.

As minhas orientadoras, Maria Regina Torres Boeger e Letícia Larcher que acreditaram no meu potencial e decidiram me orientar durante esses três anos em que trabalhamos juntos, me conduzindo dentro do pensamento científico de forma que eu pudesse me tornar algum dia um bom pesquisador, assim como elas são.

Aos professores que lecionaram durante minha jornada acadêmica. Obrigado pelo conhecimento compartilhado. Um agradecimento especial à Kátia Christina Zuffelato-Ribas e à Vânia Paes Cabral, que ultrapassaram a barreira de professoras e se tornaram minhas amigas; sempre estiveram de portas abertas para conversar sobre qualquer assunto. Agradecimentos especiais também às professoras Patrícia Soffiatti e Valéria Müschner que abriram as portas do seu laboratório e me ofereceram toda

a estrutura necessária para que eu pudesse terminar este projeto.

Aos meus amigos que me suportaram durante o curso inteiro. Eu sei que não sou fácil (risos). Segundo William Shakespeare, amigos são a família que nos permitiram escolher. Obrigado por fazerem parte da minha.

A Rosane Cavet Martins, secretária do Curso de Ciências Biológicas que sempre estava disposta a me ajudar com qualquer dúvida referente às matrículas e inclusive à monografia.

A todos vocês o meu muito obrigado!

“Os investimentos em conhecimento geram os melhores dividendos.”

Benjamin Franklin

RESUMO

A luz é um fator abiótico essencial para a sobrevivência e manutenção dos vegetais, pois a fotossíntese é dependente da qualidade e quantidade de luz disponível. As folhas respondem em relação às variações de luminosidade, ajustando sua morfologia, anatomia e trocas gasosas para a condição de luz, na qual se desenvolvem. Estudos referentes às características morfológicas e anatômicas foliares são ferramentas importantes no entendimento da ecologia e dinâmica florestal, permitindo compreender os diferentes potenciais competitivos entre plantas coexistentes, mediados pela tolerância ao sombreamento. *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton (Oleaceae) é uma espécie arbórea nativa da China e é frequentemente cultivada no Brasil, onde adquiriu o status de planta invasora. Este estudo tem como objetivo entender as diferentes estratégias de *L. lucidum* que tornam a espécie uma boa competidora em ambientes florestais, mesmo sob condições heterogêneas de luz. Cinco indivíduos de *L. lucidum* foram selecionados aleatoriamente, com altura estimada variando de 7 a 10m, dos quais foram coletadas 50 folhas para a medição das variáveis morfoanatômicas: comprimento, largura, razão comprimento/ largura, área foliar, ângulo foliar, comprimento do pecíolo, massa seca, espessura, espessuras dos parênquimas paliçádico e esponjoso, razão parênquima paliçádico/ esponjoso, espessura da epiderme abaxial e adaxial, densidade estomática, densidade foliar e área específica foliar. Quanto às trocas gasosas, foram medidas três folhas de cinco indivíduos em cada condição de luz, com um sistema aberto portátil de fotossíntese. As variáveis analisadas foram: déficit de pressão de vapor, taxa fotossintética, concentração subestomática de CO₂, eficiência intrínseca do uso da água, taxa de transpiração e condutância estomática. Para comparar os valores médios dos parâmetros entre as duas condições de luz foi realizado o Teste t. As variáveis massa, área específica foliar, espessura dos parênquimas paliçádico e esponjoso, razão parênquima paliçádico/ esponjoso, espessura foliar, densidade foliar e espessura da epiderme abaxial, apresentaram diferenças significativas, sendo que apenas a área específica foliar e ângulo foliar foram maiores na condição de sombra. Quanto aos dados de trocas gasosas, todas as variáveis apresentaram diferenças significativas, sendo que apenas a condutância estomática e a concentração subestomática de CO₂ foram maiores nas condições de sombra. Provavelmente, as variações foliares de *L. lucidum* encontradas são decorrentes da alta plasticidade fenotípica da espécie, uma vez que espécies com nichos muito amplos, o que as permitem que colonizem novas áreas.

Palavras chave: *alfeneiro, fotossíntese, luz, plantas invasoras, plasticidade*

ABSTRACT

Light is an abiotic factor essential to plant survival and growth, due photosynthesis depends on the quality and amount of available light. Leaves respond to light changes, adjusting their morphology, anatomy and gas exchange to the light condition in which they develop. Studies related to leaf morphology and anatomy are important tools in ecological and forest dynamic, allowing the comprehension about the different competitive potentials among coexisting plants, mediated by the shade tolerance. *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton (Oleaceae) is a native tree species from China and is frequently cultivated in Brazil, where it acquired the status of invasive plant. The goal of this study is to understand the different strategies of *L. lucidum* that make this species a good competitor in forest environments, even under different light conditions. Five individuals of *L. lucidum* varying between 7 to 10 m high were randomly selected. From each individual, 50 leaves were collected to morphoanatomical measurements: leaf length, leaf width, length/ width rate, leaf area, leaf angle, petiole length, leaf dried mass, leaf thickness, palisade parenchyma thickness, spongy parenchyma thickness, palisade parenchyma/ spongy parenchyma rate, abaxial epidermis thickness, adaxial epidermis thickness, stomatal density, leaf density and specific leaf area. Regarding to the gas exchanges, three leaves from five individuals in each light condition were measured, using a portable open photosynthesis system. The analyzed variables were: vapour pressure deficit, photosynthetic rate, CO₂ substomatal concentration, intrinsic water-use efficiency, transpiration rate and stomatal conductance. To compare the mean values between the light conditions the T-Test was performed. The variables mass, specific leaf area, palisade parenchyma thickness, spongy parenchyma thickness, palisade parenchyma/ spongy parenchyma rate, leaf thickness, leaf density and abaxial epidermis thickness showed significant differences, and only specific leaf area and leaf angle was higher in shade condition. Regarding the gas exchanges, all variables showed differences. Only stomatal conductance and CO₂ substomatal concentration showed to be higher in shade condition. Probably, these variations found in *L. lucidum* are consequence of species high phenotypic plasticity of this species, since this species has a very broad niche, that allow it to inhabit new areas.

Key words: *glossy privet*, *photosynthesis*, *light*, *invasive plants*, *plasticity*

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 - *Ligustrum lucidum*; A-) Aspecto do indivíduo adulto; B-) Folhas; C-) Inflorescência; D-) Frutos17
- Figura 2 - Distribuição mundial de *Ligustrum lucidum*. Em azul está indicada a área de onde a espécie é nativa. Em vermelho estão indicados os locais onde a espécie já adquiriu status de planta invasora18
- Figura 3 - Área de estudo. Universidade Federal do Paraná, Campus Centro Politécnico, Curitiba. Delimitado em amarelo o Complexo Mata Viva19
- Figura 4 - Exemplares coletados de folhas de sol, à esquerda, e de sombra, à direita20
- Figura 5 - Aparelho utilizado nas medições das trocas gasosas (IRGA)21
- Figura 6 – Seções transversais de folhas de sol e sombra de *L. Lucidum*. A-) Folha de sol, B-) Folha de sombra.....25

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Médias e respectivos desvios padrão das variáveis morfológicas e anatômicas das folhas nas condições de luz plena e de sombra de *L. lucidum*. AEF (Área específica foliar); PP (Parênquima Palicádico); PE (Parênquima esponjoso); EEAD (Espessura da epiderme adaxial); EEAB (Espessura da epiderme abaxial). Médias seguidas de desvio padrão com letras diferentes na mesma linha são estatisticamente significantes, pelo teste T, $p < 0,05$ **22**

Tabela 2 – Valores médios e respectivos desvios padrão para PAR (Radiação Fotossinteticamente Ativa) e as variáveis de trocas gasosas nas duas condições de luminosidade. A (Taxa Fotossintética); T (Taxa de Transpiração); Gs (Condutância Estomática); EiUA (Eficiência Intrínseca do Uso da Água); VPD (Déficit de Pressão de Vapor); Ci (Concentração Subestomática de CO₂). Médias seguidas de desvio padrão com letras diferentes na mesma linha são estatisticamente significantes, pelo teste T, $p < 0,05$ **23**

LISTA DE SIGLAS

FAA – Álcool formol-acético

AEF – Área Específica Foliar

C_i – Concentração Subestomática de CO₂

G_s – Condutância Estomática

VPD – Déficit de Pressão de Vapor

EiUA – Eficiência Intrínseca do Uso da Água

EEAB – Espessura da epiderme abaxial

EEAD – Espessura da epiderme adaxial

PR – Paraná

PE – Parênquima esponjoso

PP – Parênquima paliçádico

PAR – Radiação Fotossinteticamente Ativa

SC – Santa Catarina

T – Taxa de Transpiração

A – Taxa Fotossintética

Temp_{folha} – Temperatura da folha

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	13
2. MATERIAL E MÉTODOS	18
2.1 Área de estudo	18
2.2 Morfologia e anatomia	19
2.3 Trocas gasosas	20
2.4 Análise de dados	21
3. RESULTADOS.....	22
4. DISCUSSÃO	24
5. CONCLUSÃO	29
6. REFERÊNCIAS.....	30

1. INTRODUÇÃO

A introdução de uma espécie exótica em um novo ambiente pode alterar a composição das espécies, modificando a riqueza e a abundância relativa das espécies nativas, influenciar nas características ambientais como a disponibilidade de luz e água, nas interações entre as espécies como a dispersão e a herbivoria, além de atuar secundariamente sobre o tipo de vegetação dominante, sobre as propriedades do solo, e outros fatores ecológicos (RICHARDS *et al.*, 2006; HOYOS *et al.*, 2010; EMER *et al.*, 2012; GUILHERMETI, 2013; ARAGÓN *et al.*, 2014).

A invasão de espécies vegetais exóticas é ranqueada como a segunda principal causa da degradação de ecossistemas e da biodiversidade no planeta, ficando apenas atrás da destruição de habitats por ação humana (HOYOS *et al.*, 2010; EMER *et al.*, 2012).

Espécies arbóreas estão entre as invasoras mais eficientes e causam grandes modificações nos ecossistemas (RICHARDSON *et al.*, 1994; HOYOS *et al.*, 2010; ARAGÓN *et al.*, 2014). No hemisfério sul, por exemplo, a invasão de espécies de *Pinus* afetou muitas áreas dominadas por campos e savanas, modificando o tipo de vegetação dominante, reduzindo a diversidade estrutural e, conseqüentemente, alterando os padrões da vegetação e do ciclo de nutrientes (ZALBA & VILLAMIL, 2002; HOYOS *et al.*, 2010).

As espécies invasoras se caracterizam pela grande produção de sementes, dispersão eficaz, baixa exigência de recursos para germinação ou florescimento, crescimento rápido de plântulas e alta capacidade reprodutiva, típico de espécies colonizadoras ou pioneiras (REJMÁNEK & RICHARDSON, 1996; GURVICH *et al.*, 2005; GUILHERMETI, 2013).

Embora o interesse na prevenção e controle de invasões biológicas tenha gerado uma vasta informação sobre o processo de invasão por plantas (GURVICH *et al.*, 2005; RICHARDS *et al.*, 2006), características vegetais ecofisiológicas e ecológicas relacionadas a estas invasões ainda são pouco compreendidas (NIINEMETS *et al.*, 2003), provavelmente, devido à relação complexa entre o

processo de invasão e a oportunidade de nicho (GURVICH *et al.*, 2005), que difere entre espécies e espacialmente.

Um mecanismo que tem sido frequentemente sugerido no contexto de invasão de plantas é a plasticidade fenotípica (RICHARDS *et al.*, 2006), que é a propriedade de um dado genótipo expressar diferentes fenótipos em ambientes diferentes, o que resulta em alterações na morfologia, fisiologia ou desenvolvimento em resposta a estas mudanças (GONZÁLEZ & GIANOLI, 2004; RICHARDS *et al.*, 2006; DAVIDSON *et al.*, 2011). Vários estudos anteriores sobre plasticidade fenotípica indicam que a mesma pode ter um papel chave no processo de invasão em habitats recém-colonizados, principalmente quando ela está presente em características ecologicamente importantes, como naquelas relacionadas à captura de recursos (NIINEMETS *et al.*, 2003; RICHARDS *et al.*, 2006; DAVIDSON *et al.*, 2011).

As respostas plásticas à luz, em particular, estão envolvidas na capacidade de invasão de certas espécies vegetais (YAMASHITA *et al.*, 2000; DURAND & GOLDSTEIN, 2001), pois permitem às plantas ajustar sua morfologia e fisiologia a uma determinada faixa de intensidade luminosa (SULTAN, 2000; DELAGRANGE *et al.*, 2004). Os ajustes morfológicos e fisiológicos desenvolvidos pelas plantas maximizam a eficiência na captura de luz e, conseqüentemente, nas taxas fotossintéticas, que por sua vez influenciam no desenvolvimento e crescimento das plantas (VALLADARES & PEARCY, 1998).

Entre os órgãos vegetais, as folhas são as que apresentam uma resposta direta em relação às variações de luminosidade, ajustando a sua morfologia e anatomia para a condição de luz na qual as mesmas se desenvolvem (GIVNISH, 1988; SMITH *et al.*, 1998; BRITES & VALLADARES, 2005). A grande variedade de formas, tamanhos e estruturas internas apresentadas pelas folhas implica na existência de diferentes mecanismos de resposta frente às condições as quais as mesmas estão expostas.

Vários estudos têm demonstrado que características como espessura foliar, densidade estomática, dimensões foliares, área foliar (VALLADARES & NIINEMETS,

2008), inclinação das folhas (MYERS *et al.*, 1997), presença ou ausência de dupla coloração (SMITH *et al.*, 1998) são respostas às variações de luminosidade. Esses estudos destacam que folhas de sol tendem a apresentar ângulos, áreas foliares e comprimentos de pecíolo menores ao passo que suas massas e espessuras de lâmina tendem a ser maiores do que as de folhas de sombra (LICHTENTHALER *et al.*, 1981; GUTSCHIK, 1999; GÁLVEZ & PEARCY, 2003; BRITES & VALLADARES, 2005; LARCHER, 2006; LARCHER & BOEGER, 2009).

Do ponto de vista fisiológico, também é possível avaliar as respostas das folhas decorrentes da exposição a diferentes níveis de luminosidade por meio da fotossíntese, pois as taxas e capacidades fotossintéticas são bastante úteis na interpretação de mecanismos de adaptação das plantas (TAIZ & ZEIGER, 2009), principalmente aqueles relacionados com exposição a diferentes condições de luz.

A dependência da luz nos processos fisiológicos das plantas se reflete na sua manutenção homeostática (SHOCK *et al.*, 2014). Por consequência, a maior parte das plantas desenvolve mecanismos a fim de aclimatar-se aos ambientes nos quais estão inseridas, principalmente no que diz respeito às variações de temperatura e luminosidade (SEARLE *et al.*, 2011). Alguns destes mecanismos são a regulação da condutância estomática (AASAMAA & SÖBER, 2011) e o ajuste do aparato fotossintético para que ocorra a absorção adequada, transferência e utilização da energia eletromagnética disponível (GONÇALVES *et al.*, 2010).

A assimilação de CO₂ varia de acordo com a intensidade luminosa e com a pressão parcial do gás (BOARDMAN, 1977; MENDES & MARENCO, 2010). A abertura e o fechamento dos estômatos fornecem às folhas a oportunidade de modificar a pressão parcial de CO₂ nos locais de carboxilação assim como as taxas de transpiração. Por sua vez, mudanças nas taxas de transpiração podem causar alterações na temperatura e no potencial hídrico da folha. Sendo assim, o funcionamento do estômato é essencial para a compreensão de como as taxas de assimilação de CO₂ respondem a mudanças na temperatura e nas taxas de transpiração (FARQUHAR & SHARKEY, 1982). Uma vez que a radiação, a temperatura e a umidade modificam-se constantemente, é possível que alguns

desses fatores sempre estejam influenciando o funcionamento dos estômatos durante o dia (MENDES & MARENCO, 2010).

Ligustrum lucidum W. T. Aiton (Oleaceae) é uma espécie arbórea nativa da China, com folhas simples de filotaxia oposta, forma lanceolada, margem inteira, podendo atingir cerca de 10 metros de altura (FIGURA 1). Essa espécie é considerada invasora em países da América do Sul, América do Norte, Ásia e Oceania (ARAGÓN & GROOM, 2003; ISHII & IWASAKI, 2008; HOYOS *et al.*, 2010; GUILHERMETI, 2013) (FIGURA 2). Em estudos fitossociológicos em Floresta Ombrófila Mista Montana, no Município de Lages (SC) essa espécie foi a mais abundante, devido à proximidade do fragmento estudado com a região urbana. Tal abundância pode ser vinculada com o fato da espécie ser utilizada na arborização urbana (GUIDINI *et al.*, 2014). *Ligustrum lucidum* possui uma notável facilidade de dispersão e ocupação de diversos habitats, apresentando potencialidade para ocupar clareiras e bordas de florestas (BACKES & IRGANG, 2004). Estudos florísticos e fitossociológicos prévios na área de estudo, indicaram que *L. lucidum* apresenta uma distribuição agregada, ocorrendo nas bordas da mata, mas alguns indivíduos são encontrados em áreas mais internas da floresta. Devido à elevada densidade, essa espécie apresenta alto Índice de Valor de Importância na área estudada (REGINATO *et al.*, 2008).

Estudos referentes às características morfológicas e anatômicas foliares são ferramentas importantes no entendimento da ecologia e dinâmica florestal, sendo imprescindíveis para avaliar a influência dos fatores abióticos no crescimento e desenvolvimento vegetal. Compreender os diferentes potenciais competitivos entre plantas coexistentes, mediados pela tolerância ao sombreamento, é um fator importante para prever as respostas dos ecossistemas às mudanças globais bem como a dispersão de espécies invasoras (VALLADARES & NIINEMETS, 2008).

Este estudo teve como objetivo entender as diferentes estratégias de *L. lucidum* que tornam a espécie uma boa competidora em ambientes florestais, mesmo sob condições heterogêneas de luz. Pretende-se avaliar os parâmetros morfológicos, anatômicos e de trocas gasosas de folhas de sol e folhas de sombra.

Deste modo, espera-se encontrar uma grande plasticidade nas características foliares da espécie, o que permite que a mesma utilize a luz de forma eficiente em qualquer condição.

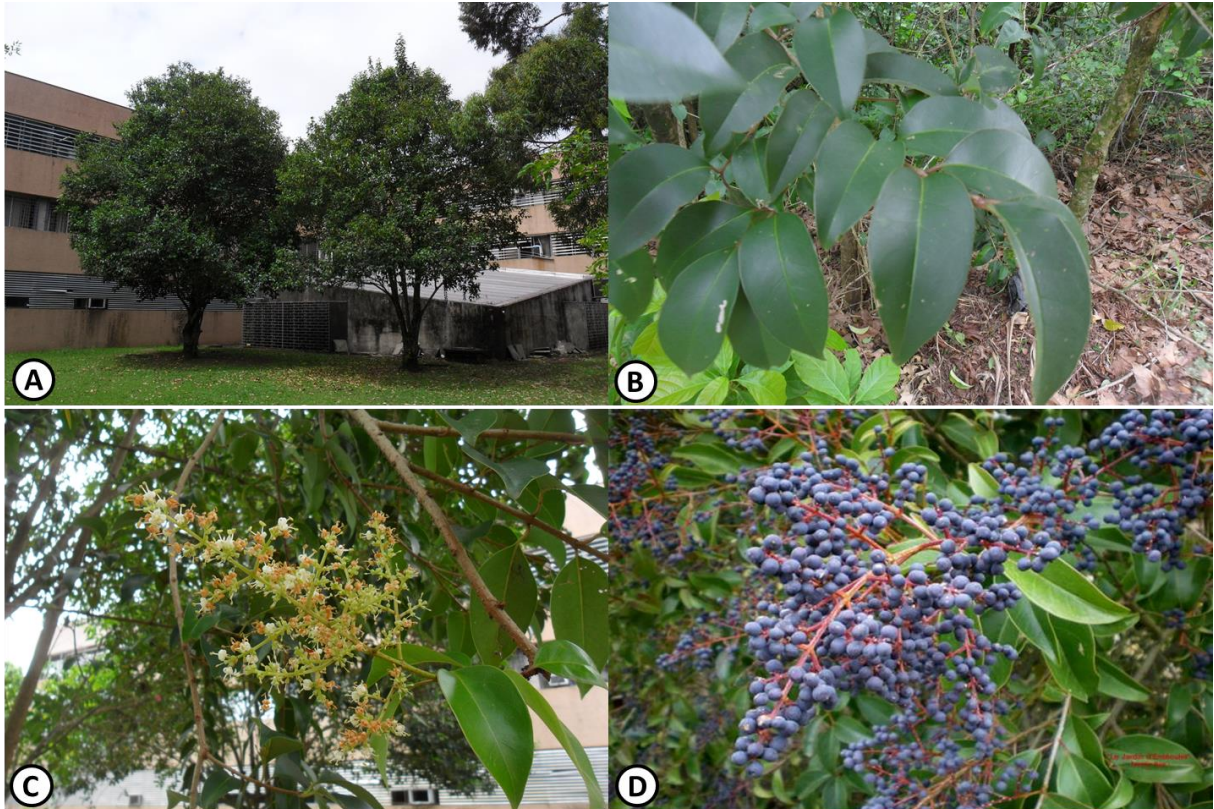


Figura 1 - *Ligustrum lucidum*; A-) Aspecto do indivíduo adulto; B-) Folhas; C-) Inflorescência; D-) Frutos. Fonte: O autor (A, B e C)(2014) e LE JARDIN D'ENTÊOULET (D)(2014).

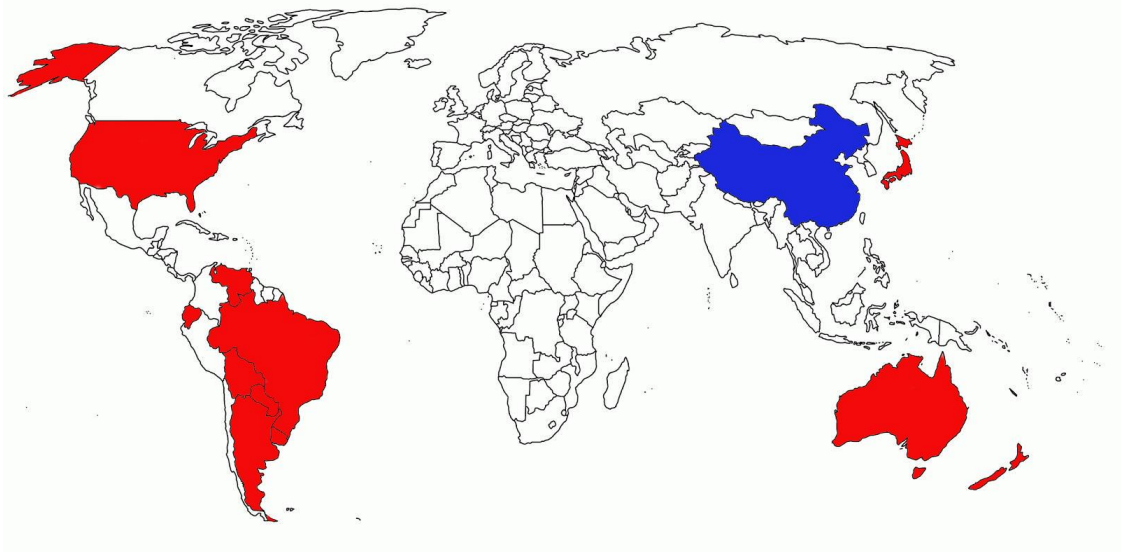


Figura 2 - Distribuição mundial de *Ligustrum lucidum*. Em azul está indicada a área de onde a espécie é nativa. Em vermelho estão indicados os locais onde a espécie já adquiriu status de planta invasora. Fonte: O autor (2014).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista, com extensão aproximada de 55 ha, localizado no Centro Politécnico da Universidade Federal do Paraná, região leste do município de Curitiba, PR (25°25'S e 49°17'W), em uma altitude média de 900m (FIGURA 3).

O clima da região é subtropical úmido mesotérmico, sem estação seca definida, com verões amenos e invernos com geadas frequentes, sendo classificado como *Cfb* segundo a classificação de Köppen. De acordo com os dados fornecidos pelo SIMEPAR para o ano de 2013, as temperaturas médias anuais nos meses quentes e frios são inferiores a 19°C e 15,2°C, respectivamente, e a temperatura média anual está entre 17°C e 18°C. A umidade relativa média anual é de 81,4% e a precipitação média anual foi de 1426,7 mm.



Figura 3 - Área de estudo. Universidade Federal do Paraná, Campus Centro Politécnico, Curitiba. Delimitado em amarelo o Complexo Mata Viva. Fonte: GOOGLE MAPS (com modificações)(2014).

2.2 Morfologia e Anatomia

Cinco indivíduos de *L. lucidum* foram selecionados, com altura estimada variando de 7 a 10m. Desses, foram selecionados ramos de sol e de sombra.

Para cada ramo, cinco folhas entre o 3^o e o 6^o nós a partir do ápice foram coletadas para cada condição de luz, totalizando 50 folhas (FIGURA 4). Foram realizadas medições do ângulo de inserção foliar com um transferidor, comprimento e largura foliar, com auxílio de uma fita milimetrada e o comprimento do pecíolo, com paquímetro digital. As folhas coletadas foram secas em estufa a 60°C, até obter massa constante. A massa seca (g) foi estimada em balança analítica de precisão. A área foliar (cm²) foi calculada a partir da imagem digitalizada em scanner de mesa, com o programa Sigma Scan (versão 4.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA) e a área específica foliar (AEF, cm².g⁻¹) estimada pela relação área foliar/massa seca (WITKOWSKI & LAMONT, 1991). A densidade estomática foi estimada a partir da modelagem com esmalte de unha incolor na face abaxial da epiderme das folhas secas. A contagem dos estômatos foi realizada em áreas de 1 mm², em microscópio de luz com câmera clara acoplada.



Figura 4 - Exemplos coletados de folhas de sol, à esquerda, e de sombra, à direita. Fonte: O autor (2014).

Para análises anatômicas, foram selecionadas dez folhas de cinco indivíduos, sendo cinco folhas de sol e cinco de sombra, totalizando 50 folhas. As folhas foram fixadas em FAA 70% (KRAUS & ARDUIN, 1997) por aproximadamente 48h e armazenadas em álcool etílico 70%. Para obtenção de lâminas semipermanentes, foram realizadas secções transversais do terço médio da folha, obtidas à mão livre, com auxílio de lâmina de barbear. A medição das espessuras (μm) total e dos tecidos que compõem a lâmina foi realizada em microscópio de luz, com auxílio de ocular micrométrica. A densidade foliar ($\text{mg}\cdot\text{mm}^{-3}$) foi estimada através da relação massa específica seca/espessura foliar (WITKOWSKI & LAMONT, 1991).

2.3 Trocas gasosas

Os parâmetros das trocas gasosas foram medidos entre o fim da primavera e início do verão de 2013. As determinações de trocas gasosas foram realizadas com um sistema aberto portátil de fotossíntese, IRGA, modelo CI-340 (BioScience), realizando medições em três folhas de sol e de sombra, pertencentes ao 3º ou 4º ramo, nos cinco indivíduos selecionados, totalizando 30 medições (FIGURA 5). As medições foram feitas no período entre as 11 e 13h, em dias com ausência de nebulosidade.



Figura 5 - Aparelho utilizado nas medições das trocas gasosas (IRGA). Fonte: CID Bioscience (2014).

Através das medidas de concentração de CO_2 , temperatura, umidade relativa do ar e Radiação Fotossinteticamente Ativa (PAR) realizadas pelo IRGA, foram estimados: Taxa Fotossintética (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), por meio da concentração de CO_2 assimilada em um período de tempo em uma área foliar conhecida; Taxa de Transpiração (T , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e Déficit de Pressão de Vapor (VPD , KgPa), através do fluxo de vapor de água; Condutância Estomática (G_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), através da mensuração da transpiração e temperatura da superfície foliar; Concentração Subestomática de CO_2 (C_i , ppm), através da diferença de CO_2 analisada. Todas as mensurações foram realizadas pelo software disponibilizado pelo fabricante (BioScience). A Eficiência Intrínseca do Uso da Água ($EiUA$, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) foi obtida através de divisão da Taxa Fotossintética pela Condutância Estomática.

2.4 Análise de dados

As médias e respectivos desvios-padrão de todas as variáveis quantitativas foram calculadas. Para comparar os valores médios dos parâmetros analisados entre as folhas expostas às duas condições de luz, foi realizado o Teste T. Foram utilizados os programas STATISTICA (Statsoft 2007) e Past 2.17 (HAMMER *et al.*, 2001) para os testes. Nestas análises foi utilizado um $\alpha = 0,05$.

3. RESULTADOS

A radiação fotossinteticamente ativa foi maior na condição de luz do que na condição de sombra, com uma variação de 96% entre as duas condições de luminosidade (TABELA 2). Referente à morfologia e anatomia foliar, nove variáveis apresentaram diferenças estatisticamente significativas. Dentre elas, apenas a área específica foliar e o ângulo foliar foram maiores nas folhas de sombra (48% e 30%, respectivamente). Foram maiores nas folhas de sol as seguintes variáveis: massa seca (43%), espessuras dos parênquimas paliçádico e esponjoso (46% e 22%, respectivamente) (Figura 6), razão parênquima paliçádico/esponjoso (28%), espessura total (38%), densidade foliar (28%) e espessura da epiderme abaxial (20%). Comprimento, largura, razão comprimento/largura, comprimento do pecíolo, área, ângulo, densidade estomática e espessura da epiderme adaxial não apresentaram diferenças entre as condições de luminosidade estudadas (TABELA 1).

Tabela 3 - Médias e respectivos desvios padrão das variáveis morfológicas e anatômicas das folhas de *L. lucidum* nas condições de luz plena e de sombra. AEF (Área específica foliar); PP (Parênquima Palicádico); PE (Parênquima esponjoso); EEAD (Espessura da epiderme adaxial); EEAB (Espessura da epiderme abaxial). Médias seguidas de desvio padrão com letras diferentes na mesma linha são estatisticamente significantes, pelo teste T, $p < 0,05$.

Características	Luz Plena	Sombra
Comprimento (cm)	10,95 ± 1,57a	11,06 ± 1,58a
Largura (cm)	5,25 ± 1,08a	5,51 ± 0,75a
Razão comprimento/ largura	2,14 ± 0,38a	2,02 ± 0,21a
Comprimento do pecíolo (cm)	1,47 ± 0,34a	1,28 ± 0,36a
Área (cm ²)	36,19 ± 11,63a	36,48 ± 9,61a
Massa seca (g)	0,76 ± 0,25a	0,43 ± 0,20b
AEF (cm ² .g ⁻¹)	49,58 ± 11,44b	96,22 ± 29,07a
Ângulo (°)	71,57 ± 14,66b	102,8 ± 13,02a

Espessura PP (um)	260,62 ± 55,16a	140,44 ± 32,18b
Espessura PE (um)	144,09 ± 25,82a	112,22 ± 35,18b
Razão PP/PE	1,86 ± 0,49a	1,34 ± 0,40b
Espessura total (um)	467,46 ± 65,78a	305,11 ± 51,24b
Densidade foliar (mg.mm ⁻³)	0,48 ± 0,08a	0,35 ± 0,07b
Densidade estomática (n.mm ⁻²)	220,91 ± 33,95a	204,09 ± 54,94a
EEAD (um)	34,69 ± 6,44a	30,05 ± 5,90a
EEAB (um)	28,05 ± 5,40a	22,41 ± 4,48b

Quanto aos dados de trocas gasosas, todas variáveis analisadas apresentaram diferenças significativas entre as intensidades luminosas. A Temperatura da Folha ($Temp_{folha}$), a Taxa Fotossintética (A), a Taxa de Transpiração (T), a Eficiência Intrínseca do Uso da Água ($EiUA$) e o Déficit de Pressão de Vapor (VPD) apresentaram valores maiores na condição de luz. A Condutância Estomática (G_s) e a Concentração Subestomática de CO_2 (C_i) apresentaram os maiores valores nas condições de sombra.

A $Temp_{folha}$ diferiu no mínimo cerca de 10°C, sendo a condição de luz a que obteve o maior valor, 38,85°C. A A , a T e a $EiUA$ diferiram aproximadamente em cerca de 60% entre as duas condições, sendo que a condição de luz apresentou os maiores valores (3,38 $\mu mol CO_2 m^{-2}.s^{-1}$; 2,79 $mmol.m^{-2}.s^{-1}$; 0,049 $\mu mol CO_2 mol^{-1} H_2O$). A VPD apresentou como maior valor 4,37 KgPa na condição de luz, 57% maior do que o valor encontrado para a condição de sombra. A G_s e a C_i apresentaram respectivamente valores na sombra cerca de 18% e 14% maiores em relação à condição de luz, sendo os maiores valores 81,99 $mol H_2O m^{-2}.s^{-1}$ e 348,55 ppm.

Tabela 4 – Valores médios e respectivos desvios padrão para as variáveis de trocas gasosas das folhas de *L. lucidum* nas duas condições de luminosidade. PAR (Radiação Fotossinteticamente Ativa); $Temp_{folha}$ (Temperatura da folha); A (Taxa Fotossintética); T (Taxa de Transpiração); G_s (Condutância Estomática); $EiUA$ (Eficiência Intrínseca do Uso da Água); VPD (Déficit de Pressão de Vapor); C_i (Concentração Subestomática de CO_2). Médias seguidas de desvio padrão com letras diferentes na mesma linha são estatisticamente significantes, pelo teste T, $p < 0,05$.

Característica	Luz Plena	Sombra
PAR ($\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$)	1874,70 ± 1027,72a	79,09 ± 34,74b
$Temp_{folha}$ (°C)	38,85 ± 4,21a	25,86 ± 0,34b

VPD (KgPa)	4,37 ± 1,71a	1,89 ± 0,13b
T (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	2,79 ± 0,83a	1,18 ± 0,29b
Gs (mol H ₂ O m ⁻² .s ⁻¹)	67,36 ± 29,65b	81,99 ± 24,56a
A (μmol CO ₂ m ⁻² .s ⁻¹)	3,38 ± 2,86a	1,42 ± 1,44b
Ci (ppm)	301,27 ± 57,41b	348,55 ± 37,54a
EiUA (μmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O)	0,049 ± 0,04a	0,020 ± 0,02b

4. DISCUSSÃO

As folhas de *L. lucidum* analisadas apresentaram diferenças nas características morfológicas em resposta às condições de luminosidade a que estão sujeitas. Provavelmente elas estão relacionadas ao fato da planta ser altamente adaptável, tanto a ambientes com maior disponibilidade de luz, como em ambientes sombreados, uma vez que a espécie apresenta tanto características de plantas pioneiras, como a rapidez na germinação e crescimento, como características de plantas climácicas, como a tolerância à sombra (ARAGÓN & GROOM, 2003; HOYOS *et al.*, 2010; GUILHERMETI, 2013). Estudos relatam o crescimento de plantas jovens de *L. lucidum*, independentemente das condições de luminosidade, o que lhe confere poder de invasão pelas altas taxas de crescimento nas diferentes condições (ARAGÓN & GROOM, 2003).

Apesar da área foliar ser semelhante, folhas de sol e de sombra diferem quanto à biomassa alocada por unidade de área, expresso nos valores diferenciados de *AEF* e densidade foliar, devido a maior espessura das folhas de sol, como encontrado em outros estudos (TAKENAKA *et al.*, 2001, FALSTER & WESTOBY, 2003, GÁLVEZ & PEARCY, 2003). A densidade é uma razão entre biomassa alocada em uma unidade de área e volume. Folhas mais densas representam maior alocação de biomassa no parênquima paliçádico em função da compactação desse tecido em condições de alta luminosidade (LICHTENTHALER *et al.*, 1981; GUTSCHIK, 1999; VENDRAMINI *et al.*, 2002; LARCHER, 2006). Esse investimento em biomassa nas folhas de sol, evidenciados pela *AEF* e pela densidade foliar, provavelmente é resultado do incremento de maquinaria fotossintética a fim de transformar a energia luminosa em energia química, o que permite à espécie

explorar o recurso de forma mais eficiente (MEZIANE & SHIPLEY, 1999) (FIGURA 6).

Além de indicar maior investimento em biomassa nas folhas de sol, a diferença entre os valores de *AEF* entre as condições de luminosidade pode indicar a plasticidade da espécie para esta característica (POORTER, 2001). Maiores valores de *AEF* indicam o potencial de aumentar a taxa relativa de crescimento de indivíduos jovens na sombra (POORTER, 2001), o que provavelmente ocorre em *L. lucidum* (ARAGÓN & GROOM, 2003).

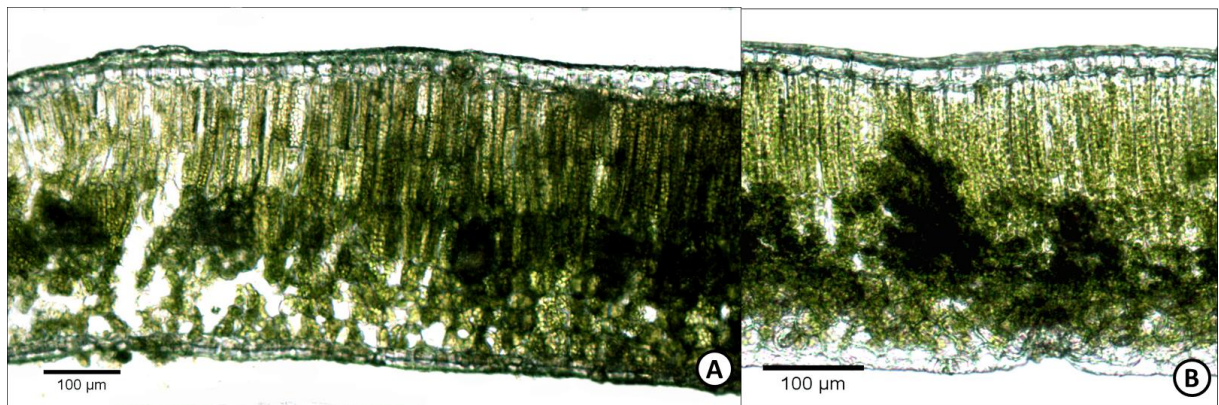


Figura 6 – Seções transversais de folhas de sol e sombra de *L. lucidum*. A-) Folha de sol; B-) Folha de sombra. Fonte: O autor.

As folhas de sol de *L. lucidum* apresentaram ângulos foliares menores do que as folhas de sombra. A tendência à horizontalidade encontrada nas folhas de sombra, associada a folhas menos espessas, pode ser uma estratégia para adquirir maior captação de raios difusos, compensando a baixa intensidade luminosa direta (PEARCY *et al.*, 2005), enquanto que a tendência a tornar as folhas mais verticais, com o aumento da intensidade luminosa, é reconhecida como um mecanismo de proteção contra danos ao aparato fotossintético a partir da interceptação excessiva da luz (FALSTER & WESTOBY, 2003; MULLEN *et al.*, 2006). A variação intraespecífica no ângulo foliar tem relação direta na estrutura interna da folha (FALSTER & WESTOBY, 2003), pois influencia na otimização da captura de luz (VALLADARES & BRITES, 2004).

Em altas intensidades luminosas, a quantidade de calor e os níveis de luz podem se tornar estressantes, modelando ajustes morfológicos que atuam entre a absorção da luz e sua prevenção, como o ajuste do ângulo de inclinação da folha (MYERS *et al.*, 1997; VAN ZANTEN *et al.*, 2010) e aumento na espessura de tecidos como as observadas nos parênquimas paliçádico e esponjoso (FALSTER & WESTOBY, 2003; LIMA JR *et al.*, 2006, SABBI *et al.*, 2010).

As folhas de sol apresentaram maior espessura do parênquima esponjoso. Comum em folhas dorsiventrals, o aumento do comprimento das células e do número de camadas do parênquima esponjoso está relacionado com o aproveitamento da luz que atinge ambas as faces das folhas (DELUCIA *et al.*, 1991; MYERS *et al.*, 1997; TAIZ & ZEIGER, 2009). Um investimento adicional em camadas do parênquima esponjoso faz com que ocorra um acréscimo na difusão da luz no interior da folha, por meio de reflexões múltiplas que aumentam o comprimento da trajetória sobre a qual o fóton se move, aumentando a probabilidade de absorção (DELUCIA *et al.*, 1991; TAIZ & ZEIGER, 2009). Sendo assim, a maior quantidade de camadas de parênquima esponjoso pode aumentar o ganho de carbono ao nível da planta inteira, levando em conta a posição mais vertical das folhas de sol e o processamento eficiente da luz pela superfície abaxial quando o sol está próximo da linha do horizonte (DELUCIA *et al.*, 1991, FALSTER & WESTOBY, 2003).

Em folhas de sombra, também em resposta à luz, há uma tendência das folhas serem mais delgadas em função da diminuição dos espaços intercelulares e espessuras de parede celular, para favorecer a difusão de gases entre os espaços intercelulares, resultando em maior condutância e distribuição interna de CO₂ nas folhas (LIMA JR *et al.*, 2006).

Os valores para densidade estomática de *L. lucidum* nas condições de sol e sombra foram inferiores ao relatados para espécies pioneiras de Floresta Ombrófila Densa (BOEGER & WISNIEWSKI, 2003). Pode-se dizer que *L. lucidum* apresenta densidade estomática semelhante às espécies tolerantes à sombra, como as ocorrentes em estágios intermediários e climáticos, e isto está relacionado com o grau de tolerância ao sombreamento que a espécie apresenta. Em um estudo no

sub-bosque da Floresta Ombrófila Mista, Curitiba (PR) três das sete espécies avaliadas apresentaram valores de densidade estomática próximos aos encontrados para *L. lucidum* (BOEGER *et al.*, 2006) nas duas condições de luminosidade. Apesar de muitos estudos relacionarem a densidade estomática com a luminosidade (ASHTON & BERLIN, 1992; RÔÇAS *et al.*, 1997; KLICH, 2000; MENDES *et al.*, 2001; CORRÊA, 2003; DUZ *et al.*, 2004; ESPINDOLA JUNIOR, 2006), não é consenso entre todos os autores que haja uma resposta direta da densidade estomática em função do sombreamento (HANBA *et al.*, 2002). A densidade estomática de folhas de sub-bosque pode variar bastante e até mesmo ser maior do que os valores de densidade estomática para algumas folhas de sol (BOEGER *et al.*, 2006).

Quanto às características fisiológicas, os indivíduos exibiram diferenças na taxa fotossintética, na taxa de transpiração, na condutância estomática, na concentração subestomática de carbono e na eficiência do uso da água em decorrência da condição de luminosidade. A relação entre transpiração, condutância estomática e taxa fotossintética de *L. lucidum*, representa o balanço entre as adaptações morfofisiológicas e a condição de luminosidade à qual os indivíduos estão expostos.

Os valores para Déficit de Pressão de Vapor (*VPD*) foram maiores na condição de luz do que na condição de sombra assim como a Taxa de Transpiração (*T*) e a Taxa Fotossintética (*A*) enquanto que a Condutância Estomática (*G_s*) apresentou maiores valores na sombra do que na luz. O *VPD* é uma variável que está diretamente relacionada à temperatura da folha (GUTSCHIK, 1999) e que influencia tanto as taxas fotossintéticas como as taxas de transpiração e condutância estomática (DUURSMA *et al.*, 2014).

A resposta da *T* em relação ao *VPD* é bem caracterizada (MONTEITH, 1995; DUURSMA *et al.*, 2014). Sob condições de luz intensa e alto *VPD*, é esperado que a *T* seja elevada, pois a alta temperatura aumenta a diferença de pressão de vapor entre o ar e a folha, resultando em altas taxas de transpiração, favorecendo a termorregulação dos indivíduos (GUTSCHIK, 1999; MORAIS *et al.*, 2003; TAIZ & ZEIGER, 2009; YANG *et al.*, 2012).

Uma vez que a transpiração ocorre principalmente através dos estômatos (KERBAUY, 2004), as plantas os fecham em resposta a altos VPD para tentar equilibrar a perda de vapor de água por transpiração e o fluxo hídrico no interior das células guarda (YANG *et al.*, 2012). Estômatos podem responder à taxa de transpiração e níveis de umidade atmosférica a partir do modelo Ball-Berry, o qual diz que a condutância estomática é menos sensível ao gradiente de vapor d'água entre a folha e o ar em altas temperaturas (BALL *et al.*, 1987). Estômatos que respondem de acordo com este modelo, reduzem a G_s conforme a demanda de evaporação aumenta (GUTSCHIK, 1999), o que pode explicar os valores de G_s encontrados nas folhas de sol em *L. lucidum*. A resposta estomática está relacionada à dinâmica hidráulica da planta, como estratégias para conservar o recurso hídrico (MOTT & PARKHURST, 1991; EAMUS *et al.*, 2008; YANG *et al.*, 2012). Outros estudos relatam menores valores de G_s em condições de alta temperatura e VPD , o que representa maior conservação hídrica e fotoproteção, apesar do menor ganho instantâneo de carbono (VALLADARES & PEARCY, 1997; MARENCO *et al.*, 2006; DIAS & MARENCO, 2007).

Além de influenciar na T e na G_s , VPD parece ter relação também com a Concentração Subestomática de CO_2 (C_i), pois na condição de luz os valores de C_i foram menores se comparados aos de sombra. Provavelmente a redução de C_i nas folhas de sol foi devido ao fechamento dos estômatos, o que por consequência, leva a diminuição do carbono interno (DIAS & MARENCO, 2007).

Apesar de folhas de sol apresentarem taxa fotossintética maior dos que as folhas de sombra, os valores de A nas duas condições de luminosidade foram baixos, quando comparados com outros estudos. Outros estudos encontraram valores de A máximos acima de $15 \mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (SUN & SUN 1997; ZHANG *et al.* 2014), quando em condições controladas de $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

Os baixos valores de A encontrados neste estudo podem ser explicados pelo fato de que, sob altas temperaturas e baixas concentrações de CO_2 , a atividade enzimática nas folhas pode ser alterada, prevenindo assim danos no aparelho fotossintético (DIAS & MARENCO, 2007; TAIZ & ZEIGER, 2009). Este processo

tende a aumentar as taxas de oxigenação e reduzir as taxas de carboxilação (FARQUHAR & SHARKEY, 1982; TAIZ & ZEIGER, 2009). Estudos anteriores envolvendo características fotossintéticas de *L. lucidum* mostram que a espécie apresenta uma depressão fotossintética próxima ao meio-dia, e que a mesma pode variar desde as 11 até às 13h (RUAN *et al.*, 2004; LIANG *et al.*, 2008; ZHANG *et al.*, 2011; FANG *et al.*, 2012), como estratégia de proteção ao sistema fotossintético.

A limitação estomática também parece interferir na depressão fotossintética (ZHANG *et al.*, 2011) que a espécie apresenta. Em elevadas temperaturas, ocorre o fechamento dos estômatos, influenciando na taxa máxima de assimilação de carbono, que é inibida devido à diminuição da G_s (LAW & CRAFTS-BRANDNER, 1999, MORAIS *et al.*, 2003). Um estudo realizado com *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae) mostrou que apesar da espécie ser classificada como tolerante à luz, o aumento da temperatura também causou redução na G_s (DIAS & MARENCO, 2007).

Apesar de apresentarem menores valores de G_s e C_i , devido ao fechamento dos estômatos, as folhas de sol apresentaram maior A do que as folhas de sombra. Isto significa que a capacidade de assimilação de carbono foi maior nas folhas de sol (LARCHER, 2000). A maior eficiência na utilização da água está relacionada ao maior investimento em maquinaria fotossintética das folhas de sol (KLICH, 2000), expressa nas características morfológicas analisadas.

5. CONCLUSÃO

Folhas de sol e de sombra de *L. lucidum* exibiram diferentes estratégias para otimizar a eficiência do uso da luz. As folhas de sombra são mais delgadas e horizontais, a fim de aumentar a difusão de gases entre os tecidos e melhor interceptar a luz difusa compensando a baixa luminosidade. Folhas de sol são mais espessas, em decorrência do maior investimento em biomassa, e têm menores ângulos foliares, para evitar a fotoinibição e controlar a excessiva temperatura à que estão sujeitas. Essas diferentes estratégias influenciaram nos processos fisiológicos como transpiração, condutância estomática e taxa fotossintética de *L. lucidum*, evidenciando o balanço entre as adaptações morfofisiológicas e a condição de

luminosidade à qual os indivíduos estão expostos. Estas estratégias permitem, também, que a espécie utilize os recursos disponíveis de maneira mais eficiente, tornando-a competitiva e possibilitando, deste modo, que por meio da sua plasticidade, ela ocupe novos nichos.

6. REFERÊNCIAS

- AASAMA, K., SÖBER, A. Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO₂ concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. **Environmental and Experimental Botany**, vol. 71, p. 72-78, 2011.
- ARAGÓN, R., GROOM, M. Invasion by *Ligustrum lucidum* (Oleaceae) in NW Argentina: early stages characteristics in different habitats types. **Revista de Biología Tropical**, vol. 51, n. 1, p. 59-70, 2003.
- ARAGÓN, R., MONTTI, L., AYUP, M.M., FERNÁNDEZ, R. Exotic species as modifiers of ecosystems processes: Litter decomposition in native and invaded secondary forests of NW Argentina. **Acta Oecologica**, vol. 54, p. 21-28, 2014.
- ASHTON, P.M.S., BERLIN, G.P. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade. **New phytologist**, vol. 121, p. 587-596, 1992.
- BACKES, P. & IRGANG, B. **Árvores cultivadas no sul do Brasil: Guia de identificação e interesse paisagístico das principais espécies exóticas**. Porto Alegre. Palotti, 2004. 204p.
- BALL, J.T., WOODROW, I.E., BERRY, J.A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. **Progress in Photosynthesis Research**, vol. 4, n. 5, p. 221-224, 1987.
- BOARDMANN, N.K., Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Revision of Plant Physiology**, vol. 28, p. 355-377, 1977.

BOEGER, M.R.T., KAEHLER, M., MELO JÚNIOR, J.C.F., GOMES, M.Z., OLIVEIRA, L.S., CHAVES, C.R.M., SCHOTTZ, E.S. Estrutura foliar de seis espécies do subosque da Floresta Ombrófila Mista. **Hoehnea**, vol. 33, n. 4, p. 521-531, 2006.

BOEGER, M.R.T., WISNIEWSKI, C., Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos da floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) do sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, vol. 26, n. 1, p. 61-72, 2003.

BRITES, D. & VALLADARES, F. Implications of opposite phyllotaxis for light interception efficiency of Mediterranean woody plants. **Trees**, vol. 19, p. 671-679, 2005.

CID BIOSCIENCE. Disponível em: <<http://cid-inc.com/index.php/products/photosynthesis/handheld-photosynthesis-system>>. Acesso em : 09/12/2014.

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

DAVIDSON, A.M., JENNIONS, M., NICOTRA, A.B. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptative? A meta-analysis. **Ecology Letters**, vol. 14, p. 419-431, 2011.

DELAGRANGE, S., MESSIER, C., LECHOWICZ, M.J. & DIZENGREMEL, P. Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of individual size and light availability. **Tree Physiology**, 24.2004.

DELUCIA, E.H., SHENOI, H.D., NAIDU, S.L., DAY, T.A. Photosynthetic simmetry of sun and shade leaves of different orientations. **Oecologia**, vol. 87, p. 51-57, 1991.

DIAS, D.P., MARENCO, R.A. Fotossíntese e fotoinibição em mogno e aquariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília (DF), vol. 42, n. 3, p. 305-311, 2007.

- DURAND, L.Z., GOLDSTEIN, G. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii. **Oecologia**, vol. 126, p. 245-354, 2001.
- DUURSMA, R.A., BARTON, C.V.M., LIN, Y.S., MEDLYN, B.E., EAMUS, D., TISSUE, D.T., ELLSWORTH, D.S., MCMURTRIE, R.E. The peaked response of transpiration rate to vapour pressure deficit in field conditions can be explained by the temperature optimum of photosynthesis. **Agricultural and Forest Meteorology**, vol. 189-190, p. 2-10, 2014.
- DUZ, S.R., SIMINSKI, A., SANTOS, M., PAULILO, M.T. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, vol. 27, n. 3, p. 587-596, 2004.
- EAMUS, D., TAYLOR, D.T., MACINNIS-NG, C.M.O., SHANAHAN, S., SILVA, L. Comparing model predictions and experimental data for the response of stomatal conductance and guard cell turgor to manipulations of cuticular conductance, leaf-to-air vapour pressure difference and temperature: feedback mechanisms are able to account for all observations. **Plant, Cell and Environment**, vol. 31, p. 269-277, 2008.
- EMER, A.A., OLIVEIRA, M.C., ALTHAUS-OTTMAN, M.M. Biochemical composition and germination capacity of *Ligustrum lucidum* ait. Seeds in the process of biological invasion. **Acta scientiarum**, Biological Sciences, vol 34, n. 3, p. 353-357, jul/ set 2012.
- ESPÍNDOLA JUNIOR, A. **Morfologia e anatomia foliar de duas espécies medicinais (*Mikania glomerata* Spreng. – Asteraceae e *Bauhinia forficata* Link. – Leguminosae) associadas à erva mate, sob diferentes condições de luminosidade**. 82p. Dissertação (Mestrado em Botânica), Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2006.
- FALSTER, D.S., WESTOBY, M. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception?. **New phytologist**, vol. 158, p. 509-525, 2003.

- FANG, Y., ZHU, Y., JIANG, N., WU, X., WANG, C., FENG, Y. The photosynthetic characteristics of *Ligustrum lucidum* in different clones. **Journal of Shandong Forestry Science and Technology**, n. 2012(5), p. 15-18, 2012.
- FARQUHAR, G.D., SHARKEY, T.D. Stomatal Conductance and Photosynthesis. **Annual Reviews in Plant Physiology**, vol. 33, p. 317-345, 1982.
- GÁLVEZ, D., PEARCY, R.W. Petiole twisting in the crowns of *Psychotria limonensis*: implications for light interception and daily carbon gain. **Oecologia**, vol. 135, p. 22 – 29, 2003.
- GIVNISH, T, J. Adaptation to sun and shade. **Australian Journal of Plant Physiology**, vol. 15, p. 63-92, 1988.
- GONÇALVES, J.F.C., SILVA, C.E., GUIMARÃES, D.G., BERNARDES, R.S. Análise dos transientes da fluorescência da clorofila a de plantas jovens de *Carapa guianensis* e de *Dipteryx odorata* submetidas a dois ambientes de luz. **Acta Amazônica**, vol. 40, n. 1, p. 89-98, 2010.
- GONZÁLEZ, A.V., GIANOLI, E. Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breadth. **Acta Oecologica**, vol. 26, p. 185-190, 2004.
- GOOGLE MAPS. Disponível em: <<https://www.google.com.br/maps/@-25.4473786,-49.2325745,1438m/data=!3m1!1e3>>. Acesso em : 21/10/2014.
- GUIDINI, A.L.; SILVA, A.C.; HIGUCHI, P.; ROSA, A.D.; SPIAZZI, F.R.; NEGRINI, M.; FERREIRA, T. de S.; SALAMI, B.; MARCON, A.K.; BUZZI JR., F. Invasão por espécies arbóreas exóticas em remanescentes florestais no Planalto Sul Catarinense. **Revista Árvore**, vol. 38, p. 469-478, 2014.
- GUILHERMETI, P.G.C. **Levantamento florístico e proposta de métodos para controle de *Ligustrum lucidum* W.T. Ainton (Oleaceae), em um fragmento da floresta ombrófila mista aluvial em Guarapuava – PR.** 50 p. Trabalho de

- Graduação (Bacharel em Engenharia Ambiental). Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Campo Mourão, 2013.
- GURVICH, D.E., TECCO, P.A., DÍAZ, S. Plant invasions in undisturbed ecosystems: The triggering attribute approach. **Journal of vegetation Science**, vol. 16, p. 723-728, 2005.
- GUTSCHICK, V.P. Research reviews: biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. **New Phytologist**, vol. 143, p. 3-18, 1999.
- HAMMER, Ø., HARPER, D.A.T., RYAN, P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica** 4(1): 9pp. 2001.
- HANBA, Y.T., KOGAMI, H., TERASHIMA, I. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. **Plant Cell and Environment**, vol. 25, p. 1021-1030, 2002.
- HOYOS, L.E., GAVIER-PIZARRO, G.I., KUEMMERLE, T., BUCHER, E.H., RADELOFF, V.C., TECCO, P.A. Invasion of glossy privet (*Ligustrum lucidum*) and native forest loss in the Sierras Chicas of Córdoba, Argentina. **Biological Invasions**, vol. 12, p. 3261-3275, 2010.
- ISHII, H.R., IWASAKI, A. Ecological restoration of a fragmented urban shrine forest in southeastern Hyogo Prefecture, Japan: Initial effects of the removal of invasive *Trachycarpus fortunei*. **Urban Ecosystems**, vol. 11, p. 309-316, 2008.
- KERBAUY, G.B. **Fisiologia Vegetal**. São Paulo: Editora Guanabara Koogan. 472p.
- KLICH, M.G. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and Experimental Botany**, vol. 44, p. 171-183, 2000.
- KRAUS, J. E. & ARDUIN, M. Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal. Editora Universidade Rural, **Seropédica**, 1997.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: Editora Rima, 2000, 531p.

- LARCHER, L. **Arquitetura foliar comparative de *Odontonema strictum* (Nees) O. Kuntze (Acanthaceae) em diferentes condições de luminosidade**. 15p. Trabalho de Graduação (Bacharelado em Biologia). Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2006.
- LARCHER, L., BOEGER, M.R. Arquitetura foliar de *Odontonema strictum* (Nees) O. Kuntze (Acanthaceae) em duas condições de luminosidade. **Hoehnea**, vol. 36, n. 2, p. 321 – 327, 2009.
- LAW, R.D., CRAFTS-BRANDNER, S.J. Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely related with activation of Ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/ oxygenase. **Plant physiology**, vol. 120, p. 173-182, 1999.
- LE JARDIN D'ENTÊOULET. Disponível em: <<http://lejardindenteoulet.kazeo.com/arbres-du-jardin/ligustrum-lucidum,a753040.html>>. Acesso em 24/10/2014.
- LIANG, S., HU, H., XIA, S. Comparison of photosynthetic characteristics among *Pterocarya stenoptera*, *Platanus acerifolia* and *Ligustrum lucidum*. **Journal of Nanjing Forestry University (natural Sciences Edition)**, n. 2008(2), p. 135-138, 2008.
- LICHTENTHALER H.K., BUSCHMANN, C., DOLL, M., FIETZ, H., BACH, T. KOZEL, U., MEIER, D. & RAHMSDORF, U. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure and leaf characteristics of high-light and low light and of sun and shade leaves. **Photosynthesis Research**, vol. 2, p. 115-141, 1981.
- LIMA JR, E.C., ALVARENGA, A.A., CASTRO, E.M., VIEIRA, C.V., BARBOSA, J.P.R.A.D. Aspectos fisionômicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, Viçosa (MG), vol. 30, n. 1, p. 33-41, 2006.
- MARENCO, R.A.; SIEBKE, K.; FARQUHAR, G.D.; BALL, M.C. Hydraulically based stomatal oscillations and stomatal patchiness in *Gossypium hirsutum*. **Functional Plant Biology**, v.33, p.1103-1113, 2006.

- MENDES, K.R., MARENCO, R.A. Leaf traits and gas exchange in saplings of native tree species in the central Amazon. **Scientia Agricola**, vol 67, n. 6, p. 624-632, Nov./Dec. 2010.
- MENDES, M.M., GAZARINI, L.C., RODRIGUES, M.L. Acclimatation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments – effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. **Environmental and Experimental Botany**, vol. 45, p. 165-178, 2001.
- MEZIANE, D., SHIPLEY, B. Interacting components of interspecific relative growth rate: constancy and change under different conditions of light and nutrient supply. **Functional Ecology**, vol. 13, p. 611-622, 1999.
- MONTEITH, J.L. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. **Plant, Cell and Environment**, vol. 18, p. 357-364, 1995.
- MORAIS, H., MARUR, C.J., CARAMORI, P.H., RIBEIRO, A.M.A., GOMES, J.C. Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília (DF), vol. 38, n. 10, p. 1131-1137, 2003.
- MOTT, K.A., PARKHURST, D.F. Stomatal responses to humidity in air and helox. **Plant, Cell and Environment**, vol. 14, p. 509-515, 1991.
- MULLEN, J.L., WEINIG, C., HANGARTER, R.P. Shade avoidance and the regulation of leaf inclination in *Arabidopsis*. **Plant Cell and Environment**, vol. 29, p. 1099-1106, 2006.
- MYERS, D. A., JORDAN, D. N. & VOGELMANN, T. C. Inclination of sun and shade leaves influences chloroplast light harvesting and utilization. **Physiologia Plantarum**, vol. 99, p. 395-404, 1997.
- NIINEMETS, Ü. Adjustment of foliage structure and function to a canopy light gradient in two co-existing deciduous trees. Variability in leaf inclination angles in relation to petiole morphology. **Trees**, vol. 12, p. 446-451, 1998.

- NIINEMETS, Ü., VALLADARES, F., CEULEMANS, R. Leaf-level phenotypic variability in plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites. **Plant, Cell and Environment**, vol. 26, p. 941-956, 2003.
- PEARCY, R.W, MURAOKA, H., VALLADARES, F. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a tree-dimensional simulation model. **New phytologist**, vol. 166, p. 791-800, 2005.
- POORTER, L. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. **Functional Ecology**, vol. 15, p. 113-123, 2001.
- REGINATO, M., MATOS, F. B., LINDOSO, G. S., SOUZA, C. M. F. PREVEDELLO, MORAIS, J. W. & EVANGELISTA, P. H. L. A vegetação na reserva Mata Viva Curitiba, Paraná, Brasil. **Acta Biologica Paranaense**, Curitiba, vol. 37, p. 229-252, 2008.
- REJMANEK, M., RICHARDSON, D.M. What attributes make some plant species more invasive? **Ecology**, vol. 77, n. 6, p. 1655-1661, 1996.
- RICHARDS, C.L., BOSSDORF, O., MUTH, N.Z., GUREVITCH, J., PIGLIUCCI, M. Jack of all trades, masters of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. **Ecology Letters**, vol. 9, p. 981-993, 2006.
- RICHARDSON, D.M., WILLIAMS, P.A., HOBBS, J.T. Pine invasions in the Southern Hemisphere: Determinants of Spread and Invadability. **Journal of Biogeography**, vol. 21, n. 5, p. 511-527, set/ 1994.
- RÔÇAS, G., BARROS, C.F., SCARANO, F.R. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. **Trees**, vol. 11, p. 469-473, 1997.
- RUAN, H., WANG, Q., CHEN, H., HU, H., YE, J. The photosynthetic characteristics of *Ligustrum lucidum*. **Journal of Anhui Agricultural University**, vol. 31, n. 4, p. 435-439, 2004.

- SABBI, L.B.C., ÂNGELO, A.C., BOEGER, M.R. Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. **Iheringia**, Série Botânica, vol. 65, n. 2, p. 171-181, 2010.
- SCHOCK, A.A., RAMM, A., MARTINAZZO, E.G., SILVA, D.M., BACARIN, M.A. Crescimento e fotossíntese de plantas de pinhão-manso cultivadas em diferentes condições de luminosidade. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, vol. 18, n. 1, p. 3-9, 2014.
- SEARLE, S.Y., THOMAS, S., GRIFFIN, K.L., HORTON, T., KORNFELD, A., YAKIR, D., HURRY, V., TURNBULL, M.H. Leaf respiration and alternative oxidase in field-grown alpine grasses respond to natural changes in temperature and light. **New phytologist**, vol. 189, p. 1027-1039, 2011.
- SMITH, W. K., BELL, D. T., SHEPHERD, K. A. Association between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in sunlight in five western Australian communities. **American Journal of Botany**, vol. 85, n. 1, p. 56-63, 1998.
- SULTAN, E.S. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science**, vol 5, n. 12, p. 537-542, 2000.
- SUN, C., SUN, C. Seasonal changes in photosynthesis in two species of *Ligustrum*. **Acta Ecologica Sinica**, vol. 17, n. 05, 1997.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre. 2009. 819 p.
- TAKENAKA, A., TAKAHASHI, K., KOHYAMA, T. Optimal leaf display and biomass partitioning for eficiente light capture in an understory palm, *Licuala arbuscula*. **Functional Ecology**, vol. 15, p. 660-668, 2001.
- VALLADARES, F., BRITES, D. Leaf phyllotaxis: Does it really affect light capture? **Plant Ecology**, vol. 174, p. 11-17, 2004.

- VALLADARES, F., NIINEMETS, U. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, vol. 39, p. 237-257, 2008.
- VALLADARES, F., PEARCY, R.W. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. **Plant, Cell and Environment**, v.20, p.25-36, 1997.
- VALLADARES, F., PEARCY, R.W. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. **Oecologia**, vol. 114, p. 1-10, 1998.
- VAN ZANTEN, M., PONS, T.L., JANSSEN, J.A.M., VOESENEK, L.A.C.J., PEETERS, A.J.M. On the relevance and control of leaf angle. **Critical reviews in Plant Sciences**, vol. 29, n. 5, p. 300-316, 2010.
- VENDRAMINI, F., DIAZ, S., GURVICH, D.E., WILSON, P.J., THOMPSON, K., HODGSON, J.G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. **New phytologist**, vol. 154, p. 147-157, 2002.
- WITKOWSKI, E. T. F. & LAMONT, B. B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, vol. 88, 486-493, 1991.
- YAMASHITA, N., ISHIDA, A., KUSHIMA, H., TANAKA, N. Acclimation to sudden increase in light favoring in invasive over native trees in subtropical islands, Japan. **Oecologia**, vol. 125, p. 412-419, 2000.
- YANG, Z., SINCLAIR, T.R., ZHU, M., MESSINA, C.D., COOPER, M., HAMMER, G.L. Temperature effect on transpiration response of maize plants to vapour pressure deficit. **Environmental and Experimental Botany**, vol. 78, p. 157-162, 2012.
- ZALBA, S.M., VILLAMIL, C.B. Woody plant invasions in relictual grasslands. **Biological invasions**, vol. 4, p. 55-72, 2002.

ZHANG, C., WU, T., FANG, Y., WANG, C., CHENG, X., YU, M. Studies on photosynthetic characteristics of 2 species of woody plants in coastal reclamation land. **Journal of Fujian College of Forestry**, n. 2011 (1), p. 52-55, 2011.

ZHANG, S., FAN, D., WU, Q., YAN, H., XU, X. Eco-physiological adaptation of dominant tree species at two contrasting karst habitats in southwestern China. **F1000 Research**, vol. 2:122, p. 1-15, 2014.