

# Intensidade de radiação influenciando características morfofisiológicas em folhas de *Tetradenia riparia* (Hochst.) Codd<sup>1</sup>

Laís Lima Nabuco Araújo<sup>2</sup>, Hyrandir Cabral de Melo<sup>2</sup>,  
Gabriel Luis Castiglioni<sup>3</sup> & Letícia Almeida Gonçalves<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Parte da dissertação do primeiro autor, Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Vegetal, Universidade Federal de Goiás, Brasil.

<sup>2</sup> Universidade Federal de Goiás, Departamento de Botânica, campus Samambaia, Av. Esperança, s/n, CEP 74690-900, Goiânia, GO, Brasil. hyrandir@yahoo.com.br

<sup>3</sup> Universidade Federal de Goiás, Escola de Agronomia, Campus Samambaia, Av. Esperança, s/n, CEP 74690-900, Goiânia, GO, Brasil.

Recebido em 16. X. 2015

Aceito em 17. IV. 2019

DOI 10.21826/2446-82312019v74e2019001

**RESUMO** – Com o objetivo de estudar o papel da luz sobre o desenvolvimento de *Tetradenia riparia* avaliaram-se características morfofisiológicas quando cultivada sob 30%, 50% e 80% de sombreamento e a pleno sol. A espessura do limbo foliar foi maior em plantas cultivadas a pleno sol. A área foliar foi maior em plantas cultivadas a 80% de sombreamento. Teores de clorofila “a” e total, carotenoides, proteínas e nitrogênio foram maiores nas plantas cultivadas a 50% e 80% de sombreamento. Não ocorreram diferenças para densidade estomática e tricomas na epiderme abaxial, nos teores de clorofila “b” e razão clorofila a/b e valores de cinzas entre plantas cultivadas nos diferentes tratamentos. A densidade estomática foi maior na epiderme adaxial de plantas cultivadas a 30% de sombreamento. O teor de lipídios foi menor nas plantas crescidas a 80% de sombreamento. *T. riparia* tem alta plasticidade morfofisiológica a ambientes com diferentes intensidades de radiação.

**Palavras-chave:** fotomorfogênese, luz, planta medicinal

**ABSTRACT- Radiation intensity influencing morphophysiological characteristics in leaves of *Tetradenia riparia* (Hochst.) Codd.** This work aimed to study the role of light on *Tetradenia riparia* development. *Tetradenia riparia* (Hochst.) Codd.'s morphophysiological characteristics were evaluated when cultivated under 30%, 50% and 80% shading levels and at full sunlight. The leaf thickness was higher in plants grown under full sunlight. The leaf area was larger in plants cultivated under 80% of shade. Chlorophyll “a” and total, carotenoids, proteins and nitrogen were higher in plants cultivated under 50% and 80% of shade. There were no differences for stomata density and trichomes in the abaxial epidermis, content of chlorophyll “b,” chlorophyll a/b ratio and ash content among plants of different treatments. The stomata density of the adaxial epidermis was higher in plants cultivated under 30% of shade. The lipid content was lower in plants grown under 80% of shade. *T. riparia* has high morphophysiological plasticity to different radiation intensities.

**Keywords:** light, medicinal plant, photomorphogenesis

## INTRODUÇÃO

*Tetradenia riparia* (Hochst.) Codd (Lamiaceae) é utilizada popularmente como planta medicinal no tratamento de doenças como malária, angina, doença tropical de pele, gastroenterites, gonorreia, diarreia, abscessos dentários, dores de cabeça, bronquites, tosses, úlceras, esterilidade feminina, doenças renais e febres (Van Puyelde *et al.* 1986). Estudos laboratoriais confirmam suas propriedades antimicrobianas contra *Candida albicans*, *Shigella dysenteriae* e *Streptococcus pyogenes* (Van Puyelde *et al.* 1986). No Brasil, a espécie *T. riparia* também é utilizada como planta ornamental e é conhecida popularmente como incenso, lavândula, limonete, pluma-de-névoa ou falsa-mirra (Martins *et al.* 2008).

É de conhecimento comum que a luz influencia fortemente o desenvolvimento de plantas, sendo fundamental ao processo fotossintético e aos eventos

relacionados à fotomorfogênese. Também é conhecido o seu papel como fator modulador na transcrição gênica.

Estima-se que a luz branca influencia a expressão de 20% do genoma em plântulas de arroz e *Arabidopsis* (Jiao *et al.* 2005), o que evidencia sua importância sobre o metabolismo vegetal como um todo, incluindo a produção de metabólitos secundários.

Embora a radiação seja um fator elicitador, inibidor ou modulador para a biossíntese de diferentes substâncias de interesse farmacológico (Sales *et al.* 2009, Mattana *et al.* 2010), poucos estudos exploram sua importância para o cultivo racional de plantas medicinais.

Alterações na disponibilidade de radiação influenciam diretamente na concentração de pigmentos fotossintéticos, alterando a quantidade de clorofila total, assim como a razão de clorofila “a” em relação à clorofila “b” (Whatley & Whatley 1982) e carotenoides (Demmig-Adams 2006), promovendo mudanças diretas sobre a fotossíntese

líquida, e conseqüentemente sobre a disponibilidade de fotoassimilados para o crescimento das plantas (Boardman 1977, Ferreira *et al.* 2012). A disponibilidade de radiação também influencia o conteúdo de lipídios, nitrogênio, proteínas e cinzas nos tecidos vegetais, cujos teores variam de acordo com a adaptação ou tolerância dos diferentes genótipos à condição de sol e sombra (Meletiou-Christou *et al.* 1994, Poorter *et al.* 2006).

Além de aspectos fisiológicos, muitas características anatômicas são influenciadas pela disponibilidade de radiação, a exemplo da densidade estomática, número e tamanho das células epidérmicas, número de tricomas, tamanho dos espaços intercelulares e esclerificação de tecidos (Nery *et al.* 2007). Alterações quantitativas de diferentes parâmetros anatômicos observadas em células e tecidos vegetais são consideradas importantes, seja para otimização de suas funções devido a uma baixa disponibilidade de radiação em plantas que requerem altas taxas de radiação, seja para reduzir a possibilidade de danos fotooxidativos, ou minimizar seus efeitos, causados pelo excesso de radiação especialmente em plantas que requerem baixas taxas de radiação para o seu desenvolvimento (Fails *et al.* 1982, Hoflacher & Bauer 1982).

A integração de estudos anatômicos e fisiológicos é fundamental para investigações que visam o estudo de fatores ambientais influenciando o desenvolvimento das plantas. Este trabalho teve como objetivo avaliar a composição centesimal da massa seca, a concentração de pigmentos fotossintéticos, assim como área foliar, espessura e densidade de tricomas e estômatos em folhas de *T. riparia* cultivada sob diferentes intensidades de radiação luminosa.

## MATERIAL E MÉTODOS

Plantas de *T. riparia* foram obtidas no Horto de Plantas Medicinais da Empresa de Assistência Técnica e Extensão Rural do Estado de Goiás, EMATER-GO, as quais foram propagadas por estaquia e cultivadas em sacos plásticos contendo 3 L de substrato comercial Plantmax®. As plantas foram cultivadas no Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO, situada a 16°36' S e 49°13' W, e altitude de aproximadamente 800 m. Após o estabelecimento de três folhas maduras, as plantas foram cultivadas sob mini-telados completamente cobertos com telas de polietileno pretas comercializadas para proporcionar níveis de sombreamento de 30%, 50% e 80% e cultivadas também a pleno sol, constituindo os tratamentos. Foi utilizado um porômetro LI-1600 para quantificar o percentual efetivo de radiação incidente no interior dos mini-telados onde as plantas foram cultivadas. As leituras foram realizadas ao meio dia na altura da copa das plantas, e os dados foram comparados ao ambiente externo. A tela comercializada para prover 30% de sombreamento estava retendo 38% da radiação fotossinteticamente ativa; a de 50% estava retendo 45%; a de 80% estava retendo 68%.

Aos 30 dias e aos 60 dias de cultivo, o substrato foi suplementado com 5 g de NPK 4-14-8. As plantas foram regadas diariamente. O experimento foi conduzido em delineamento experimental inteiramente casualizado. Vinte plantas foram cultivadas em cada tratamento de sombreamento (30, 50 e 80%) e a pleno sol.

Para as análises anatômicas, foi coletada uma folha do quinto nó abaixo do ápice de cinco plantas de cada tratamento, tomadas ao acaso, as quais estavam submetidas a 150 dias de exposição aos diferentes tratamentos. As folhas foram fixadas em solução FAA 70 (Johansen 1940) por 24 horas e posteriormente conservadas em solução de etanol a 70%. Para todos os parâmetros anatômicos foram avaliados quatro campos por folha, perfazendo um total de 20 campos por tratamento. Para a determinação da espessura da lâmina foliar, foram utilizados cortes transversais, obtidos à mão livre, clarificados com água sanitária comercial e corados com azul de astra 0,3% e fucsina básica 0,1%, posteriormente montados entre lâmina e lamínula contendo glicerina 50% (Kraus & Arduim 1997), os quais foram observados em um fotomicroscópio LEICA DM 500 acoplado a computador com software AxioVision – Zeiss. Amostras diafanizadas foram usadas para determinar a densidade de estômatos e de tricomas. Para o processo de diafanização, foram retirados fragmentos de 0,5 x 0,5 cm no terço médio da lâmina foliar, e o procedimento foi realizado segundo Johansen (1940, modificado), sendo as amostras submetidas à solução de NaOH 10% por 3h, posteriormente clarificadas em solução de hipoclorito de sódio a 5%, seguidas de imersão em cloral hidratado (CCl<sub>3</sub>CHOH<sub>2</sub>O) 10% até que o material ficasse totalmente translúcido. Após lavadas, as amostras foram imersas em safranina aquosa 0,1% (por aproximadamente 24h) e montadas entre lâmina e lamínula contendo glicerina 50%. A densidade de estômatos e de tricomas foi determinada segundo a metodologia de Labouriau *et al.* (1961) utilizando-se fotomicroscópio Zeiss MC 80 com o auxílio de uma câmara clara.

Para área foliar, foram utilizadas três plantas por tratamento, aos 150 dias de cultivo, das quais foram coletadas folhas do primeiro ao quinto nó. A avaliação foi realizada com um medidor de área foliar modelo LICOR-3000.

Para as análises de lipídios, nitrogênio total, proteínas totais e cinzas foram coletadas folhas do quinto ao décimo nó em plantas com 120 dias tratamento, sendo utilizadas amostras de plantas diferentes, para cada tratamento, para realização das repetições analíticas, as quais foram realizadas em triplicata. Após a coleta, foram colocadas na estufa a 105° para secagem. O teor de gordura e cinzas foi realizado segundo o método de extração por Soxhlet, descrito nas Normas Analíticas do Instituto Adolf Lutz (2008), tendo sido utilizados três gramas de material foliar. Para o teor de nitrogênio total e proteínas totais, foi utilizada a metodologia de Kjeldahl (1883). Para o teor de proteínas totais, utilizaram-se os valores obtidos para nitrogênio e multiplicou-se pelo fator de conversão 6,25 (AOAC, 1970).

Na extração e quantificação das clorofilas, “a”, “b”, total e carotenoides, foram utilizadas três plantas por tratamento e de cada planta foram coletadas cinco folhas do quinto ao oitavo nó, às 7 horas da manhã, em plantas com 120 dias de tratamento. Foram feitas análises em triplicata de cada planta a partir de 1g de massa fresca oriunda do terço médio foliar. As análises de clorofila seguiram o método de Arnon (1949) e de carotenoides o método de Lichtenthaler (1987). Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

A área foliar das plantas crescidas a 80% de sombreamento foi significativamente maior, seguida pela área foliar das plantas submetidas ao tratamento de 50% de sombreamento. Entretanto, a espessura do limbo foi maior nas folhas das plantas cultivadas no tratamento a pleno sol (Tab. 1).

Uma característica marcante de folhas crescidas à sombra, quando comparadas às folhas desenvolvidas a pleno sol, é uma maior área foliar seguida de redução na espessura do limbo foliar (Rossato *et al.* 2010, Santos *et al.* 2014), tal qual observado neste estudo. A redução na espessura

do limbo foliar, concomitante ao aumento da área foliar, comumente ocorre em função de diminuição na espessura do parênquima paliádico e esponjoso (Hoflacher & Bauer 1982, Terashima *et al.* 2001). Esse comportamento ocorre no intuito de otimizar a captação da radiação na condição de sombreamento, o que contribui para uma melhor absorção da radiação pelos tecidos do mesofilo, aumentando a presença de tecidos fotossintetizantes expostos a condição ótima de radiação, e também evita possíveis prejuízos aos eventos metabólicos ou de desenvolvimento da planta dependentes de luz (Ptushenko *et al.* 2016, Rossato *et al.* 2010). O aumento da espessura do limbo foliar na condição de pleno sol ocorre em função de modificações no padrão de expansão de células do mesofilo, alongando-se, ou do aumento do número de células do parênquima paliádico no intuito de otimização da captação e distribuição da luz (Kim *et al.* 2005, Terashima *et al.* 2001). Diferentes espécies como *Passiflora edulis* Sims, *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Deg. (Passifloraceae), *Vigna unguiculata* L. Walp (Fabaceae), *Cupania vernalis* Camb. (Sapindaceae) e *Mikania glomerata* Sprengel (Asteraceae) têm sido observadas com comportamento similar ao encontrado neste estudo para área foliar e espessura do limbo foliar (Castro *et al.* 2007, Lima Júnior *et al.* 2006, Santos *et al.* 2011, Zanella *et al.* 2006).

**Tabela 1.** Características morfofisiológicas de folhas de *Tetradenia riparia* (Hochst.) Codd cultivada em diferentes níveis de sombreamento.

Características avaliadas	Níveis de sombreamento			
	Pleno sol	30%	50%	80%
Área foliar (cm <sup>2</sup> )	7, 22 c ± 0,37	7, 86 c ± 0,42	10,84 b ± 0,24	13,05 a ± 0,29
Espessura do limbo foliar (µm)	379,41 a ± 0,25	340,11 b ± 0,14	339,35 b ± 0,24	348,29 b ± 0,10
Estômatos (n <sup>o</sup> /mm <sup>2</sup> )- Ep. abaxial	171 a ± 0,33	159 a ± 0,47	182 a ± 0,31	163 a ± 0,46
Estômatos (n <sup>o</sup> /mm <sup>2</sup> )- Ep. adaxial	41 b ± 1,11	87 a ± 1,08	22 c ± 2,5	30 b ± 3,75
Tricomas (n <sup>o</sup> /mm <sup>2</sup> ) Ep. Abaxial	150 a ± 0,65	95 a ± 0,80	95 a ± 0,59	117 a ± 0,96
Tricomas (n <sup>o</sup> /mm <sup>2</sup> ) Ep. Adaxial	53 a ± 0,35	53 a ± 0,35	83 a ± 0,68	64 a ± 0,88
Clorofila a (mg/g MF)	0, 83 b ± 0,23	0, 86 b ± 0,05	1, 18 a ± 0,31	1, 19 a ± 0,46
Clorofila b (mg/g MF)	0, 25 a ± 0,36	0, 26 a ± 0,53	0, 32 a ± 0,59	0, 32 a ± 0,31
Razão clorofila a/b (mg/g MF)	3, 34 a ± 0,59	3, 43 a ± 0,41	3, 94 a ± 0,79	3, 84 a ± 0,79
Clorofila total (mg/g MF)	1, 37 b ± 0,31	1, 42 b ± 0,19	1, 93 a ± 0,23	1, 95 a ± 0,44
Carotenoides (mg/g MF)	0, 10 b ± 0,20	0, 10 b ± 0,10	0, 11 a ± 0,09	0, 13 a ± 0,33
Cinzas (%)	1, 15 a ± 0,42	1, 27 a ± 0,39	1, 39 a ± 0,10	1, 30 a ± 0,06
Lipídios (%)	6, 33 a ± 0,01	6, 12 a ± 0,05	6, 07 a ± 0,11	5, 11 b ± 0,06
Nitrogênio total (%)	1, 98 b ± 0,15	2, 02 b ± 0,10	2, 38 a ± 0,10	2, 46 a ± 0,04
Proteínas totais (%)	12, 43 b ± 0,09	12, 64 b ± 0,04	14, 95 a ± 0,10	15, 41 a ± 0,10

Ep = epiderme. Médias seguidas de mesma letra na linha não diferem entre si pelo teste Tukey,  $p \leq 0,05$ . As médias estão seguidas pelo percentual do coeficiente de variação.

Não foram observadas diferenças para a densidade de estômatos na epiderme abaxial e densidade de tricomas na epiderme abaxial e adaxial nas plantas de *Tetradenia riparia* cultivada nos diferentes níveis de sombreamento. No entanto, tanto a condição de pleno sol quanto a de 50% e 80%

de sombreamento promoveram menor densidade estomática em relação ao tratamento de 30% de sombreamento na epiderme adaxial (Tab. 1), indicando que tanto o excesso quanto a deficiência no fluxo de radiação podem promover redução na densidade dessa estrutura epidérmica. Estes

resultados corroboram, em parte, os trabalhos de Nery *et al.* (2007) e Lima Júnior *et al.* (2006), os quais verificaram que, em *Calophyllum brasiliense* Cambess. e *Cupania vernalis* Camb., as folhas desenvolvidas a pleno sol possuíam maior densidade estomática se comparadas as folhas crescidas em condição sombreada, e também evidencia a influência do genótipo sobre esta característica. Tanto a densidade quanto o tamanho dos estômatos influenciam na transpiração das plantas, assim como maior densidade de tricomas pode reduzir a temperatura, pela reflexão luminosa, e a transpiração pela formação de um microclima mais úmido na camada limítrofe da folha (Boeger *et al.* 2009, Melo *et al.* 2007).

A formação e o desenvolvimento dos estômatos são regulados por um aparato de fotorreceptores, os quais respondem tanto a diferenças na intensidade quanto na qualidade da radiação, ambos fatores influenciados pelos tratamentos testados neste trabalho. Os fotorreceptores criptocromos, fitocromo A e fitocromo B, em associação, promovem o desenvolvimento dos estômatos (Kang *et al.* 2009). Neste sentido, percebe-se que tanto fotorreceptores responsivos à alta fluência de fótons quanto aqueles responsivos a baixa fluência, como fitocromos B e A, respectivamente, interagem entre si na promoção do desenvolvimento dos estômatos. Além da redução na intensidade da radiação, a sombra, por si só, já tem alteração na qualidade espectral da radiação, onde a razão da radiação vermelha:vermelho-distante diminui (Buisson & Lee 1993), desfavorecendo a ação do fitocromo B e favorecendo a ação do fitocromo A.

Maiores teores de clorofila total, clorofila “a” e carotenoides observados nas condições de sombreamento, de 50% e 80% (Tab. 1) ocorrem como uma forma de adaptação à condição de sombra. De acordo com Engel & Poggiani (1991) um dos fatores ligados à eficiência fotossintética e, conseqüentemente, ao crescimento e adaptabilidade a diversos ambientes é a presença de pigmentos foliares como as clorofilas “a”, “b” e também os carotenoides. Segundo esses autores as folhas de sombra apresentam maior concentração de clorofila por grama de massa seca do que folhas expostas diretamente ao sol, assim, a combinação das clorofilas “a” e dos pigmentos acessórios possibilitam que as plantas captem maior quantidade de radiação solar fotossinteticamente ativa.

Resultados semelhantes aos observados neste trabalho para clorofilas totais e carotenoides (Tab. 1) foram encontrados em outros estudos, com as espécies *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae), submetida 0, 30%, 50% e 80% de sombreamento, *Eugenia uniflora* Linn (Myrtaceae), submetida a pleno sol e 50% de luminosidade, *Bombacopsis glabra* (Pasq.) A. Robyns, submetida a pleno sol, 30% e 50% de sombreamento e *Passiflora edulis* Sims e *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Deg. (Passifloraceae), que foram estudadas em condições de sol e sombra (Lima *et al.* 2010, Martinazzo *et al.* 2007, Scaloni *et al.* 2003, Zanella *et al.* 2006). Já Thayer & Bjorkman (1990) observaram que os teores de carotenoides específicos que participam do

ciclo da xantofila (violaxantina, zeaxantina e anteroxantina) são maiores em folhas crescidas ao sol, pela maior atuação destes carotenoides na dissipação de energia na forma de calor.

Em *T. riparia*, o teor de clorofila “b” e razão clorofila a/b não diferiram entre os tratamentos (Tab. 1). Entretanto, segundo Ferreira *et al.* (2012), é comum maior proporção relativa de clorofila “b” em plantas sombreadas. Esse aumento possibilita a ampliação na capacidade de absorver diferentes comprimentos de onda e subsidia a transferência de energia para uma molécula específica de clorofila “a”, que efetivamente toma parte das reações fotoquímicas da fotossíntese (Whatley & Whatley 1982).

A diminuição na razão clorofila a/b, que comumente ocorre à medida que diminui a intensidade de radiação ocorre em função do enriquecimento do espectro vermelho distante (VD) nas condições de sombra. Isso provoca um aumento das reações do fotossistema II, o qual é mais rico em clorofila “b” que em clorofila “a” (Anderson 1986) e, provavelmente, atua como um sistema de aclimatização de plantas em ambientes enriquecidos com o espectro VD (Chow *et al.* 1990). A manutenção da razão clorofila a/b e clorofila “b” nas plantas em todos os tratamentos estudados neste trabalho é um indicativo de alta tolerância de *T. riparia* a diferentes condições de radiação.

Não houve diferenças significativas no percentual de cinzas em plantas submetidas a diferentes níveis de sombreamento (Tab.1). No entanto, em estudo realizado por Poorter *et al.* (2006), analisando plantas de dez diferentes espécies, o conteúdo de minerais observados em folhas aumentou de 30-41% em plantas crescidas em condições sombreadas. Provavelmente isso tenha ocorrido em função da redução do acúmulo comparativo de fotoassimilados em plantas crescidas à sombra em relação àquelas crescidas a pleno sol. A não variação no percentual de cinzas em *T. riparia* é mais um fator que denota sua alta plasticidade a condições de diferentes disponibilidades de radiação.

Plantas cultivadas no tratamento com 80% de sombreamento apresentaram menor percentual de lipídios (Tab. 1). Os percentuais de nitrogênio e proteínas totais foram maiores nas plantas crescidas a 50% e 80% de sombreamento, assim como observado em estudo realizado por Poorter *et al.* (2006) em que os teores destes compostos foram maiores em plantas crescidas à sombra. Comumente, tanto lipídios quanto nitrogênio e proteínas são compostos encontrados em maior concentração em folhas de plantas crescidas ao sol em comparação àquelas crescidas à sombra (Meleti-Christou *et al.* 1994). O teor de nitrogênio geralmente está associado à capacidade fotossintética da planta (Bolton & Brown 1980) estando alocado, para este fim, em proteínas e moléculas de clorofila. A capacidade fotossintética em plantas de sol tende a ser maior quando submetidas à condição de alta incidência de radiação, devido à alocação de nitrogênio em proteínas que participam do processo fotossintético, no entanto o conteúdo de clorofila tende a diminuir nas condições de pleno sol. Portanto, o maior acúmulo de nitrogênio nas

condições de maior luminosidade é especialmente alocado em proteínas-chaves no processo fotossintético, como a rubisco (ribulose 1,5-bifosfato carboxilase-oxigenase), a qual concentra uma proporção média de 20% do total de nitrogênio foliar em plantas C3 em boas condições de nutrição (Evans & Seeman 1984). Uma vez que, neste trabalho, se observou maior concentração de nitrogênio em plantas que apresentaram maior teor de clorofila total e clorofila “a” (Tab. 1), infere-se que haja um aumento de nitrogênio não-proteico alocado em clorofilas em plantas cultivadas nos tratamentos de 50% e 80% de sombreamento.

O conjunto de inalterações em função dos tratamentos, observado neste trabalho, como na razão clorofila a/b, clorofila “b”, cinzas, densidade de tricomas em ambas as faces epidérmicas e de estômatos na epiderme abaxial, é indicativo de alta plasticidade morfofisiológica e de tolerância de *T. riparia* a diferentes condições de radiação.

### AGRADECIMENTOS

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Goiás (FAPEG) pela concessão de bolsa de mestrado ao primeiro autor durante o desenvolvimento deste trabalho.

### REFERÊNCIAS

- Anderson, J.M. 1986. Photoregulation of the composition, function and structure of thylacoid membranes. *Annual Review of Plant Physiology Plant Molecular Biology* 37:93-136.
- Arnon, D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplast: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology* 24:1-15.
- Association of official and agricultural chemistry-AOAC. 1970. Official methods of analysis. Eds. Horwitz, W. et al., AOAC, Washington, 1015p.
- Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review Plant Physiology* 28:355-377.
- Boeger, M.R.T., Júnior, A.E., Júnior, A.C., Reissmann, C.B., Alves, A.C.A. & Rickli, F.L. 2009. Variação estrutural foliar de espécies medicinais em consórcio com erva-mate, sob diferentes intensidades luminosas. *Floresta* 39:215-225.
- Bolton, J.K. & Brown, R.H. 1980. Photosynthesis of grass species differing in carbon dioxide fixation pathways V. response of *Panicum maximum*, panicum, milioides, and tall-fescues (*Festuca arundinacea*) to nitrogen nutrition. *Plant Physiology* 66:97-100.
- Buisson, D. & Lee, D. W. 1993. The developmental response of papaya leaves to simulated canopy shade. *American journal of Botany* 80:947-952.
- Castro, E.M., Pinto, J.E.B.P., Soares, A.M., Melo, H.C.; Bertalucci, S.K.V., Vieira, C.V. & Júnior, E.C.L. 2007. Adaptações anatômicas de folhas de *Mikania glomerata* Sprengel (Asteraceae), em três regiões distintas da planta, em diferentes níveis de sombreamento. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais* 9:8-16.
- Chow, W.S., Melis, A. & Anderson, J.M. 1990. Adjustments of photosystem stoichiometry in chloroplasts improve the quantum efficiency of photosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 87:7502-7506.
- Demmig-Adams, B. & Adams, W.W. 2006. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytologist* 172:11-21.
- Engel, V.L. & Poggiani, F. 1991. 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* 3:39-45.
- Evans, J.R. & Seeman, J.R. 1984. Differences between wheat genotypes in specific activity of RuBP carboxylase and the relationship to photosynthesis. *Plant Physiology* 74:759-765.
- Fails, B.S., Lewis, A.J. & Barden, J.A. 1982. Anatomy and morphology of sun and shade-grow *Ficus benjamina*. *Journal of the American Society Horticultural Science* 107:754-757.
- Ferreira, W. N., Zandavalli, B., Bezerra, A. M. F. & Filho, S.M. 2012. Crescimento inicial de *Piptadenia stipulacea* (Benth.) Ducke (Mimosaceae) e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. cebil (Griseb.) Althul (Mimosaceae) sob diferentes níveis de sombreamento. *Acta Botanica Brasílica* 26:408-414.
- Hoflacher, H. & Bauer, H. 1982. Light acclimation in leaves of the juvenile and adult life phases of ivy (*Hedera helix*). *Physiologia Plantarum* 56:177-182.
- Instituto Adolfo Lutz. 2008. Determinações Gerais. Normas Analíticas do Instituto Adolfo Lutz. Instituto Adolfo Lutz, São Paulo, 1020p.
- Jiao, Y., Ma, L., Strickland, E. & Deng, X.W. 2005. Conservation and divergence of light-regulated genome expression patterns during seedling development in rice and Arabidopsis. *The Plant Cell* 17:3239-3256.
- Johansen, D. A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Company, New York. 523p.
- Kang, C. Y., Lian, H. L., Wang, F. F., Huang, J. R. & Yang, H. Q. 2009. Cryptochromes, phytochromes, and COP1 regulate light-controlled stomatal development in Arabidopsis. *The Plant Cell* 21:2624-2641.
- Kim, G.T., Yano, S., Kozuka, T. & Tsukaya, K. 2005. Photomorphogenesis of leaves: shade-avoidance and differentiation on sun and shade leaves. *Photochemistry Photobiology Science* 4:770-774.
- Kjeldahl, J.Z. 1883. A new method for the determination of nitrogen in organic bodies. *Analytical Chemistry* 22: 366.
- Kraus, J.E. & Arduin, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Editora Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica. 198p.
- Labouriau, L.G., Oliveira, J.G. & Salgado, M.L. 1961. Transpiração de *Schizolobium parahyba* (Vell) Toledo I. Comportamento na estação chuvosa, nas condições de Caeté, Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciência* 23:237-257.
- Lichtenthaler, H.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. In (Hochstrasser, M. Ed.) *Methods in enzymology*. New York: Academic, p. 350-382.
- Lima Junior, E. C., Alvarenga, A. A. & Castro, E. M. 2006. Physioanatomy traits of leaves in young plants of *Cupania vernalis* camb. subjected to different shading levels. *Revista Árvore* 30:33-41.
- Lima, A.L.S., Zanella, F. & Castro, L.D.M. 2010. Crescimento de *Hymenaea courbaril* L. var. stilbocarpa (Hayne) Lee et Lang. e *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae) sob diferentes níveis de sombreamento. *Acta Amazônica* 40:43-48.
- Martinazzo, E.G., Anese, S., Wandscheer, A.C.D. & Pastorini, L.H. 2007. Efeito do sombreamento sobre o crescimento inicial e teor de clorofila foliar de *Eugenia uniflora* Linn (Pitanga) – família Myrtaceae. *Revista Brasileira de Biociências* 5:162-164.
- Martins, M.B.G., Martins, R.G.M. & Cavalheiro, J.A. 2008. Histoquímica e atividade antibacteriana de folhas do incenso (*Tetradenia riparia*). *Revista Biociências* 14:127-140.
- Mattana, R.S., Ribeiro, M.A., Marchese, J.A., Ming, L.C. & Marques, M.O.M. 2010. Shade level effects on yield and chemical composition of the leaf essential oil of *Pothomorphe umbellata* (L.) Miquel. *Scientia Agricola* 67:414-418.
- Meleti-Christou, M., Rhizopoulou, S. & Diamantoglou, S. 1994. Seasonal changes of carbohydrates, lipids and nitrogen content in sun and shade leaves from four mediterranean evergreen sclerophylls. *Environmental and Experimental Botany* 34:129-140.
- Melo, H.C., Castro, E.M., Soares, A.M., Melo, L.A. & Alves, J.D. 2007. Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex Massey e *Paspalum paniculatum* L. sob condição de déficit hídrico. *Hoehnea* 34:145-153.
- Nery, F.C., Alvarenga, A.A., Justo, C.F., Castro, E.M., Souza, G.S. & Alves, E. 2007. Aspectos anatômicos de folhas de plantas jovens de *Calophyllum brasiliense* Cambess. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. *Revista Brasileira de Biociências* 5:129-131.
- Poorter, H., Pepin, S., Kijkers, T., Jong, Y., Evans, J. & Korner, C. 2006. Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves. *Journal of Experimental Botany* 57:355-371.

- Ptushenko, V.V., Ptushenko, O.S., Samoilo, O.P. & Solovchenko, A. E. 2016. An exceptional irradiance-induced decrease of light trapping in two *Tradescantia* species: an unexpected relationship with the leaf architecture and zeaxanthin-mediated photoprotection. *Biologia Plantarum* 60:385-393.
- Rossato, D. R., Takahashi, F. S. C., Silva, L. C. R. & Franco, A. C. 2010. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas de uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 24:640-647.
- Sales, J.F., Pinto, J.E.B.P., Ferri, P.H., Silva, F.G., Oliveira, C.B.A. & Botrel, P.P. 2009. Influência do nível de irradiância no crescimento, produção e composição química do óleo essencial de hortelã-do-campo (*Hyptis marruboides* epl.). *Semina: Ciências Agrárias* 30: 389-396.
- Santos, E.R., Borges, P.R.S., Siebeneichler, S.C., Cerqueira, A. P. & Pereira, P.R. 2011. Crescimento e teores de pigmentos foliares em feijão-caupi cultivado sob dois ambientes de luminosidade. *Revista Caatinga* 24:14-19.
- Santos, M.S., Feijó, N.S.A., Secco, T. M., Mielke, M. S., Gomes, F. P., Costa, L. C. B. & Silva, D. C. 2014. Efeitos do sombreamento na anatomia foliar de *Gallesia integrifolia* (Spreng) Harms e *Schinus terebinthifolius* Raddi. *Revista Brasileira de Plantas Medicinais* 16:89-96.
- Scalon, S.P.Q., Mussury, R.M., Rigoni, M.R. & Filho, H.S. 2003. Crescimento inicial de mudas de *Bombacopsis glabra* (pasq.) A. Robyns sob condição de sombreamento. *Revista Árvore* 27:753-758.
- Terashima, I., Miyazawa, S.I. & Hanba, Y.T. 2001. Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf. *Journal Plant Research* 114:93-105.
- Thayer, S.S. & Bjorkman, O. 1990. Leaf Xanthophyll content and composition in sun and shade determined by HPLC. *Photosynthesis Research* 23:331-343.
- Van Puyvelde, L. & De Kimpe, N. 1986. Active principles of *Tetradenia riparia*. I. Antimicrobial activity of 8(14), 15-sandaracopimaradiene-7 $\alpha$ ,18-diol. *Journal of Ethnopharmacology* 17:269 - 275.
- Whatley, F.H. & Whatley, F.R. 1982. A luz e a vida das plantas. EPU-EDUSP, São Paulo, 101p.
- Zanella, F., Soncela, R. & Lima, A.L.S. 2006. Formação de mudas de maracujazeiro “amarelo” sob diferentes níveis de sombreamento em Ji-Paraná/RO. *Ciência e Agrotecnologia* 30:880-884.