UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS
Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal

Dissertação

CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS E ANATÔMICAS DE PINHÃO MANSO CONDUZIDOS EM DIFERENTES CONDIÇÕES DE LUMINOSIDADE.

Anderson Augusto Schock

Pelotas, 2012

ANDERSON AUGUSTO SCHOCK

CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS E ANATÔMICAS DE PINHÃO MANSO CUNDUZIDOS EM DIFERENTES CONDIÇÕES DE LUMINOSIDADE.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências.

Orientador: Profº Dr. Marcos Antonio Bacarin
Co-Orientadora Profª. Drª. Diolina Moura Silva

PELOTAS
Rio Grande do Sul – Brasil
Fevereiro de 2012

Dados de catalogação na fonte:
(Marlene Cravo Castillo – CRB-10/744)

S367c Schock, Anderson Augusto
Características fisiológicas e anatômicas de pinhão manso conduzidos em diferentes condições de luminosidade / Anderson Augusto Schock ; orientador Marcos Antonio Bacarin; co-orientador Diolina Moura Silva.- Pelotas,2012.59f.: il. - Dissertação (Mestrado) –Programa de Pós-Graduação em Fiologia Vegetal. Instituto de Biologia . Universidade Federal de Pelotas. Pelotas, 2012.

1.Jatropha curcas 2.Teste JIP 3.Fotossíntese 4.Anatomia foliar 5.Sombreamento I.Bacarin, Marcos Antonio(orientador) II .Título.

CDD 664.2

Banca examinadora:

Dr. Marcos Antonio Bacarin (presidente)
Dr^{a}. Juliana Aparecida Fernando
Dr. Sergio Delmar dos Anjos e Silva
Dr^{a}. Emanuela Garbin Martinazzo.

... "O tempo passa igualmente para todos, mas é você quem escolhe o que vai ser depois que ele tiver passado"...

Amália Baptista da Silva

Minha amada avó a quem dedico esta obra.

AGRADECIMENTOS

Sou grato a Deus por sua bondade e misericórdia que tem me permitido alcançar meus objetivos.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de estudo concedida durante o transcorrer do curso.

Ao professor Dr. Marcos Antonio Bacarin, por ter me recebido com grande disponibilidade, pela paciência e amizade demonstradas e principalmente pela excelente orientação cientifica e oportunidade de crescimento profissional.

A professora Drª. Diolina Moura Silva, pela co-orientação e instruções esclarecedoras.

A professora Drª. Juliana Aparecida Fernando (laboratório de anatomia vegetal/ UFPEL), pelo auxilio, contribuição, disposição e amizade.

A Professora Drª. Maria Elisabeth Aires Berne (laboratório de parasitologia/UFPel) pela ajuda e disponibilização dos equipamentos de análise de imagens.

Aos meus Pais Beloni e Valmir por todo amor e dedicação na construção deste cientista que me tornei.

Aos meus irmãos Mardjolaine pelo apoio e especialmente ao Marlon, pelo exemplo de perseverança em busca do conhecimento.

Aos grandes amigos Janete Mariza Adamski e Alexandre Hüller por toda a ajuda e incentivo que foram imprescindíveis à realização deste sonho.

Aos amigos do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal (PPGFV), pelo convívio e amizade, em especial a Cristina Moll Hüther, Emanuela Martinazzo, Anelise Perboni, Camila Souza, Dominique Delias e Ilisandra Zanandrea.

Aos estagiários e bolsistas de iniciação científica, Aline Ramm, Márcio Farias, Pablo Valadão, Henrique Chiarelo e Liamara Thurow, pela amizade e pelo auxílio na condução dos experimentos.

Aos demais professores, colegas e funcionários do PPGFV, pelos ensinamentos e apoio recebido.

Ao Edison Hund e o Vinicius Pazzini pela camaradagem.

E por fim, a todos aqueles que de alguma maneira contribuíram para que este trabalho fosse concluído.

SUMÁRIO

RESUMO.....VIII
ABSTRACT.....IX
1. INTRODUÇÃO.....1
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....7
2.1 Material vegetal e tratamentos.....7
2.2 Obtenção de dados agrometeorológicos.....8
2.3 Parâmetros avaliados.....8
2.3.1 Emergência das plantas.....8
2.3.2 Variáveis biométricos de crescimento.....8
2.3.3 Índice de clorofila.....9
2.3.4 Avaliação da cinética de emissão da fluorescência transiente ou polofásica(OJIP) e Teste JIP.....9
2.3.5 Trocas gasosas.....11
2.3.6 Anatomia foliar.....11
2.3.7 Deliniamento experimental.....12
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....13
3.1 Caracterização climática durante o ensaio.....13
3.2 Emergência das plântulas.....15
3.3 Variáveis biométricas de crescimento 16
3.4 Índice de clorofila.....19
3.5 Cinética de emissão da fluorescência transiente ou polofásica(OJIP) e Teste JIP.....20
3.6 Trocas gasosas 29
3.7 Anatomia foliar.....31
4. CONCLUSÕES.....40
5. REFERÊNCIAS.....41

RESUMO

SCHOCK, Anderson Augusto CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS E ANATÔMICAS DE PINHÃO MANSO CUNDUZIDAS EM DIFERENTES CONDIÇÕES DE LUMINOSIDADE 2012. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas. Orientador: Prof. Dr. Marcos Antonio Bacarin; Co-orientadora: Profa. Drª. Diolina Moura Silva

Dentre as muitas espécies de plantas oleoginosas estudas sob a proposta de produção de biodiesel, a *Jatropha curcas L*. tem se destacado em função da grande porcentagem de óleo contido nas sementes e de sua capacidade adaptativa, que a exime restrições edafoclimáticas devido ao seu grau de rusticidade. Tendo em vista que a cultura de pinhão manso no país tem como proposta, implementar o desenvolvimento agronômico, o seu consórcio com outras culturas pode ser importante aos pequenos produtores, haja visto a possibilidade de melhor aproveitamento de suas propriedades. Contudo esta prática pode implicar na competição pela luminosidade, sendo a adaptabilidade imprescindível ao estabelecimento de cada espécie consorciada. O presente trabalho teve como objetivo caracterizar o comportamento fenológico de plantas de *J. curcas* originada de sementes de dois acessos diferentes, cultivadas em dois diferentes regimes de luminosidade, em pleno Sol e em sombrite 50%, relacionando-os com a sazonalidade climática e comparando o seu crescimento, anatomia foliar, teor de clorofila, fluorescência da clorofila *a* e trocas gasosas. As plantas apresentaram crescimento vegetativo com padrão sazonal, com seu pico de crescimento aos 130 DAS, no inicio do mês de março, quando iniciou a senescência foliar. O índice de clorofila foi inversamente proporcional ao número de folhas. A análise da cinética da fluorescência transiente da clorofila *a* apresentou poucas diferenças entre os tratamentos, porém há uma relação entre alguns parâmetros do Teste JIP com as flutuações ambientais. Os índices de performance fotossintéticos (PI_{ABS} e $PI_{ABS,total}$) demonstraram que as plantas do tratamento sombreado foram sensíveis à redução de luminosidade. A taxa assimilatória líquida e a eficiência de carboxilação reduziram ao longo do experimento acompanhando a queda da radiação solar sendo que as plantas do tratamento sombreado apresentaram valores levemente inferiores nestes parâmetros. O tratamento sombreado também apresentou redução na espessura da epiderme adaxial e parênquima paliçádico das folhas e menor índice estomático na epiderme adaxial da folha. Estes resultados refletem o amplo grau de plasticidade fenotípica da espécie frente às variações ambientais.

Palavras-chave: Jatropha curcas, Teste JIP, fotossíntese, anatomia foliar, sombreamento.

ABSTRACT

SCHOCK, Anderson Augusto PHYSIOLOGICAL AND ANATOMY CHARACTERISTICS OF PHYSIC NUT GROWN IN DIFFERENT LIGHT CONDITIONS 2012. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

Among the many species of plants oleaginous plants that have been studied under the proposal to produce biodiesel, the physic nut (Jatropha curcas L.) has emerged due to the large percentage of oil contained in seeds and its adaptive capacity, the soil and climatic constraints exempt because of their degree of rusticity. Considering that the culture of J. curcas in the country's proposal is to implement the agronomic development, its association with other cultures may be important for small producers, given the possibility of better utilization of their properties. However this practice may result in competition for light, sit adaptability essential to the establishment of each species in association. Thus, the present study was aimed to characterize the phenology of Jatropha curcas in the southeastern state of Rio Grande do Sul relating it to climate seasonality and comparing their development, leaf anatomy, chlorophyll content, chlorophyll *a* fluorescence emission and gas exchange in two different light regimes, in full sunlight and shade 50%. The species showed vegetative growth with seasonal pattern, presenting their peak growth at 130 DAS, at the beginning of March, began when leaf senescence, ending a cycle to 263 DAS, the second of June the same year, when all the plants showed no leaf. The chlorophyll content was inversely proportional to the number of leaves. The analysis of the kinetics of chlorophyll a fluorescence transient showed little differences between the treatments inferred temperature differences. Photosynthetic performance indices (PI_{ABS} e $PI_{ABS,total}$) demonstrated that treatment plants were sensitive to reduce shading ligh. The rate liquid assimilation and carboxylation efficiency declined throughout the experiment following the decline of Solar Radiation the plants being shaded treatment had slightly lower rates in these parameters. The shaded treatment also showed a reduction in the thickness of the adaxial epidermis and palisade parenchyma of leaves and lower stomatal index on adaxial leaf epidermis. These results reflect the large degree of phenotypic plasticity of the species in the changing environment.

Keywords: Jatropha curcas L., JIP test, photosynthesis, leaf anatomy, shading

1. INTRODUÇÃO

A preocupação com o meio ambiente e a previsão da extinção dos combustíveis fósseis foram o viés para os investimentos nas pesquisas sobre diferentes formas de produção de energia e principalmente sobre fontes de combustíveis renováveis, a partir dos biocombustíveis, bem como etanol, biogás e, mais recentemente, biodiesel (GOLDEMBERG, 2007).

A legislação brasileira, de acordo com a lei n° 11.097, de 13 de janeiro de 2005, define como biodiesel, todo "biocombustível derivado de biomassa renovável para uso em motores a combustão interna com ignição por compressão ou, para geração de outro tipo de energia, que possa substituir parcial ou totalmente combustíveis de origem fóssil", produzido principalmente, a partir da esterificação de diferentes tipos de gorduras e óleos, em especial de sementes, consistindo-se de metil ésteres de ácidos graxos.

Atualmente grande número de espécies oleaginosas estão sendo estudadas para o desenvolvimento de estratégias de produção e beneficiamento de culturas, com objetivo de otimizar a relação custo/beneficio na produção de óleos para biodiesel. Nesse contexto a *Jatropha curcas L.* é considerada uma das oleaginosas mais promissoras para substituir o diesel de petróleo, pois é uma planta que não possui restrições edafoclimáticas para seu desenvolvimento, podendo suportar grandes períodos de seca (BIODIESELBR, 2008). Esta espécie é citada como melhor candidata para a produção de biodiesel no futuro, tendo em vista a quantidade e a qualidade do óleo produzida na semente (SACHS, 2010).

J. curcas pertencente a família das euforbiáceas, é espécie perene, caducifólia, popularmente conhecida no Brasil como pinhão manso, é uma árvore de troncos retos e ramos espessos, possuindo látex cáustico, esbranquiçado, que além de impedir a fitofagia (DAS et al, 2011), provoca manchas marrons muito difíceis de serem removidas. Possui folhas palminérveas e alternas, as quais quando jovens, apresentam coloração vermelho-vinho e à medida que se expandem tornam-se verdes, medindo da base e o ápice do limbo entre 6 e 15 cm, e com 5 a 7 lobos superficiais (SALÉ, 2008).

É planta de crescimento rápido cuja altura pode chegar a 12 metros (SATURNINO et al., 2005). Por outro lado, em solos de encostas, exposta ao

vento e com pouca precipitação, esta espécie tem seu desenvolvimento reprimido e, geralmente, não ultrapassa 2 m de altura (DRUMOND et al., 2010).

A planta é monoécia, com inflorescências formadas nos terminais dos ramos, apresentando frutos trilobados e elipsoidais, com exocarpo carnoso até as sementes ficarem maduras. O epicarpo quando maduro, apresenta coloração marrom-escura, que escurece juntamente com o mesocarpo até ficar na coloração preta, na fase deiscente. Cada fruto geralmente contém 2-3 sementes, estriadas, pretas, que medem em média 18 x 10 mm, pesando cerca de 727 g por 1000 sementes, equivalente a 1375 sementes kg^{-1} em média. Das sementes durante a germinação normalmente saem uma raiz principal e quatro raízes laterais (NUNES et al., 2008; SALÉ, 2008; PRADHAN et al., 2011).

Provavelmente originária da América Central, as plantas de pinhão manso são encontradas desde o nível do mar até 1200 m de altitude (DRUMOND et al., 2010). Adaptada a regiões de clima mais quente, cuja temperatura média varia entre 18 e 28,5°C (BELTRAO e CARTAXO, 2006), podem ser localizadas nas regiões de clima tropical, subtropical e temperado, contudo sendo menor sua ocorrência nas regiões de temperaturas mais baixas (BRASIL, 1985; HELLER, 1996).

Embora possa haver, numa mesma área cultivada, plantas com muitas folha e outras totalmente desprovidos das mesmas, a dormência desta espécie é induzida por flutuações da precipitação, luz e temperatura (SALÉ, 2008). Essa variação fenológica ainda carece de uma maior fundamentação teórica, tendo em vista que ainda são poucos os estudos genéticos sobre a espécie. Contudo, já se sabe que entre os genótipos de *J. curcas* há uma baixa diversidade genética e que todas as plantas da espécie, independentemente da origem, compartilham um ancestral comum, excluindo a idéia de diversidade genética por origem (SOARES, 2010). Basha e colaboradores (2009), verificaram apenas dois agrupamentos de genótipos, um sendo da América Central, possível centro de origem da espécie, e outro de várias regiões do mundo.

Introduzida no Brasil no inicio da colonização *J. curcas* só passou a ser estudada agronomicamente nas últimas três décadas, juntamente com estudos sobre combustíveis à base de óleos vegetais (SOARES, 2010) e, desde então se destaca pelas suas peculiaridades.

As plantas levam em média de um a três anos para estabilizar sua produtividade, entretanto pode iniciar a produção de frutos já nos primeiros seis meses, podendo sua produção estender-se por até 50 anos (PRADHAN et al., 2011). Em análises comparativas realizadas recentemente pela Embrapa, foi previsto que a *J. curcas* pode produzir entre 1.340 a 3.200 kg de óleo ha^{-1}/ano, podendo chegar a 8.000 kg de óleo ha^{-1}/ano, dependendo do teor de óleo na semente (entre 30 a 50%) e da tecnologia de produção empregada, produzindo muito mais do que a soja (375 a 600 kg de óleo ha^{-1}/ano), a mamona (350 a 1.188 kg de óleo ha^{-1}/ano) e o girassol, (630 a 725 kg ha^{-1}/ano) (APTA, 2007).

Estes dados tornam-se importantes incentivadores dos estudos sobre esta espécie, sendo que a porcentagem de óleo e o rendimento por hectare são os parâmetros mais relevantes na escolha de uma potencial fonte renovável de combustível (KOH e GHAZI, 2011).

Levando em conta o cenário energético mundial, o governo brasileiro cria então, no ano de 2004, o Programa Nacional de Produção e Uso do Biodiesel (PNPB), colocando o Brasil como uma possível potencia mundial na produção de energias renováveis. Como fomento, e em acordo com os tratados mundiais, que visam à redução na emissão de gazes poluentes e o aumento na produção de energias renováveis, em 2005 o Governo brasileiro publica a Lei Federal de nº. 11.097, que sob a Resolução nº 2/2008 do Conselho Nacional de Políticas Energéticas (CNPE) estabelece a obrigatoriedade da adição de 5% de biodiesel ao óleo diesel comercializado, a partir de 2010. Essa medida estabelece nova etapa na utilização de energia oriunda da biomassa no Brasil (SANTOS 2009)

Desta forma o Ministério do Desenvolvimento agrário (MDA), estabelece como principal diretriz do PNPB a implantação de um modelo de energia sustentável que promova a inclusão social. Assim, pequenos agricultores, que dependem exclusivamente da agricultura familiar também se beneficiariam com a produção de *J. curcas*, fortalecendo sua capacidade de geração de renda, pois em função da adaptabilidade desta espécie aos mais diferentes ambientes, o produtor poderá utilizar áreas de sua propriedade que até então não vinham sendo exploradas.(ABRAMOVAY e MAGALHÃES, 2007).

Neste contexto, a prática de consorciação de culturas energéticas e alimentares na mesma área pode tornar-se de notável importância ao produtor familiar, pois proporciona seu acesso ao mercado de biocombustíveis, sem

desvinculá-lo das atividades tradicionais, integrando-o a cadeia produtiva. Contudo, deve-se observar em sistemas de consórcio se nenhuma das espécies será prejudicada, principalmente no que diz respeito aos recursos ecossistêmicos como obtenção de água, nutrientes, temperatura, disponibilidade de CO_2 e, principalmente, luminosidade.

A luz, fonte primária de energia relacionada à fotossíntese e principal responsável pela temperatura ambiental, juntamente com a disponibilidade de CO_2, são influentes fatores no desenvolvimento, crescimento e produção dos vegetais (PEREIRA, 2011), pois a disponibilidade de água e nutrientes são fatores mais facilmente controlados em processos agronômicos.

A maioria das plantas tem a capacidade de aclimatar-se a variações de temperatura e luminosidade (WALTERS, 2005; SEARLE, 2011), porém, a germinação é um evento que só ocorre dentro de determinados limites de temperatura, nos quais existe uma temperatura ótima, onde o processo ocorre com a máxima eficiência. A temperatura age sobre a velocidade de absorção de água e também sobre as reações bioquímicas que determinam todo o processo e, em consequência, afetam tanto a velocidade quanto a uniformidade de germinação (CARVALHO e NAKAGAWA, 2000).

A dependência da luz à manutenção homeostática das plantas pode manifestar-se tanto morfo-anatomicamente como fisiologicamente. Para o uso efetivo da radiação solar (LARCHER, 2000; WESTOBY et al., 2002) as plantas podem inferir variações na altura do caule (POORTER, 1999; PEREIRA, 2011) e na orientação e diferenciação anatômica das folhas (ISHIDA et al., 1999; MONTANARI et al., 2004), consideradas órgãos plásticos, com maior capacidade de expressão fenotípica influenciada por este fator ambiental (HANBA et al., 2002; SCHLUTER et al., 2003; MONTANARI et al., 2004; HUANG et al., 2011).

Envolvendo diversos processos anabólicos e catabólicos para otimizar a captação de energia, as folhas de sol apresentam lâmina foliar e parênquima paliçádico mais denso e espesso (WILSON e COOPER,1969), ao passo que plantas em ambientes sombreados apresentam menor espessura do mesofilo e aumento dos espaços intercelulares (MORAIS et al., 2004).

Embora ainda não se tenha certeza se além de aumentar as dimensões celulares, a alta incidência luminosa tenha também a capacidade de aumentar o número de células no mesofilo (YANO e TERASHIMA, 2004), é comprovado que

em folhas de sol a razão mesofilo/área foliar é maior, quando comparadas às folhas de sombra (NOVELINE e CONFORTO, 2006; DONATO e MORRETES, 2009). O incremento na área do mesofilo por unidade de área diminui a resistência da difusão do CO_2 dos espaços intercelulares para o estroma do cloroplasto (TERASHIMA, MIYAZAWA, HANBA, 2001).

Outra importante alteração anatômica influenciada pelos diferentes níveis de radiação solar são as variações estomáticas. Maiores valores de densidade estomática bem como a fração de células epidérmicas representada pelos estômatos são influenciados pelo aumento da incidência luminosa (CASTRO et al., 1998; KLICH, 2000). Segundo ZHAO e colaboradores (2006) tal fato representa maior controle sobre a transpiração, possibilitando reduzir a perda de água com abertura e fechamento dos estômatos, em condições mais favoráveis. Toda via, a incidência luminosa pode influenciar também o estabelecimento dos diâmetros polar e equatorial dos estômatos refletindo na abertura do poro estomático, crucial à condutância estomática (ABRANS, KLOEPPEL e KUBISKE, 1992; ARIOLI, VOLTOLINI e SANTOS, 2008).

Todas estas alterações anatômicas influenciam diretamente na fisiologia das plantas (OSUNKOYA et al., 1994), sendo que os ajustes que ocorrem nas folhas são relacionados principalmente à maior eficiência nos processos fotossintéticos, isto é, captura de maior quantidade de CO_2 e luz com o mínimo desperdício de água e energia (TAIZ e ZEIGER, 2010).

A luminosidade é um fator preponderante sobre a condutância estomática, sendo um dos principais componentes que regulam o processo fotossintético nas plantas (AASAMAA e SÕBER, 2011), podendo também atuar diretamente no ajustamento dos aparatos fotossintéticos quanto a forma de absorção, transmissão e utilização da energia disponível (GONÇALVES et al., 2010).

A alta radiação também pode causar destruição foto-oxidativa do aparato fotossintético, em especial do fotossistema II (FSII), refletindo na diminuição transitória ou até permanente da eficiência quântica da fotossíntese (CABRERA, 2002). Além disso, a exposição direta ao sol pode elevar grandemente a temperatura das folhas intensificando a taxa respiratória, o que induziria ao fechamento dos estômatos, reduzindo a fixação de carbono e causando aumento no consumo de fotoassimilados (GRIME, 1965; KOZLOWSKI; KRAMER e PALLARDY, 1991).

Em condições de sombreamento as temperaturas geralmente são mais amenas favorecendo a abertura dos estômatos e fixação do carbono (WHATLEY e WHATLEY, 1982), conferindo um controle do *status* hídrico da planta, otimizando a atividade fotossintética em função do controle da turgescência celular (REIS, 1991).

A baixa intensidade luminosa, além de diferenciar cloroplastos com mais *grana* e mais tilacóides por *granum* (FAHL et al., 1994), também proporciona incremento nos teores de clorofila, em especial da clorofila *b*, importante característica das plantas aclimatadas à sombra. Isto é devido ao fato da clorofila *b* captar energia de outros comprimentos de onda, inclusive na faixa do verde, presentes em grande quantidade no interior de dosséis (REID et al.,1991; CASAS, 2011) e a transferir para a clorofila *a*, que efetivamente atua nas reações fotoquímicas da fotossíntese (SCALON et al. 2002).

Adaptação à irradiância também envolve outras alterações bioquímicas nas folhas, uma vez que uma fração significativa de nitrogênio da folha é convertida em proteínas fotossintéticas (NIINEMETS e VALLADARES, 2004; TAKASHIMA et al., 2004). Em condições de alta densidade de fluxo de fótons, há regulação do ciclo dos carotenóides, em especial aumento na síntese de zeaxantina, que atua na dissipação do excesso de energia luminosa em forma de calor (CABRERA, 2002; CARMO e BORGES, 2009), corroborando com as pesquisas de Valladares (2000) que comprovam que folhas cultivadas em condições de alta luminosidade têm uma maior capacidade fotossintética em luz saturante por unidade de área na folha.

A *J.curcas* é uma espécie nativa de ambientes tropicais, ou seja, com elevadas temperaturas e com uma alta incidência luminosa, sendo provável que possua baixa aclimatação a ambientes sombreados. Desta forma, este trabalho teve como objetivo fazer uma análise comparativa das características biométricas, da anatomia foliar e fotossintética de plantas de *Jatropha curcas* originadas de sementes oriundas de dois locais distintos, Minas Gerais e Roraima, e mantidas em dois níveis de luminosidade.

2.MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Material vegetal e tratamentos

O experimento foi conduzido na Universidade Federal de Pelotas, Campus Capão do Leão, Município de Capão do Leão, RS utilizando sementes de *Jatropha curcas* L. (pinhão manso) oriundas de Janaúba- MG e Rondônia- RO, denominadas respectivamente MG e RO (gentilmente cedidas pela Profa. Diolina Moura Silva – Universidade Estadual do Espirito Santo (UFES). A semeadura foi realizada em 21/10/2010, em vasos de polietileno preto com capacidade de 15kg, contendo como substrato solo previamente corrigido/adubado com NPK (7-11-9). Foram dispostas a 5cm de profundidade, três sementes por vaso, totalizando 15 vasos por acesso.

Os vasos foram dispostos em espaçamento de 1x1 m, sob duas condições de luminosidade: a) pleno sol, denominado tratamento sol, e b) sombreado, denominado tratamento sombrite, sob estrutura fechada por todos os lados com sombrite de 50% de redução da luminosidade e altura de 2,0 metros (Figura 1). O grau de redução da luminosidade foi verificado durante o experimento com a utilização do um sensor quântico, modelo Quantum Sensor-Red (Hansatech Instruments Ltd, King's Lynn, Northfolk, UK).

Figura 1: Vista geral do experimento aos 90 dias após a semeadura (DAS). Sob o telado, vasos com plantas do tratamento sombrite. Na parte externa do telado vasos com plantas do tratamento sol. Ambos com 30 vasos cada.

2.2. Obtenção dos dados agrometeorológicos

Os dados agrometeorológicos de insolação, radiação solar, temperaturas máxima e mínima foram extraídos por meio de boletins emitidos mensalmente pela Estação Agroclimatológica de Pelotas (Capão do Leão-RS - 31°52' 00" S - 52° 21' 24" W. GRW). Ainda foram instalados termômetros de registros de temperaturas máximas e mínimas em ambos os tratamentos.

2.3. Variáveis avaliadas

2.3.1. Emergência das plantas

A contagem do número de plantas emergidas iniciou-se aos nove dias após a semeadura (DAS), sendo realizada diariamente até estabilização da emergência. Com os dados de plântulas emergidas, calculou-se o índice de velocidade de emergência empregando-se a fórmula proposta por Popinigis (1977).

$$I.V.E.= (E1/N1)+ (E2/N2)+ ... + (En/Nn), \text{ em que:}$$

I.V.E. = índice de velocidade de emergência;
E = número de plântulas normais computadas nas contagens;
N = número de dias da semeadura à 1ª, 2ª... enésima avaliação.

Durante o período de emergência foram realizadas medidas da temperatura do solo a cinco centímetros de profundidade utilizando um termômetro digital (Digital Termometer, Hand Held, Westerm®) nos dias 04 e 10/11/2011. Ao final da contagem da emergência realizou-se o desbaste deixando somente uma planta por vaso.

2.3.2. Variáveis biométricas de crescimento

As avaliações dos parâmetros de crescimento iniciaram-se aos 41 DAS, e repetidas aos 63, 99, 162, 192 e 216 DAS, sendo medido: i. diâmetro do caule, o qual foi aferido com paquímetro na altura do colo; ii. altura da planta utilizando-se um régua, padronizado a medida entre a distância entre o colo e a porção mediana do limbo foliar da segunda folha totalmente expandida(altura onde foram obtidas

as variáveis de índice de clorofila, fluorescência e trocas gasosas); iii. número de folhas. Para as variáveis biométricas foram utilizadas 15 plantas por acesso (N=15), totalizando 60 plantas.

2.3.3. Índice de clorofila

O índice de clorofila foi medido aos 41, 63, 99, 162, 192 e 216 DAS, na segunda folha superior totalmente expandida, utilizando-se um medidor de clorofila portátil (CL- 01, Hansatech, King's Lynn, Norfolk, UK) e os resultados foram expressos como "índice de clorofila" (CASSOL et al., 2008). Para o índice de clorofila foram utilizadas 15 plantas por acesso (N=15), totalizando 60 plantas.

2.3.4. Avaliação da cinética de emissão da fluorescência transiente ou polifásica (OJIP) e Teste JIP

A fluorescência transiente OJIP da clorofila *a* foi realizada em 15 plantas por acesso (N=15), totalizando 60 plantas, na segunda folha superior completamente expandida aos 41, 63, 99, 162, 192 e 216 DAS, utilizando um fluorômetro portátil (Modelo Handy PEA, Hansatech Instruments, King's Lynn, Norfolk, UK). As folhas, não destacadas, foram previamente adaptadas ao escuro por 60 minutos para oxidação completa do sistema fotossintético de transporte de elétrons. A emissão de fluorescência foi induzida em uma área de 4 mm de diâmetro da folha pela exposição da amostra a um pulso de luz vermelha (pico 650 nm) numa intensidade de cerca de 3.000 µmol m^{-2} s^{-1}. As intensidades de fluorescência foram medidas entre 50 µs e 1 s.

A partir destas intensidades de fluorescência medidas em: 50 µs ($F_{50\mu s}$ – fluorescência inicial), 100 µs, ($F_{100\mu s}$), 300 µs, ($F_{300\mu s}$), 2 ms (F_{2ms} - ponto J), 30 ms (F_{30ms} - ponto I) e F_m (fluorescência máxima) foram calculados os parâmetros estabelecidos pelo Teste JIP (STRASSER e STRASSER, 1995). Para o cálculo dos parâmetros do Teste JIP utilizou-se o software Biolyzer (cedido pelo Dr. Reto Strasser, Universidade de Genebra). A lista de alguns parâmetros do Teste JIP encontra-se na Tabela 1.

Tabela 1: Resumo dos parâmetros, fórmulas e sua descrição com dados extraídos de fluorescência transiente da clorofila *a* (OJIP)

Parâmetros da fluorescência	Descrição
Parâmetros extraídos	
F_t	Intensidade de fluorescência no tempo t após início da iluminação actínica
$F_{50\ \mu s}$	Intensidade de fluorescência mínima a 50 µs
$F_{100\ \mu s}$ e $F_{300\ \mu s}$	Intensidade de fluorescência a 100 e300 µs, respectivamente
F_J e F_I	Intensidade de fluorescência no passo J (2 ms) e no passo I (30 ms), respectivamente
F_P (= F_m)	Fluorescência máxima no passo P
Area	Área complementar total entre a indução da curva de fluorescência e F_m
Parâmetros Derivados e Parâmetros OJIP	
$F_o \cong F_{50\ \mu s}$	Fluorescência mínima quando todos os centros de reação do FSII estão abertos
$F_m = F_P$	Fluorescência máxima quando todos os centros de reação do FSII estão fechados
$V_J = (F_{2\ ms} - F_o)/(F_m - F_o)$	Fluorescência variável relativa no passo J (2 ms)
$V_I = (F_{30\ ms} - F_o)/(F_m - F_o)$	Fluorescência variável relativa no passo I (30 ms)
$M_o = 4\ (F_{300\ \mu s} - F_o)/(F_m - F_o)$	Declividade inicial (em ms^{-1}) da fluorescência transiente V = f(t)
$N = Sm * (M_O/V_J)$	Número de giros de redução, oxidação e re-redução de Q_A no tempo entre a luz ser ligada até atingir F_m
$S_m = EC_o/RC = Area/(F_m - F_o)$	Área complementar total normalizada acima da curva OJIP
$S_s = V_J/M_O$	Área complementar total normalizada acima da curva transiente entre os passos O e J
Rendimentos e razões de fluxo	
$\varphi_{Po} = TR_o/ABS = 1 - F_o/F_m = F_v/F_m$	Rendimento quântico máximo fotoquímico primário em t = 0
$\varphi_{Eo} = \varphi_{Po}{}^{*}\ \psi_o = 1 – (F_J/F_M) = ET_o/ABS$	Rendimento quântico de transporte de elétrons de Q_A^- para o intersistema de aceptores de elétrons
$\psi_{Eo} = ET_o/TR_o = 1 - V_J$	Probabilidade (no tempo 0) que um exciton capturado em mover um elétron na cadeia de transporte de elétrons após Q_A^-
$\delta_{Ro} = RE_o/ET_o = (1 - V_I)/(1 - V_J)$	Eficiência com que um elétron pode mover dos aceptores de elétrons do intersistema reduzidos para os aceptores finais do FSI
$\varphi_{Ro} = RE_o/ABS = \varphi_{Po} \times \psi_{Eo} \times \delta_{Ro}$	Rendimento quântico de redução dos aceptores finais de elétrons do FSI por fóton absorvido
Fluxos específicos ou atividades expressas por centro de reação (RC)	
$ABS/RC = M_o \times (1/V_J) \times (1/\varphi_{Po})$	Fluxo de absorção por RC
$TR_o/RC = M_o/V_J$	Fluxo de energia capturado por RC em t = 0
$ET_o/RC = (M_o/V_J) \times \psi_{Eo} = (M_o/V_J) \times (1 - V_J)$	Fluxo de transporte de elétrons por RC em t = 0
$RE_o/RC = (RE_o/ET_o) \times (ET_o/RC)$	Redução dos aceptores finais do lado aceptor de elétrons do FSI no por RC em t = 0
Indice de Performance	
$PI_{abs} = (RC/ABS) \times (\varphi_{Po}/(1 - \varphi_{Po})) \times (\psi_{Eo}/(1 - \psi_{Eo}))$	Índice de performance total
$PI_{total} = (RC/ABS) \times (\varphi_{Po}/(1 - \varphi_{Po})) \times (\psi_{Eo}/(1 - \psi_{Eo})) \times (\delta_{Ro}/(1 - \delta_{Ro}))$	Índice de performance total , medindo a performance ate os aceptores finais de elétrons do FSI

2.3.5. Trocas gasosas

As trocas gasosas foram medidas na segunda folha superior madura, completamente expandida, com um analisador portátil a infra-vermelho de CO_2 (Modelo LI-6400XT LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA). As medidas foram realizadas entre as 10:00 e 11:00 hs, nos mesmos dias em que se realizaram as determinações de fluorescência da clorofila *a*. Utilizou-se concentração de 380 mol mol^{-1} de CO_2 no interior da câmara e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo de 1.500 µmol m^{-2} s^{-1}, empregando-se a fonte luminosa LI-COR 6400-02, acoplada a câmara de medida. As variáveis medidas foram: taxa assimilatória líquida de CO_2 (A); condutância estomática (g_S); taxa transpiratória (E); e concentração intercelular de CO_2 (C_i), a partir das medidas da A e C_i calculou-se a eficiência aparente de carboxilação (A/C_i). A taxa de troca de CO_2 (fotossíntese líquida – A) e taxa de transpiração (E) foram calculados segundo o modelo de von Caemmerer e Farquhar (1981).

2.3.6. Anatomia foliar

O material para análises anatômicas foi coletado aos 43, 132, 218 DAS. Cinco plantas de cada tratamento foram selecionadas aleatoriamente, das quais se extraiu, da porção mediana da segunda folha superior completamente expandida, dois fragmento medindo 1,0 x 1,0 cm, totalizando 40 fragmentos, por coleta. As amostras foram fixadas em FAA (formaldeído – ácido acético – álcool etílico 50%) (JOHANSEN, 1940).

Cortes transversais, a mão livre, foram realizados em cinco fragmentos de cada tratamento, sendo que as secções foram clarificadas em solução de hipoclorito de sódio, coradas com safrablau e montadas em gelatina glicerinada (KRAUS e ARDUIN, 1997). Os fragmentos restantes foram desidratados em série etílica e infiltrados com resina plástica (Leica Historesin®). As amostras foram seccionadas, no sentido transversal do mesofilo, em micrótomo rotativo manual (modelo-297 Série 0908, ANCAP) com navalha descartável. As secções com 5 µm de espessura foram coradas em safrablau e montadas em resina sintética “Entellan” (Merck®).

Para quantificação do índice estomático (IE) e mensuração do diâmetro dos estômatos foram selecionadas cinco plantas por tratamento, de forma aleatória, das quais foram extraídas as folhas do 4° nó, e seccionadas na região

central. A metade da folha foi submetida ao método de Jeffrey (KRAUS e ARDUIN, 1997) para dissociação das epidermes. A seguir, esse tecido dissociado foi corado em Safrablau e montado em lâminas semipermanentes. Na outra metade da folha foi aplicada a técnica de impressão com adesivo instantâneo universal (Superbonder®) em três regiões distintas (base, meio e ápice) (SEGATTO, 2004).

As imagens das lâminas foram digitalizadas em aumento de 10x para observação de cristais,20x para medição dos tecidos e determinação do índice estomático e 40x para o diâmetro polar e equatorial. Todas as imagens foram capturadas com câmera digital Sony, modelo Mpeg movie EX, 3.3 Megapixels acoplada ao microscópio óptico (modelo Axiostar Plus, Zeiss®).

O cálculo do índice estomático foi feito de acordo com a fórmula de Cutter (1986):

$$IE = [NE/(CE + NE)] \times 100, \text{ em que:}$$

IE = índice estomático,

NE = número de estômatos

CE = número de células epidérmicas propriamente ditas.

Para as medidas dimensões dos tecidos e estômatos foi utilizado o programa Zeiss- Axio Vision® 3.1.

2.3.7. Delineamento experimental

O experimento foi conduzido em um delineamento experimental inteiramente casualizado, sendo dois tratamentos (pleno sol e sob sombrite) para cada conjunto de plantas originadas de sementes dos dois locais utilizados (Janaúba - MG e Rondônia - RO). Os dados foram avaliados, entre os tratamentos, pelo teste F, e quando as diferenças foram significativas, as medias foram comparadas pelo Teste de Tukey ($p<0,05$). As variáveis obtidas foram normatizadas em N = 15 e rodadas no sistema de analises estatísticas para Windows WINSTAT. Os gráficos foram gerados no programa SIGMA.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Caracterização climática durante o ensaio

O clima no Rio Grande do Sul é subtropical úmido, constituído por quatro estações razoavelmente bem definidas: inverno (entre 21 de Junho e 23 de Setembro, com temperaturas baixas), verão (entre 21 de Dezembro e 21 de Março, com temperaturas elevadas), separados por estações intermediárias com aproximadamente três meses de duração, e chuvas bem distribuídas ao longo do ano. Segundo a classificação climática de Köppen a área onde foi realizado o experimento é definida como *Cfa* (subtropical úmido) onde a temperatura média pode ultrapassar os 22°C.

Durante o experimento o clima manteve os padrões normais de sazonalidade para a região, com alguns picos de elevação na temperatura, em especial na primeira quinzena do mês de novembro. No restante, manteve-se cartesianamente em forma de parábola, sendo que as temperaturas médias mais elevadas foram durante os meses de janeiro e março, ou seja, entre os 60 e 140 dias do experimento (Figura 2).

A insolação (Figura 2), ou seja, o número de horas em que a luz do sol chega até à superfície da Terra sem interferência de nuvens, também manteve os padrões para região segundo os índices de nebulosidade ao passo que a radiação solar foi reduzindo ao longo do experimento em função da inclinação e distanciamento do globo terrestre.

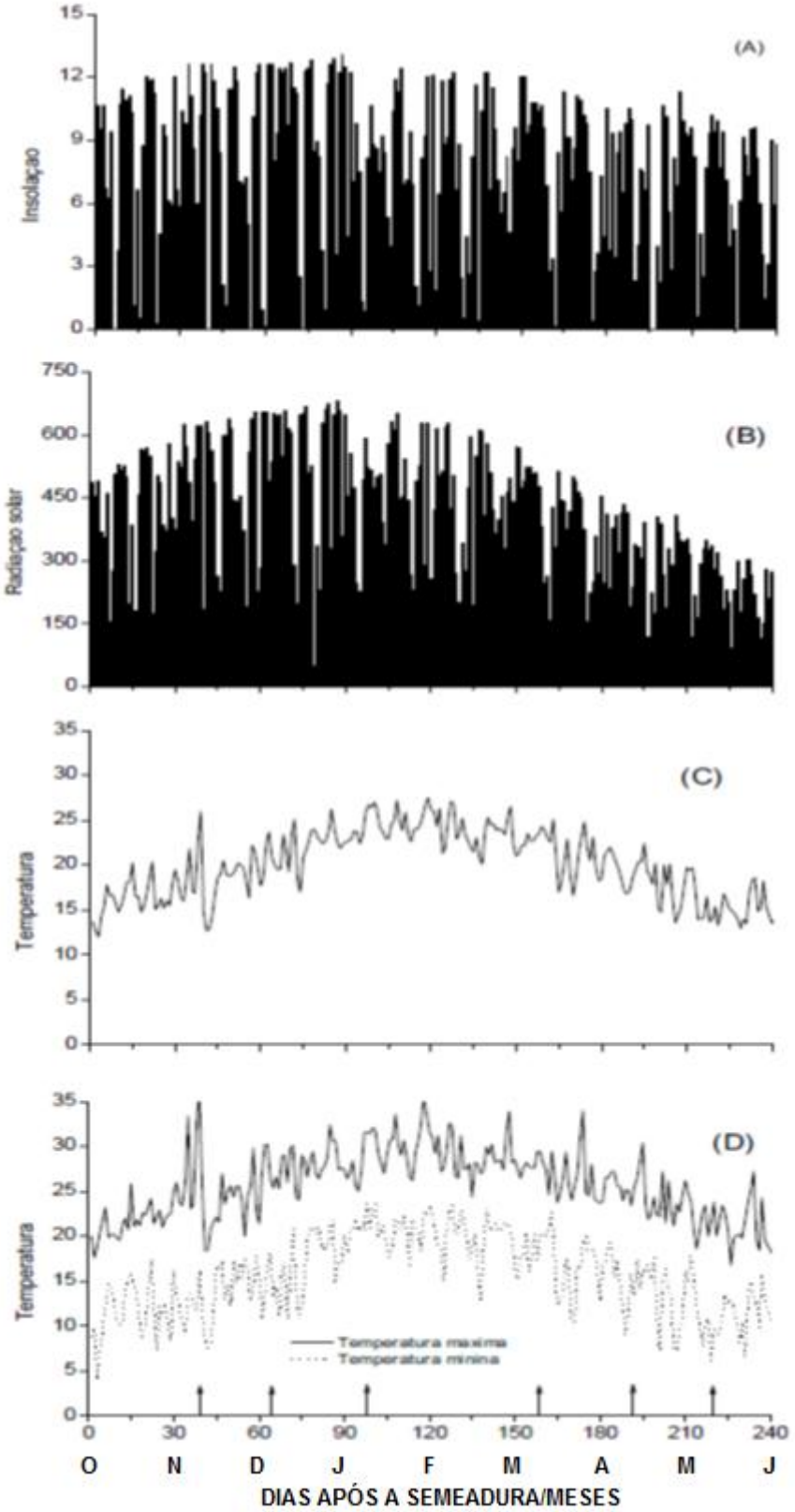

Figura 2: Insolação, em número de horas de luz solar por dia (A), radiação solar, em cal m^{-2} s^{-1} (B), temperatura média, em ^{o}C (C) e temperaturas máxima e mínima, em ^{o}C (D) medidos durante o período de 21/10/2010 a 31/05/2011. As setas indicam as datas de coletas.

3.2. Emergência das plântulas

A percentagem de emergência (%E) e o índice de velocidade de emergência (IVE) (Tabela 2) foram ligeiramente superiores para as sementes do lote originado de Rondônia. Contudo, o maior efeito deu-se pelo tratamento de luminosidade, de maneira, que para ambos os lotes de sementes, a percentagem de emergência e o IVE foram maiores quando do tratamento de pleno sol. No mesmo sentido foi observado que este tratamento provocou um adiantamento no início da emergência das plantas em pelo menos cinco dias (Tabela 2).

Tabela 2: Número de sementes emergidas por dia, porcentagem de sementes emergidas aos 20 dias após a semeadura (%E) e índice de velocidade de emergência (IVE)

Acesso	Condições de Luz	Número de plântulas emergidas												%E	IVE
		Dias após a semeadura													
		9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20		
Minas Gerais	Sol	18	8	8	0	0	0	1	0	2	0	0	0	41,1	3,71
	Sombrite	0	0	0	6	0	8	10	0	0	5	2	1	35,5	2,17
Rondônia	Sol	22	5	13	0	0	3	0	0	0	0	0	0	47,7	4,34
	Sombrite	0	0	1	2	0	0	21	5	1	5	0	0	38,8	2,30

A diferença na percentagem média de emergência entre os tratamentos e nos índices médios de velocidade de germinação deu-se preponderantemente em função das diferentes temperaturas do solo entre os tratamentos. Na fase de emergência a temperatura média do solo no tratamento sol foi de 34°C ao passo que no tratamento com sombrite a mesma foi de 26°C, sendo que o maior índice de plântulas emergidas no tratamento sombrite ocorreu justamente nos dias de temperaturas mais elevadas (em torno de 15 DAS), demonstrando as exigências da espécie.

Muitos fatores ambientais, como luz, umidade e temperatura são cruciais ao processo de germinação. A temperatura age na velocidade de absorção de água e nas reações bioquímicas (FIGLIOLIA, OLIVEIRA e PIÑA–RODRIGUES, 1993), como síntese e ação de hormônios como as giberelinas e o ácido abscísico, importantes no desdobramento de substâncias complexas (proteínas, lipídios, amido) em substâncias simples (aminoácidos, ácidos-graxos, glicídios), bem como no transporte destas substancias entre os tecidos (TAIZ e ZEIGER, 2010).

A *J. curcas* é espécie é adaptada a climas tropicais, onde a temperatura média é superior a 20°C . Sua temperatura ótima de germinação é entre 30 e 35°C, sendo que temperaturas menores que 20°C, podem reduzir a zero a germinação das sementes (PEREIRA et al., 2007; FOGAÇA et al., 2007). Isso explica os resultados de emergência e comprova a teoria de que características adaptativas mantem as sementes em repouso até que as condições para a germinação sejam favoráveis (ANDRADE et al., 2006; FINKELSTEIN et al., 2008).

3.3. Variáveis biométricas de crescimento

A altura das plantas não foi influenciada pelas condições de luminosidade e pela origem das sementes, sendo incrementada até aproximadamente 90 – 100 DAS (Figura 3 A e B), apresentando uma estabilidade no crescimento em altura após este período. O período de parada de crescimento corresponde ao inicio da diminuição da temperatura mínima (Figura 2). Experimentos com algumas espécies têm demonstrado que plantas que se desenvolvem em ambientes sombreados possuem caules mais longos (WHATLEY e WHATLEY, 1982; NETO et al. 2000), fato não observado no presente trabalho com *J. curcas.* Muitas espécies adaptadas a ambientes de alta luminosidade mantém um equilíbrio na partição dos metabolitos fotossintéticos, sem investir no alongamento diferenciado do caule. Esse fator evolutivo é chamado de convergência em altura.

Desta forma os indivíduos estabelecem um padrão de altura do dossel, reduzindo os danos mecânicos causados pelas intempéries e também reduzindo a foto-oxidação, pois o padrão de altura proporcionaria maior uniformidade na interceptação das radiações eletromagnéticas (NAGASHIMA e HIKOSAKA, 2011). Por outro lado o estiolamento poderia tornar os caules mais frágeis e susceptíveis à quebra. Isso explica o crescimento em altura, que se manteve semelhante em ambos os tratamentos e cessou simultaneamente quando as plantas cessaram a emissão de novas folhas.

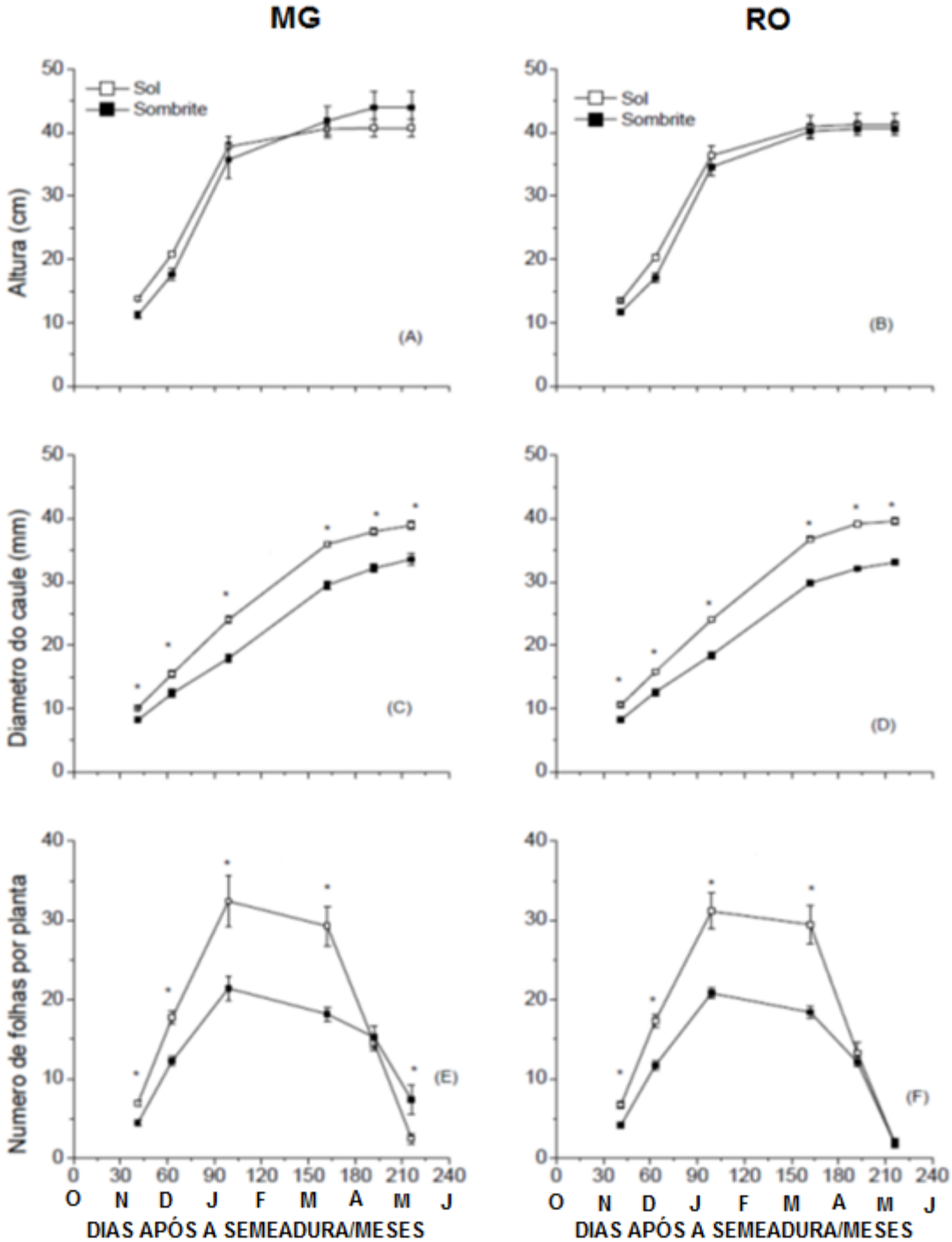

Figura 3. Altura, expressa em cm (A-B), diâmetro do caule, expresso em mm (C-D) e número de folhas por planta (E-D) de plantas de *J. curcas* cultivadas sob pleno Sol (--□--) e Sombrite (--■--), originada dos acessos Minas Gerais (A,C e E) e Rondônia (B, D e F). * indica diferença estatística pelo Teste de Tukey a $p < 0,05$ entre os diferentes regimes de luminosidade, para cada data de coleta, dentro de cada acesso. Barra indica erro padrão da média.

Quanto ao diâmetro do caule das plantas, observou-se diferença entre os tratamentos de luminosidade durante todo o experimento, sendo que as plantas do tratamento pleno sol mostraram-se mais expeças (Figura 3 C e D), independente da origem das sementes. Isso significa que houve maior acúmulo de biomassa nas plantas deste tratamento, em função da maior incidência de luz. Esse acúmulo de biomassa caulinar é esperado em plantas adaptadas ao sol supridas de água e nutrientes quando exposta a altas incidências luminosas (AGUIAR et al., 2005).

Para todos os tratamento observou-se um padrão no número de folha típico de plantas caducifólias, ou seja, maior numero de folhas nos períodos de maior temperatura e insolação, que neste experimento foram entre 120 e 150 DAS, e a seguir queda das folhas até a completa ausência das mesmas (Figura 3E e F). Esta queda ocorreu no período de redução de temperaturas e radiação solar (Figura 2). Pode ser observado que as plantas mantidas em pleno sol apresentaram, praticamente durante todo o experimento, um número maior de folhas, atingido quase 1,5 vezes o número de folhas nas plantas sombreadas entre 90 e 120 DAS (Figura 3 E e F).

Quando uma planta encontra condições ideais para o crescimento vegetativo, ela investe no acúmulo de biomassa e na diferenciação dos órgãos fotossintetizantes, garantindo um balanço energético positivo nas próximas fases de desenvolvimento (FARIA GAIVA e PEREIRA, 2002). Em função disso, as plantas em maior incidência luminosa tendem a ter maior diâmetro de caule e número de folhas (NEVES, 2001; CAMPOS e UCHIDA, 2002; GAMAGE, ASHTON e SINGHAKUMARA, 2003; DOUSSEAU, 2007), tais observação corroboram o presente trabalho.

As folhas são os principais órgãos fotossintetizantes, denominadas fonte a partir do seu primeiro terço de expansão total. É também o órgão que possui uma maior plasticidade frente às flutuações ambientais (HUANG et al., 2011)pois, além de sofrer influencia direta da radiação solar, ventos, e temperatura, sofre influência indireta em função de estresses hídrico, iônico e nutricional percebidos pela raiz (WALTER, SILK e SCHURR, 2009).

3.4. Índice clorofila

O índice de clorofila, embora tenha se mostrado mais elevado no tratamento sol na maior parte do experimento, apresentou comportamento inverso ao número de folhas, reduzindo-se até as plantas atingirem o numero máximo de folhas e elevando-se concomitantemente com a abscisão foliar (figura 4).
A intrinsecidade do numero de folhas e o índice de clorofila se torna mais evidente aos 130 quando estas variáveis invertem-se entre os tratamentos no acesso MG (Figuras 3E e 4A).

A remobilização de substancias entre órgãos vegetais a muito tem sido explicada como uma forma de equilibrar as atividades metabólicas neste organismo. A ação de enzimas é muito importante nestes processos catabólicos, pois, viabiliza a reutilização das substancias desdobradas na biossíntese de outros compostos (GOSSAUER e ENGEL , 1996).

Os cloroplastos, organelas onde se localizam as clorofilas, detêm cerca de 70% das proteínas contidas nas folhas (LIM, KIM e NAM, 2007) desta forma, a redução no índice de clorofila concomitante com incremento no numero de folias pode estar associado a remobilização de compostos necessários a biossíntese de clorofila distribuída entre as folhas, aumentando a capacidade interceptação de luz numero total de planta.

Esse trabalho demonstra a capacidade da espécie em ajustar seu aparelho fotossintético à arquitetura tangenciada às flutuações ambientais em função do grau de luminosidade.

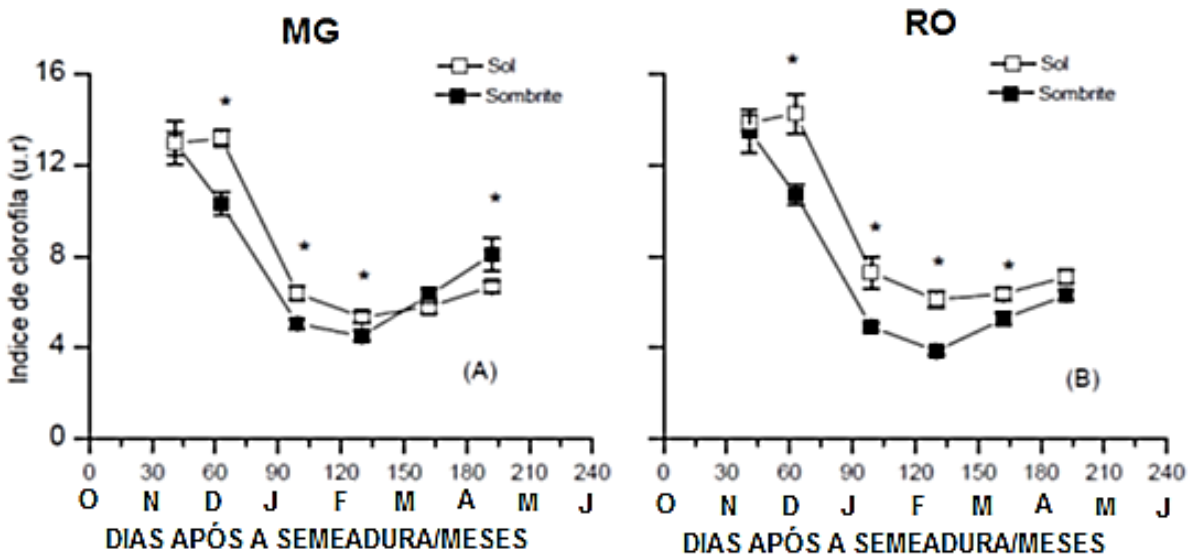

Figura 4. Índice de clorofila, expresso em unidade relativa, de folhas de plantas de *J. curcas* cultivadas sob pleno Sol (--□--) e Sombrite (--■--), originada dos acessos Minas Gerais (A) e Rondônia (B). * indica diferença estatística pelo Teste de Tukey a $p < 0,05$ entre os diferentes regimes de luminosidade, para cada data de coleta, dentro de cada acesso. Barra indica erro padrão da média. n=15.

3.5. Cinética de emissão da fluorescência transiente (OJIP) e Teste JIP

Todas as curvas de cinética de emissão de fluorescência da clorofila apresentaram comportamento típico OJIP, sugerindo que as folhas estavam sob condições fotossintetizantes (YUSUF et al., 2010). Através do Teste JIP, a sequência do fluxo energético através do FS II é determinado por meio dos sinais de fluorescência calculados a partir da Teoria dos Fluxos de Energia em Biomembranas (STRASSER, 1981). A análise de fluorescência transiente é baseada no estado redox de Q_A, aceptor primário de elétrons do FS II (STRASSER; SRIVASTAVA e TSIMILLI-MICHAEL, 2004), de forma que quando Q_A ligada ao centro de reação (RC) do FSII está reduzida (Q_A^-), RC está fechado e a fluorescência da clorofila é alta. Entretanto quando Q_A está no estado oxidado, RC está aberto é a fluorescência é extinta, definindo as duas intensidades limites: fluorescência máxima (F_M) e fluorescência inicial (F_0), respectivamente.

Dentre os parâmetros do Teste JIP inicialmente deve ser destacado os parâmetros que descrevem a atividade de transporte de elétrons que são transferidos de Q_A^- para a cadeia de transporte de elétrons. A área total complementar acima de OJIP entre os tempos zero até atingir a fluorescência

máxima (t_{F_M}) reflete o número de elétrons de Q_A^- que são transferidos para a cadeia de transporte de elétrons, contudo este parâmetro deve ser normalizado para a fluorescência máxima variável o que permite a comparação de diferentes amostras (STRASSER; SRIVASTAVA e TSIMILLI-MICHAEL, 2004).

O parâmetro S_m reflete os eventos de múltiplos giros de redução de Q_A. Por outro lado é possível normalizar a área complementar apenas entre na fase O-J, refletindo eventos de simples giros de redução de Q_A, definindo o parâmetro S_s. Outro parâmetro é o número de giros (N), que expressa quantas vezes Q_A foi reduzida entre os tempos 0 e t_{F_M} .

Na Figura 5 estão representadas as variáveis da atividade de oxidação e redução de Q_A (S_s, S_m, e N). Os parâmetros S_s e S_m apresentaram-se menores no tratamento sombrite sendo mais expressivo no acesso RO(Figura 5A-D). Observou-se uma queda destas variáveis aos 99 DAS, provavelmente em função da queda brusca de temperatura nos dias que antecederam esta determinação (Figura 2C e D). Inclusive a redução em S_s, S_m, foi mais acentuada no tratamento sombreado, onde as temperaturas eram inferiores. Diferentemente, o parâmetro N apresentou pequenas variações somente aos 41 e 192 DAS (Figura 5E e F).

A redução de temperatura pode reduzir a eficiência de carboxilação da enzima Rubisco, tendo como consequência menor regeneração de ribulose-1,5-bisfosfato o que poderia resultar num acúmulo de ATP e NADPH, influenciando o fluxo de elétrons o que pode causar uma regulação na cadeia de transporte de elétrons em nível de redução de Q_A (RIBEIRO et al., 2009).

Nas determinações posteriores, valores de S_m e N foram maiores, sendo máximo ao final do ciclo. Tais resultados demonstram, provavelmente, um ajuste na capacidade oxi-redutora dos centros de reação promovidos pela Q_A em função das variações ambientais (STIRBET e GOVINDJEE, 2011).

A absorção de luz por centro de reação (ABS/RC) do FSII é representado pelo estado de excitação de suas moléculas do complexo antena que canalizam a transferência de elétrons através de seus campos eletrônicos, por ressonância, até os centros de reação (P_{680}), onde essa energia, juntamente com os elétrons oriundos da hidrólise da água, são utilizados para reduzir a feoftina, iniciando a cadeia de oxirredução da fase fotoquímica da fotossíntese.

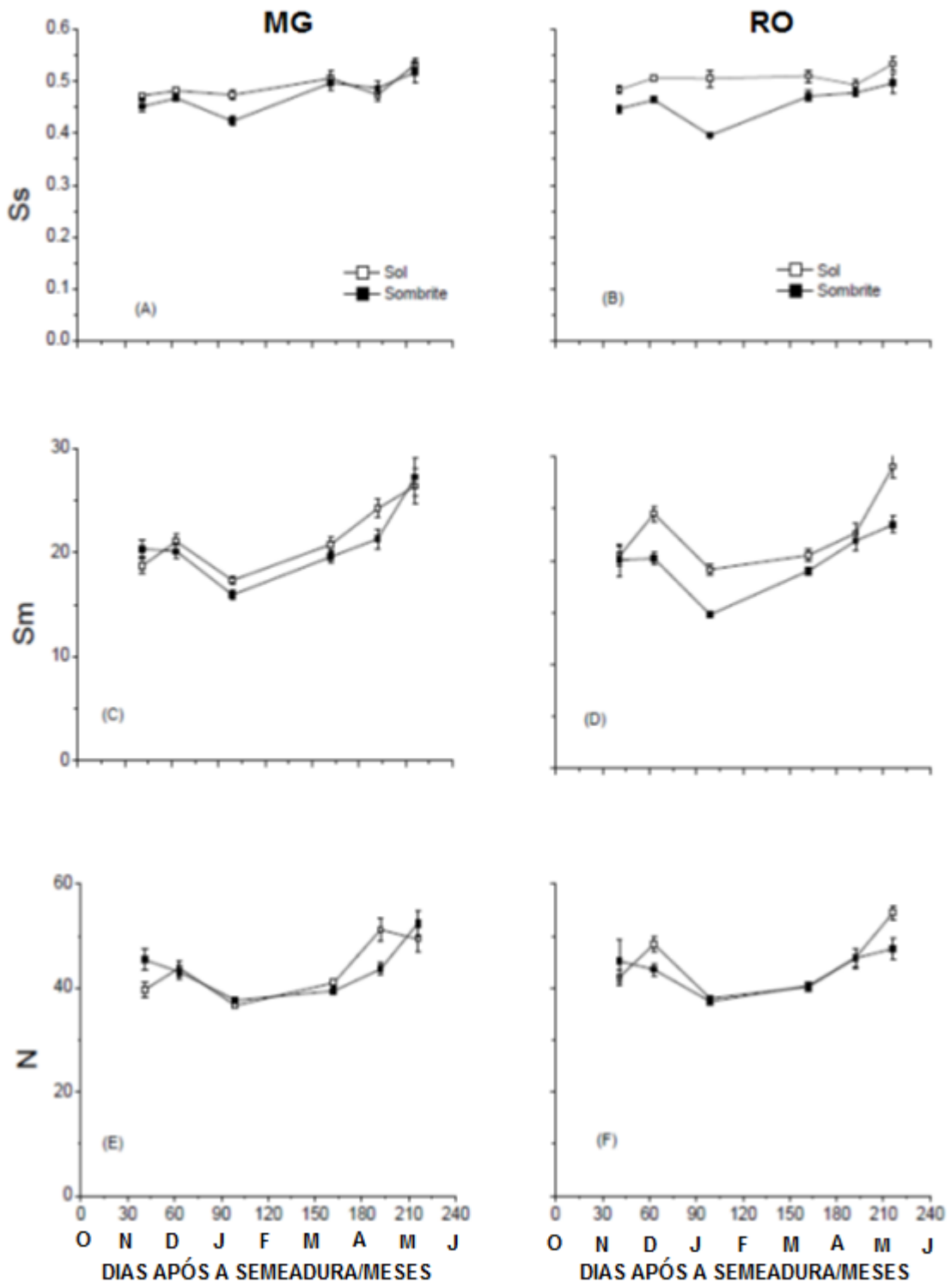

Figura 5. Área complementar total normalizada acima da curva transiente entre os passos O e J (S_s) (A-B), area complementar total normalizada acima da curva OJIP (S_m) (C-D) e número de giros de redução, oxidação e re-redução de Q_A no tempo entre a luz ser ligada até atingir F_M (N) (E-F) de plantas de *J. curcas* cultivadas sob pleno Sol (--□--) e Sombrite (--■--), originada dos acessos Minas Gerais (A,C e E) e Rondônia (B, D e F). Barra indica erro padrão da média. n=15.

Em geral, as plantas do tratamento sombrite obtiveram maiores valores de ABS/RC, principalmente as originada de sementes do acesso RO (Figura 6B). Ambos os acessos apresentaram um pico na razão ABS/RC aos 99 DAS, período que houve uma redução da insolação (Figura 2A). Plantas que se desenvolvem em ambientes sombreados, além de possuírem mais grana por cloroplastos, também apresentam maior quantidade de clorofila por centro de reação (FAHL et al., 1994), o que poderia ter influenciado nestes resultados. Após este período a relação ABS/RC tendeu a diminuir acompanhando a redução da radiação solar decorrente da sazonalidade climática.

Por outro lado, os menores valores de ABS/RC no tratamento pleno sol pode ter ocorrido em função do aumento na espessura da epiderme adaxial (Tabela 3), resposta comum em plantas expostas a ambientes ensolarados, funcionando como proteção aos tecidos fotossintéticos (LUCIA, DAY e VOGELMANN, 1992; RUHLAND e DAY,1996), devido provavelmente a menor intensidade de radiação luminosa que atinge os cloroplastos.

O fluxo de captura por centro de reação (TR/RC) (Figura 6C e D) apresentou o mesmo padrão da razão ABS/RC demonstrando similaridade entre a absorção da energia luminosa pelo sistema antena e a captura dos éxcitons pelos centros de reação do FSII, indicando nenhuma limitação neste fluxo energético. O fluxo de transporte de elétrons por centro de reação (ET/RC) (Figura 6E e F), mostrou-se ligeiramente mais elevado para as plantas sombreadas, principalmente para as originadas do acesso Rondônia. De forma geral o comportamento deste parâmetro acompanhou a ontogenia das plantas e a senescência foliar (Figura 3). O fluxo de redução dos aceptores finais de elétrons do FSI no por centro de reação (RE/RC) em t = 0 (Figura 6G e H) foi ligeiramente superior nas plantas cultivadas em pleno sol, e apresentou queda ao final do experimento, quando as plantas apresentavam redução do número de folhas. Contudo pode ser observado um acompanhamento dos valores de RE/RC em resposta as variações climáticas, principalmente da temperatura mínima.

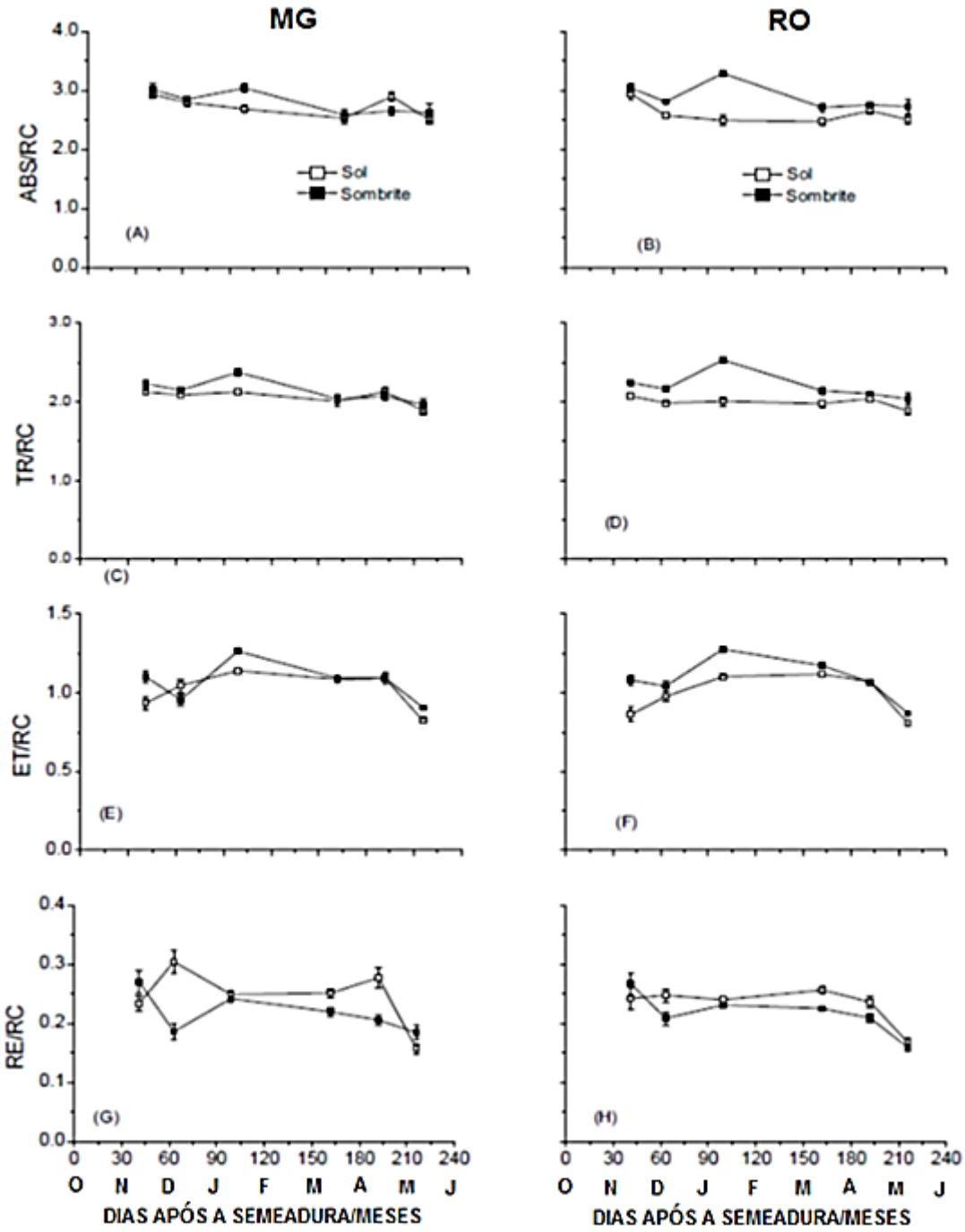

Figura 6: Fluxo específico de absorção por centro de reação (ABS/RC) (A e B), fluxo específico captura por centro de reação (TR/RC) (C e D), fluxo específico transporte de elétrons por centro de reação (ET/RC) (E e F) e fluxo específico redução do aceptor de elétrons do fotossistema I por centro de reação (RE/RC) (G e H) de plantas de *J. curcas* cultivadas sob pleno sol (--□--) e sombrite (--■--), originada dos acessos Minas Gerais (A,C, E e G) e Rondônia (B, D, F e H). Barra indica erro padrão da média. n =15.

O rendimento quântico fotoquímico primário máximo (TR/ABS = φ_{P0}) não apresentou diferenças entre os tratamentos (Figura 7 A e B). Porém, o rendimento quântico de transporte de elétrons em t = 0 (ET/ABS = φ_{Eo}) (Figura 7 C e D) reduziu-se pronunciadamente no final do experimento, período correspondente com o decréscimo da radiação solar e nas temperaturas (Figura 2). O rendimento quântico de redução dos aceptores finais de elétrons do FSI por fóton absorvido(φ_{Ro}) foi, a exceção do início (41 DAS) e final do experimento (216 DAS), maior nas plantas cultivadas em pleno sol independente da origem das mesmas, indicando uma maior redução dos aceptores finais do FSI. Os resultados para os rendimentos quânticos (Figura 7) em especial φ_{Eo} e φ_{Ro} refletem o comportamento das probabilidade com que um éxciton capturado no centro de reação pode mover um elétron de Q_A - para o intersistema de aceptores de elétrons (Ψ_{Eo}) e a eficiência com que um elétron pode se mover do intersistema de aceptores de elétrons reduzidos para o aceptor final de elétrons do FSI (δ_{Ro}) (Figura 8). Demonstrando que as plantas cultivadas em maior densidade de fluxo de fótons podem desenvolver mecanismos para aproveitamento mais eficiente da radiação ou mesmo eliminar a possibilidade de foto-oxidação pela elevação da atividade do FSI em direcionar os elétrons para a reação de Melher evitando a formação de espécies reativas de oxigênio (NISHIYAMA et al., 2011).

Os índices de performance, PI_{abs} e PI_{total}, por serem parâmetros que incorporam vários indicadores da fluorescência da clorofila, são os mais representativos do comportamento do fluxo energético na cadeia de transporte de elétrons da fotossíntese (TSIMILLI-MICHAEL e STRASSER, 2008; YUSUF et al., 2010). Assim alterações nestes parâmetros são excelentes indicadores da atividade fotossintética ou mesmo de estresse que as plantas podem estar sofrendo e que danifique direta ou indiretamente o aparato fotossintético.

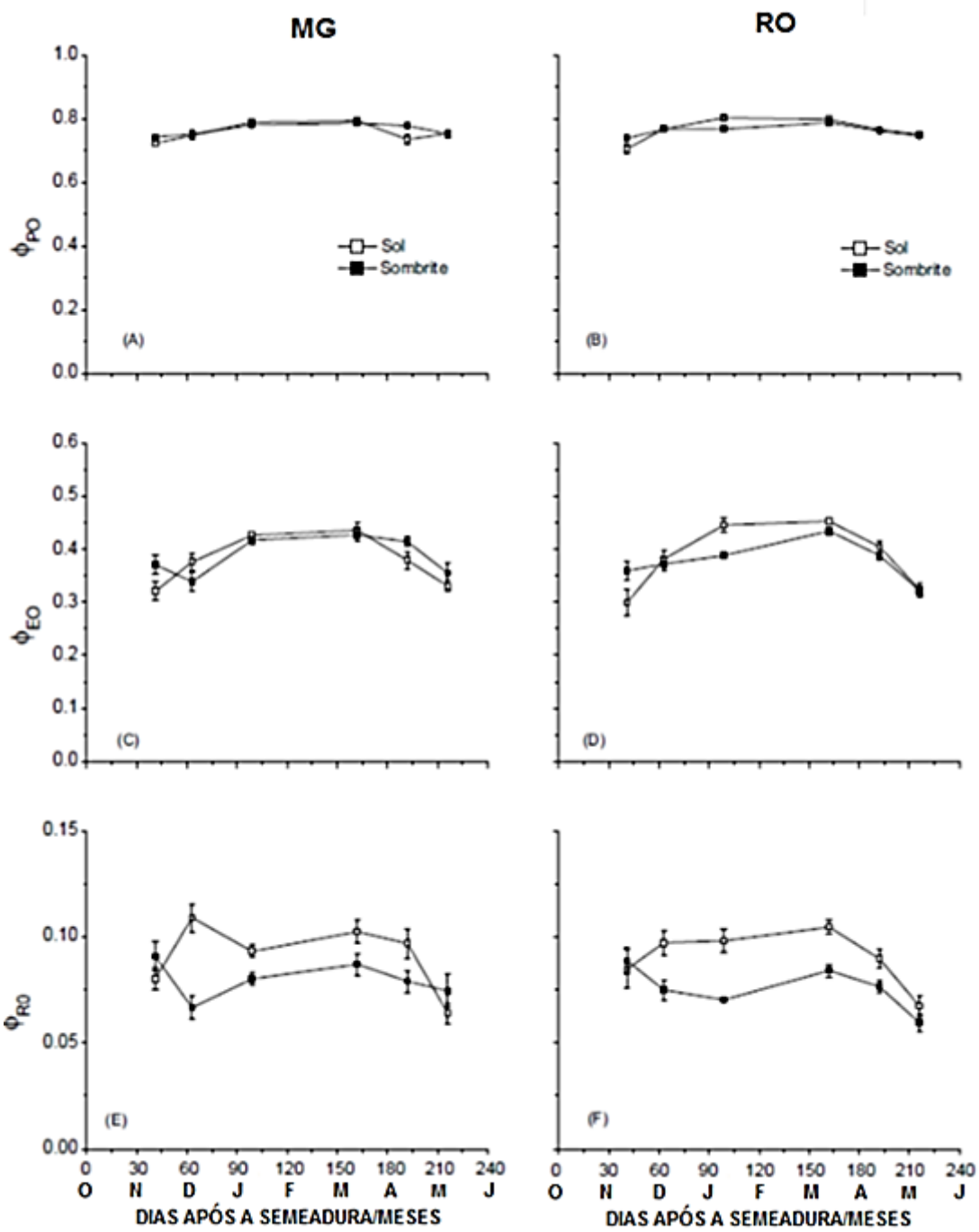

Figura 7: Rendimento quântico fotoquímico máximo (φ_{Po}) (A e B), rendimento quântico de transporte de elétrons (φ_{Eo}) (C e D). O rendimento quântico de redução dos aceptores finais de elétrons do FSI por fóton absorvido (φ_{Ro}) (E e F) (φ_{Ro}), de plantas de *J. curcas* cultivadas sob pleno sol (--□--) e sombrite (--■--), originada dos acessos Minas Gerais (A,C e E) e Rondônia (B, D e F). Barra indica erro padrão da média. n=15.

No presente experimento observa-se que PI_{ABS} e PI_{total} apresentaram valores crescentes até atingir um máximo entre 99 e 162 DAS com posterior queda. Tal comportamento indica que inicialmente as plantas apresentavam atividade fotossintética menor e, com o desenvolvimento das folhas, esta aumentou seguindo de uma queda quando as folhas encontravam-se em processo de senescência. Este comportamento acompanhou o observado para o número de folhas e a queda final pode ser atribuída também à redução na temperatura.

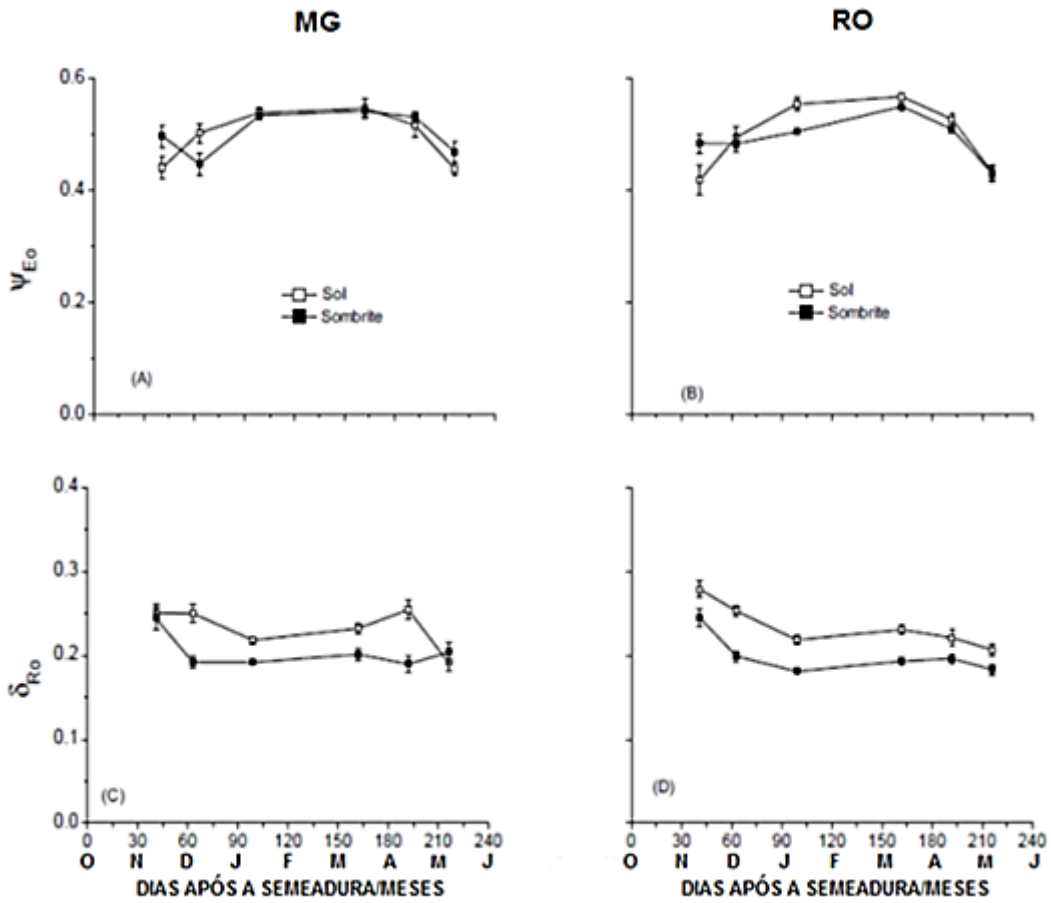

Figura 8: Eficiências/probabilidade que o éxciton capturado mova elétrons para a cadeia de transporte de elétrons além de Q_A (A e B) (Ψ_{Eo}), eficiência que o elétrons pode mover-se até os aceptores finais do FSI (C e D) (δ_{Ro}) de plantas de *J. curcas* cultivadas sob pleno sol (--□--) e sombrite (--■--), originada dos acessos Minas Gerais (A e C) e Rondônia (B e D). Barra indica erro padrão da média. n=15.

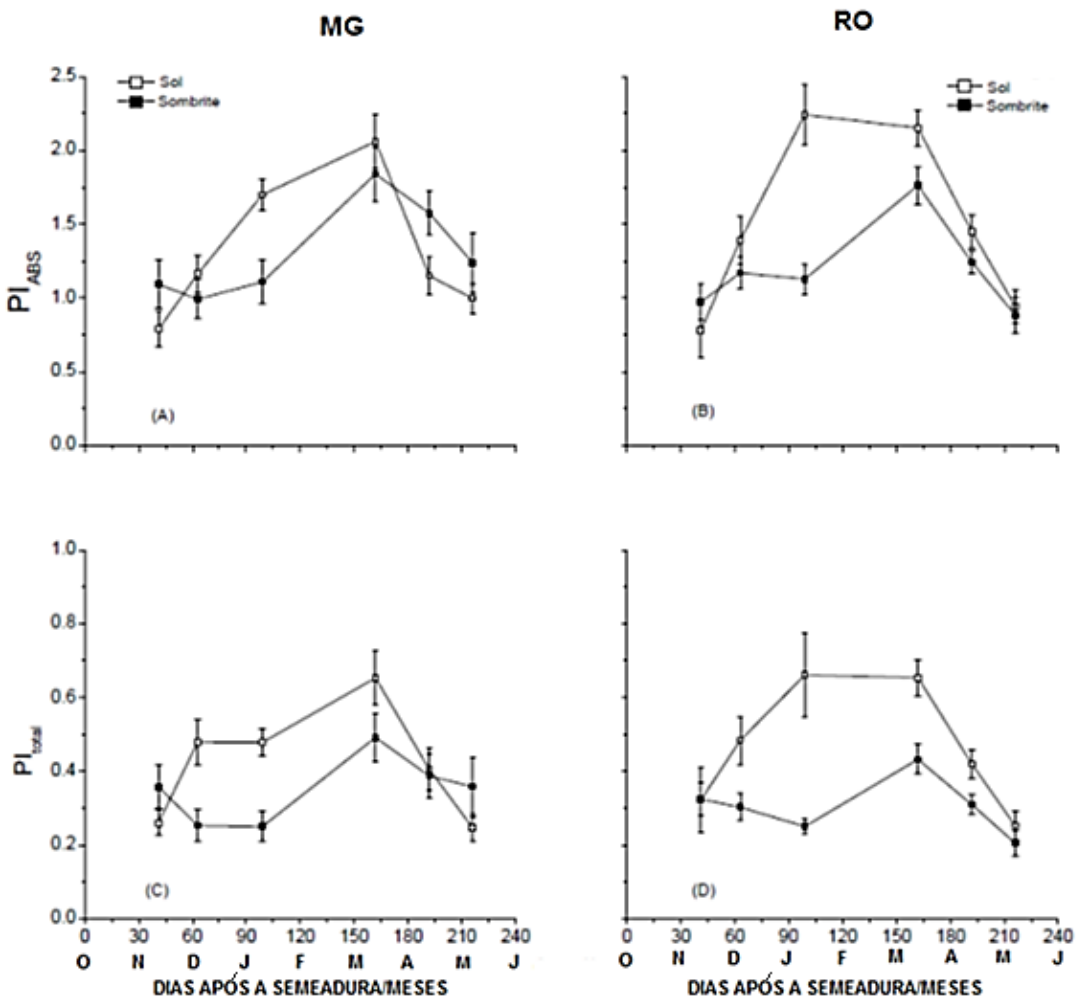

Figura 9: Índice de performance fotossintético (A e C) (PI_{ABS}) e índice de performance fotossintético total (B e D) (PI_{total}) de plantas de *J. curcas* cultivadas sob pleno sol (--□--) e sombrite (--■--), originada dos acessos Minas Gerais (A e C) e Rondônia (B e D). Barra indica erro padrão da média

Deve ser destacado que as plantas cultivadas em pleno sol apresentaram, em média valores dos índices de performance superiores aos da plantas cultivadas em menor densidade de fluxo de fótons. Da mesma forma as plantas mantidas sob sombrite apresentaram um atraso para atingir os máximos valores de PI_{ABS} e PI_{total} (Figura 9), indicando assim possível processo de adaptação às condições de luminosidade, conforme demonstrado por Huang et al. (2011) para *Athyrium pachyphlebium*.

3.6. Trocas gasosas

Os valores da taxa assimilatória líquida (Figura 10A e B), condutância estomática (Figura 10C e D) e eficiência de carboxilação (Figura 10G e H) reduziram ao longo do experimento conforme a insolação e a radiação solar (Figura 2), fato explicado devido à baixa disponibilidade de irradiância que reduz as taxas fotossintéticas reduzindo consequentemente o ganho de carbono (VALLADARES e PEARCY, 1998), o que justifica também o fato destes parâmetros serem mais elevados no tratamento sol.

A condutância estomática é controlada pela turgidez das células-guarda, que regulam a abertura ou fechamento dos estômatos. (RODRIGUES et al., 2011), sendo a intensidade luminosa um dos principais fatores responsáveis por este processo (COSTA e MARENCO, 2007). Segundo Berry e Björkman (1980) a condutância estomática é diretamente proporcional a variação de temperatura, assim como maiores valores de condutância estomática ocorrem quando a radiação solar é máxima, até que o potencial hídrico da folha se reduza induzindo o fechamento dos estômatos (FERREIRA et al.,1999).

A taxa transpiratória (Figura E e F) acompanhou a curva de temperatura e luminosidade inferida pela sazonalidade atingindo os valores mais elevados entre 90 e 150 DAS corroborando que maiores radiações elevam a temperatura das folhas aumentando a diferença de pressão de vapor entre o ar e a folha, elevando a taxa transpiratória (HOPKINS, 1995; LUTTGE, 1997). A partir desta fase ambos os tratamentos tiveram redução na taxa transpiratória, que foi acentuada com a senescência foliar.

Durante o experimento, o tratamento sombrite apresentou valores transpiratórios geralmente mais elevados que nas plantas de pleno sol, possivelmente porque o tratamento sombrite apresentava menor variação na umidade relativa do ar, fato comum a ambientes sombreados, o que poderia ter mantido a taxa transpiratória superior (SOUZA, et al., 2011), pois a umidade mais elevada permite que os estômatos permaneçam abertos por mais tempo (DICKISON, 2000). A taxa transpiratória mais elevada no tratamento sombrite pode também ter influenciado na relação entre taxa assimilatória líquida e eficiência de carboxilação (Figura10) aumentando a resistência a entrada de CO_2 pelos estômatos.

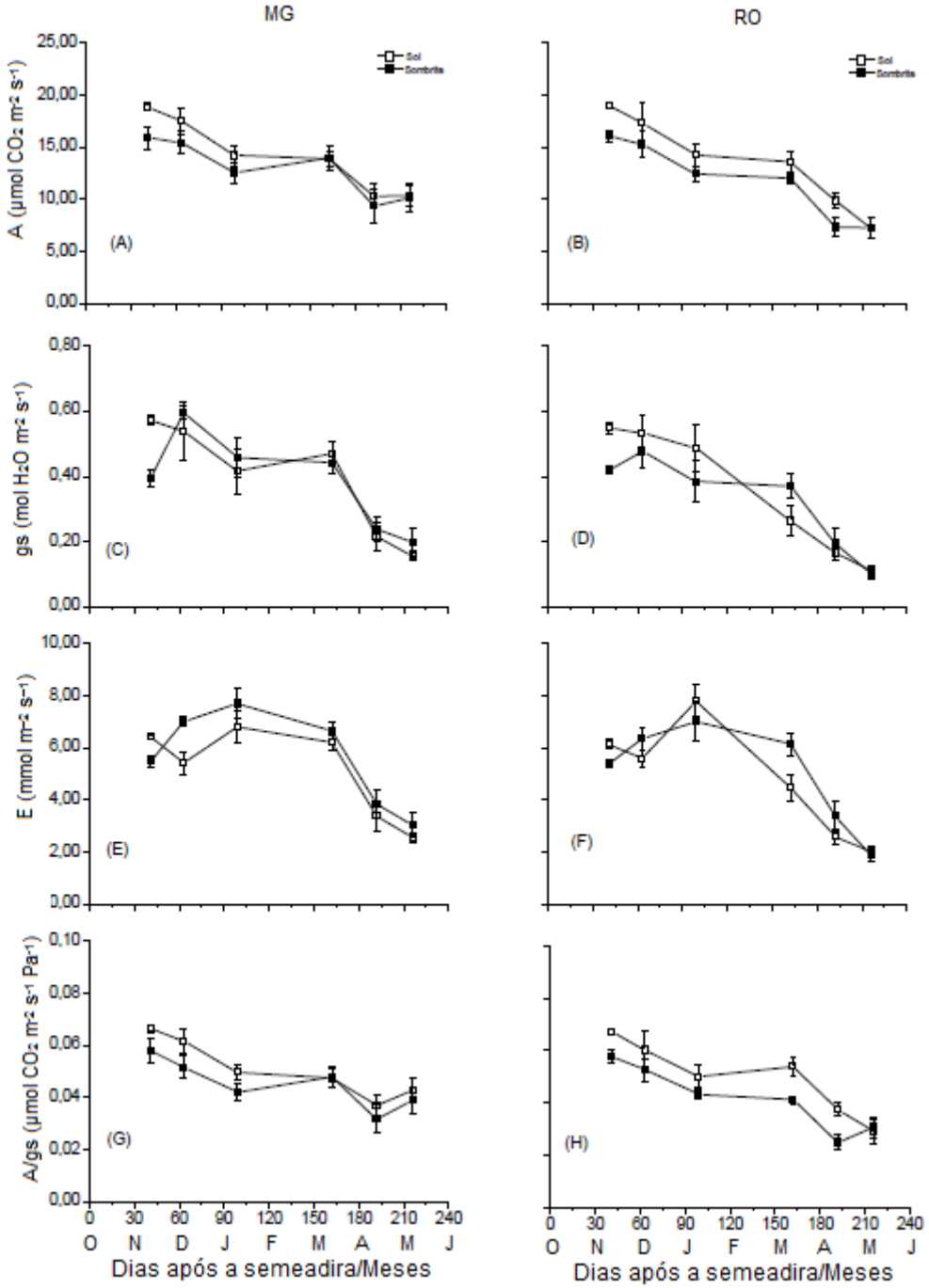

Figura 10: Taxa assimilatória líquida (A e B), condutância estomática (C e D), Taxa de transpiração (E e F) e eficiência de carboxilação (G e H) de plantas de *J. curcas* cultivadas sob pleno sol (--□--) e sombrite (--■--), originada dos acessos Minas Gerais (A, C, E e G) e Rondônia (B, D, F e G). Barra indica erro padrão da média. n=15.

3.7. Anatomia foliar

As folhas de *J. curcas* são anfiestomáticas, com ambas as epidermes unisseriada, estômatos paracíticos, em mesmo nível das demais células epidérmicas e presença de parênquima clorofiliano diferenciado em paliçádico e esponjoso, ou seja, mesofilo heterogêneo dorsiventral, característica esta atribuída às plantas mesófitas.

As folhas das plantas mantidas sob sombreamento de ambos os acessos (MG e RO), aos 132 e 218 DAS, apresentaram menor espessura da epiderme superior e do parênquima paliçádico (Tabela 3), corroborando com outros trabalhos (ESPINDOLA JUNIOR et al., 2009; BOEGER et al., 2009; KIM et al., 2011). Essas características podem ser observadas em folhas de uma mesma planta dependendo de sua posição na copa, sendo que as folhas mais internas recebem somente luz difusa, ou seja, comprimentos de ondas mais longos (NIINEMETS, 2010; CASAS et al., 2011).

O espessamento da epiderme superior pode reduzir os danos causados pela alta radiação, pois este tecido, além de dificultar a desidratação do mesofilo, protege os tecidos fotossintéticos da alta incidência luminosa funcionado como um filtro à radiação solar (LUCIA, DAY e VOGELMANN, 1992; RUHLAND e DAY,1996). Por outro lado, uma epiderme delgada diminui consideravelmente a resistência ao fluxo de ondas eletromagnéticas até os tecidos fotossintetizantes (MEYER et al., 2009), explicando porque as plantas que se desenvolvem em ambientes sombreados possuem epiderme adaxial menos espessa. Segundo Morais (2004), em folhas de sombra as auxinas, responsáveis pelo alongamento celular, deslocam-se horizontalmente ao longo das células epidérmicas, ao passo que nas folhas sob luz direta as auxinas deslocam-se para o interior do mesofilo, contribuindo com o alongamento do tecido paliçádico, como observado no presente trabalho.

.

Tabela 3. Espessura (µm) da epiderme superior, epiderme inferior, parênquima paliçádico, parênquima lacunoso de folhas de plantas de *J. curcas* cultivadas sob dois regimes de luminosidade, coletadas em três épocas durante o crescimento das plantas.

		Espessura epiderme (µm)				Espessura parênquima (µm)			
		Superior		Inferior		Paliçádico		Lacunoso	
Acesso	DAS	Pleno sol	Sombrite	Pleno sol	Sombrite	Pleno sol	Sombrite	Pleno sol	Sombrite
Minas Gerais	43	20,41a*	22,84a	12,49a	14,47 a	47,09a	40,75a	75,14a	68,05a
Rondônia		20,30a	22.02a	13,91a	13,37 a	44,14a	43,73a	69,44a	67,96a
Minas Gerais	132	22,49a	18,75b	13,18a	13,98 a	43,31a	34,04b	70,68a	62,77a
Rondônia		22,40a	17,67b	11.81a	11,91 a	48,89a	38,86b	64,87a	61,85a
Minas Gerais	218	20,10a	18,21b	12.39a	11,51 a	51,14a	46,73b	74,32a	77,32a
Rondônia		21,32a	19,09b	11,07a	12,01 a	44,11a	39,19b	68,71a	64,37a

* letras diferentes na mesma coluna diferiram estatisticamente pelo Teste de Tukey a $p < 0,05$, dentro de cada luminosidade e coleta. DAS = dias após a semeadura.

O tratamento sombrite apresentou redução na espessura da epiderme adaxial e parênquima paliçádico com células menos alongadas (ventridorsalmente), independente do acesso (Figura 11A). Plantas que se desenvolvem neste tipo de ambiente apresentam, em geral, o parênquima paliçádico menos espesso em decorrência do aumento da área foliar, fato que otimiza a captura de luz difusa (VOGELMANN & MARTIN, 1993), comum a ambientes sombreados. Em ambientes com luz difusa geralmente a luz vermelha é mais abundante que a azul (TAIZ e ZEIGER, 2010), o que teria inferido na menor espessura da epiderme adaxial no tratamento sombrite (MACEDO et al, 2011) .

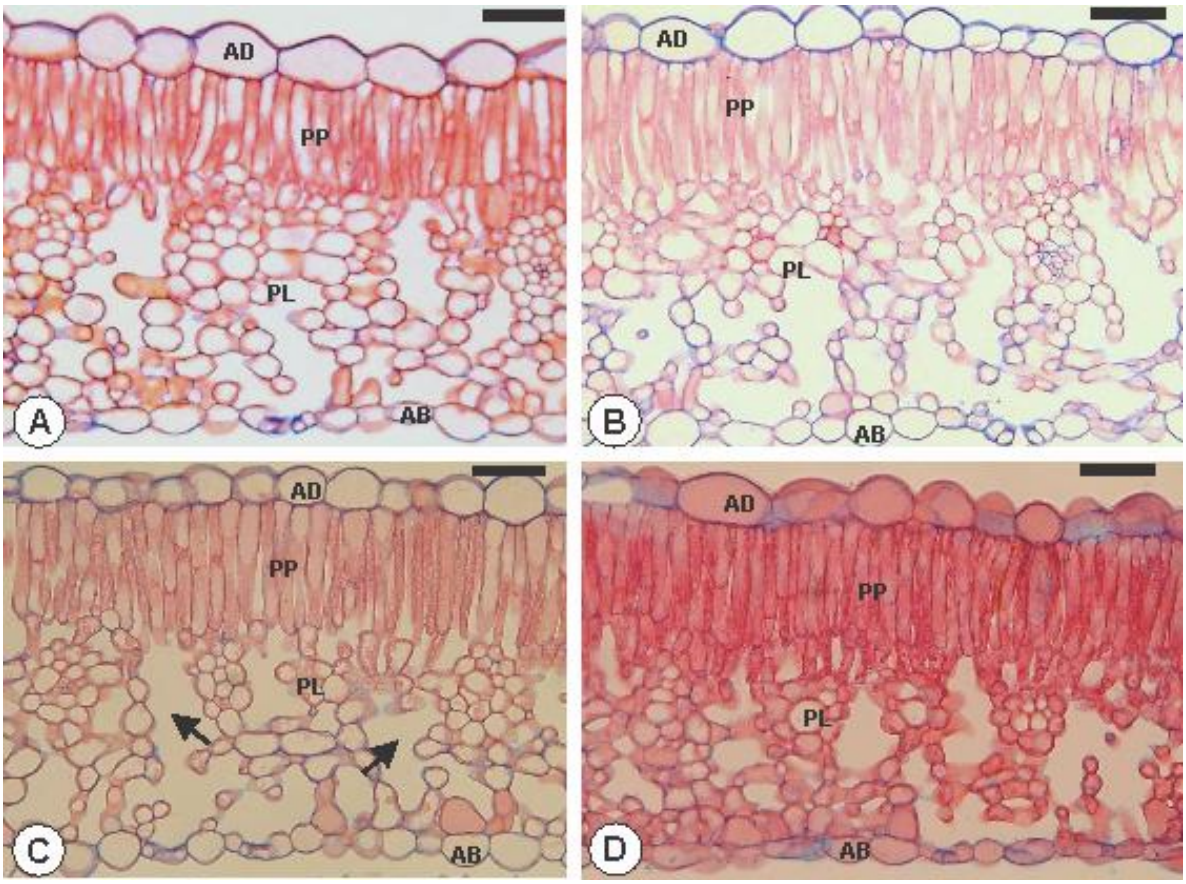

Figura 11: Cortes transversais do limbo de *Jatropha curcas.* (A e C) Tratamento sombrite; B e D) Tratamento sol. AD= epiderme adaxial; AB=epiderme abaxial; PP=parênquima paliçádico; PL=parênquima lacunoso; seta indica espaços intercelulares; Barra= 50µm.

As plantas sombreadas também apresentaram maiores espaços entre as células do parênquima paliçádico (Figura 11 C). Isso pode representar maior aproveitamento dos fluxos de energia incidente e facilitar o acesso de CO_2 às células fotossinteticamente ativas e, consequentemente, aos sítios de carboxilação nestes tecidos, ocasionando aumento das taxas fotossintéticas. (CHARTZOULAKIS, PATAKAS, BOSABALIDIS, 1999; LIMA JR et al., 2006; GREGORIOU, PONTIKIS, VEMMOS, 2007).

Cabe ressaltar que o parênquima paliçádico é o principal tecido clorofilado responsável pela captação de energia nas plantas. O aumento no volume dos tecidos fotossintéticos possibilita elevada taxa fotossintética. Além disso, o alongamento destas células pode influenciar na ciclose dos cloroplastos, que podem se posicionar na célula segundo o ângulo de incidência de luminosa, regulados principalmente pelas fototropinas (STRASSER et al., 2010; MACEDO et al., 2011),.

A Tabela 4 apresenta os valores do índice estomático estimado aos 132 DAS, na qual se observa a predominância de estômatos na face abaxial, sem diferença entre os tratamentos (acesso e nível de luz). Contudo, na epiderme adaxial verificou-se maior índice estomático nas plantas cultivadas a pleno sol em ambos os acessos (Figura 12 D e E). Embora a variabilidade estomática esteja diretamente relacionada à espécie e seja determinada durante a ontogênese, sabe-se que o índice estomático pode ser influenciado por fatores ambientais como a intensidade luminosa. (MIYAZAWA et al., 2006; ZHAO et al., 2006), como demonstrado no presente trabalho. De acordo com POMPELLI (2010), o sombreamento diminuiu o índice estomático, fato atribuído à plasticidade das células epidérmicas.

Tabela 4: Índice estomático (IE) nas epidermes adaxial e abaxial das folhas de plantas *J. curcas* cultivados sob dois regimes de luminosidade, medidos aos 218 DAS.

Acesso	Condição de Luz	IE Adaxial	IE Abaxial
Minas Gerais	Sol	2,17 a	12,05 a
	Sombrite	1,25 b	13,05 a
Rondônia	Sol	3,14 a	13,21 a
	Sombrite	1,70 b	13,52 a

As letras diferentes na mesma coluna diferiram estatisticamente pelo Teste de Tukey a $p < 0,05$, dentro de cada luminosidade e coleta. DAS = dias após a semeadura. n=15

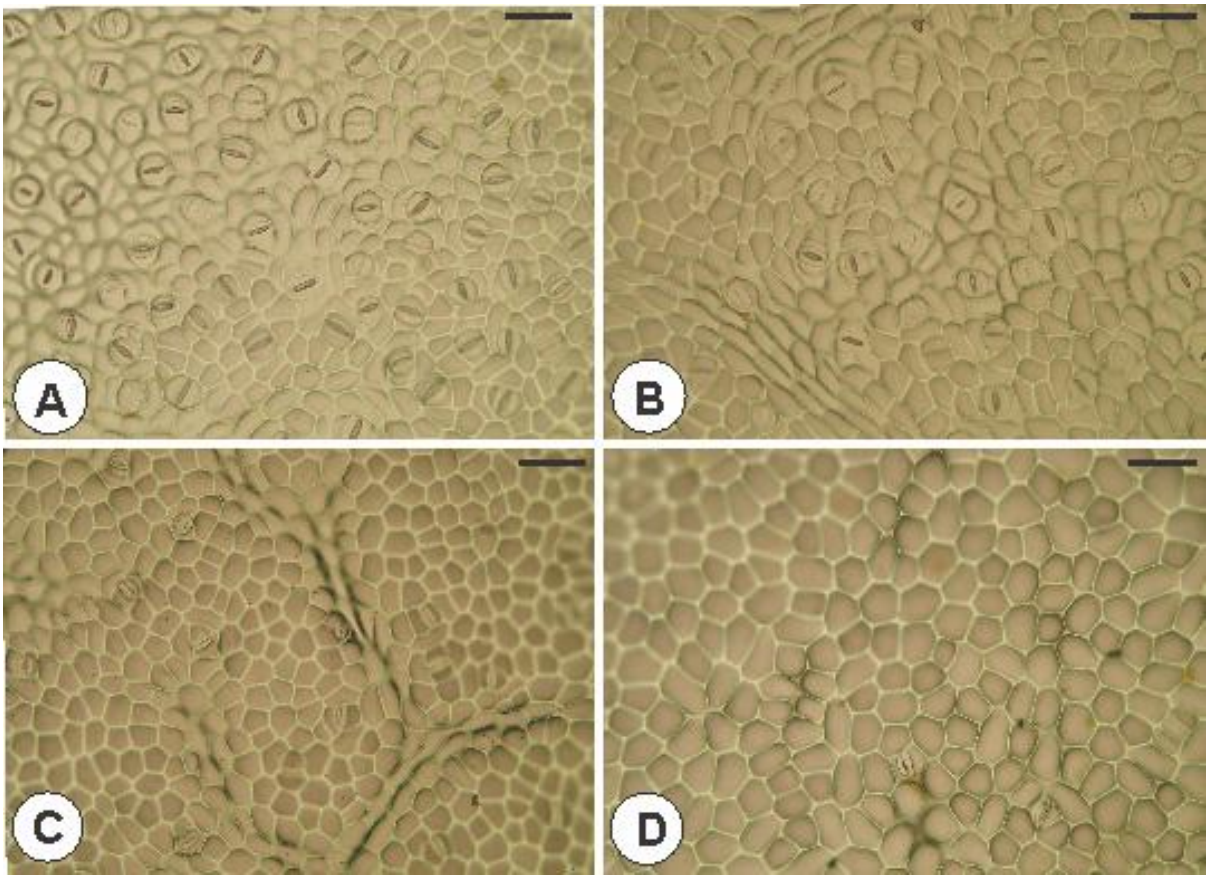

Figura12: Vista frontal da epiderme abaxial (A-C) e da epiderme adaxial (D-E) de *Jatropha curcas* sob condições de pleno sol (A, C) e sombreamento (B e D). Barras: 50µm.

O maior índice estomático nas folhas do tratamento pleno sol está relacionado à maior captação e condutância de CO_2, sendo que há correlações positivas entre número de estômatos e taxa fotossintética (CASTRO, 2002; LIMA Jr, 2006). Além disso, o elevado índice estomático pode atuar no controle da perda de água para o ambiente, reduzindo o espaço entre os estômatos e aumentando a eficiência no controle osmótico do tecido.

Neste experimento o índice estomático diferiu estatisticamente apenas na epiderme superior. Essa característica também é evidenciada pela diferenciação entre os diâmetros dos estômatos, especialmente naqueles encontrados na epiderme adaxial, onde as células-guarda tiveram um considerável alongamento (Tabela 5), confirmando a teoria de que ambientes com baixa irradiação as células guarda expandem-se longitudinalmente (VOLTOLINI e SANTOS, 2011).

Tabela 5: Diâmetro polar (DP) e diâmetro equatorial (DE) dos estômatos em ambas as epidermes das folhas de plantas de *J. curcas* cultivados sob dois regimes de luminosidade, medidos aos 218 DAS.

Acesso	Condição de Luz	Diâmetro dos estômatos (µm)			
		Adaxiais		Abaxiais	
		DP	DE	DP	DE
Minas Gerais	Sol	13,20 b	10,03 a	21,50 a	18,93 a
	Sombrite	20,90 a	7,36 b	22,20 a	14,30 b
Rondônia	Sol	13,73 b	10,96 a	21,96 a	18,10 a
	Sombrite	22,83 a	8,36 a	22,10 a	15,10 b

As letras diferentes na mesma coluna diferiram estatisticamente pelo Teste de Tukey a $p < 0,05$.

O alongamento longitudinal das células-guarda, ou seja, aumento do diâmetro polar confere ao estômato a possibilidade de uma maior abertura do poro (ARIOLI, VOLTOLINI e SANTOS, 2008) facilitando assim a evapotranspiração (ABRANS, KLOEPPEL e KUBISKE, 1992). Sendo que o oposto também ocorre, ou seja, quando há um aumento da irradiação, a perda de água pode ser diminuída com a redução no tamanho das células-guarda (Duz *et al.* 2004). Segundo Larcher (2000), o grau de abertura estomática altera-se durante a ontogênese, ajustando-se continuamente às oscilações dos fatores ambientais.

Contudo, convém salientar que as plantas de *J. curcas* apresentaram grande quantidade de cristais de oxalato de cálcio em idioblastos, tanto no parênquima paliçádico quanto no lacunoso, independente da origem da semente (Figura 13C). Embora não fora usada técnica apropriada para quantificação dos cristais, observou-se que eram mais frequentes nas folhas do tratamento sombreado (Figura 13B e C). Essa característica pode ser considerada adaptativa ao ambiente com baixa intensidade luminosa, pois estes cristais implicam na dispersão de luz para os cloroplastos (KUO-HUANG, KU e FRANCESCHI 2007; MERIC, 2009) otimizando a captação de energia.

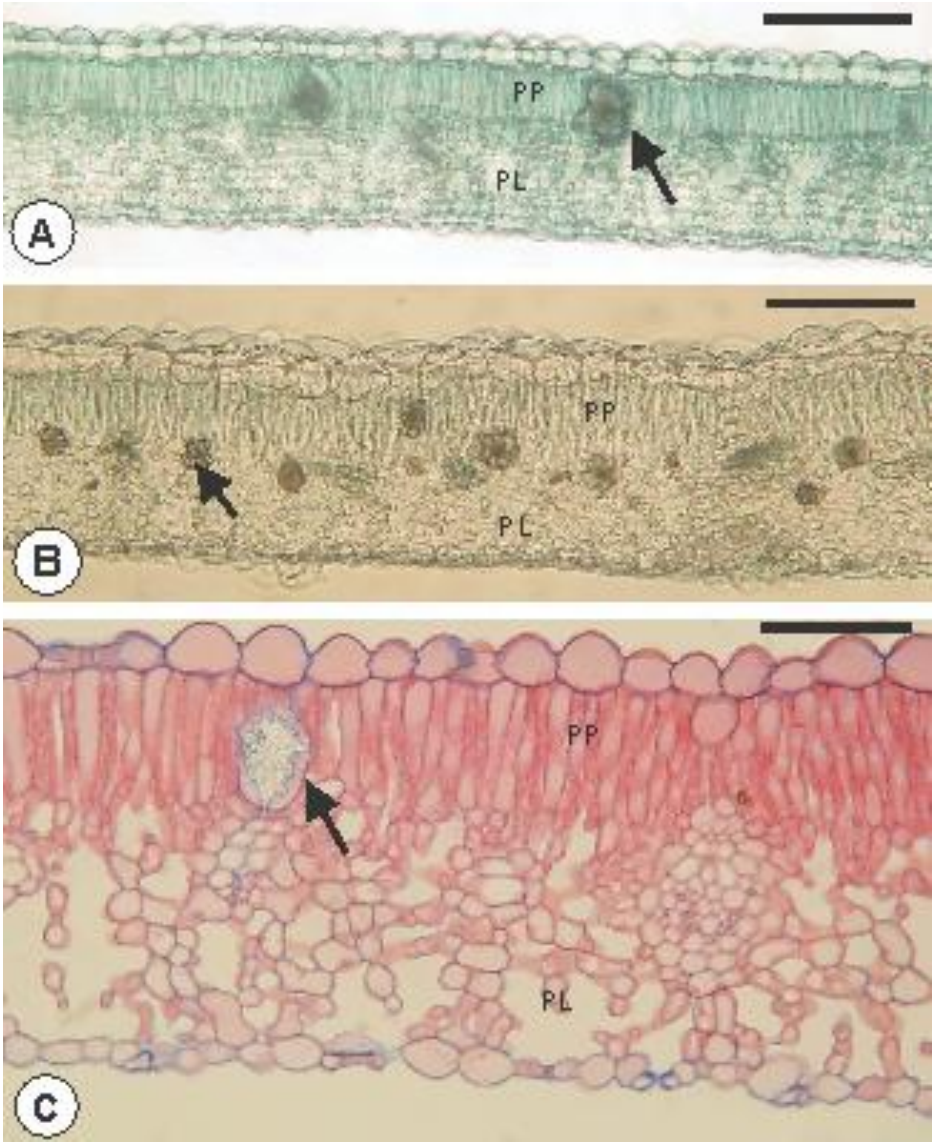

Figura 13. Cortes transversais do limbo de *Jatropha curcas* sob condição de pleno sol (A) e sob sombreamento (B e C) evidenciando a presença de cristais (setas). PP=parênquima paliçádico; PL=parênquima lacunoso. Barras: 50µm.

Os processos evolutivos tem mantido as diferentes espécies de plantas em seus ecossistemas em função das caracteristicas anatômicas, morfológicas e fisiológicas. A incapacidade destes organismos em manter sua simetria estrutural em diferentes ambientes para minimizar as perturbações aleatórias refere-se ao seu grau de adaptabilidade, sendo que esta instabilidade simétrica constitui uma importante ferramenta para avaliar os efeitos das diferentes condições ambientais sobre as plantas (SOUSA et al, 2009).

As plantas de pinhão manso apresentaram comportamento distindo em muitos dos parâmetros avaliados, mostrando que esta epécie tem sua fenologia influenciada pela luminosidade e pelas demais variáveis ambientais.

Ocorreram respostas típicas de plantas caducifólias acompanhando a sazonalidade climática regional sendo que a senescência foliar foi tangenciada pela redução da temperatura e fotoperioidismo culminado na dormência da planta no periodo de menor temperatura e insolação. A redução na taxa de radiação solar embora tenha ocasionado uma regulação fisológica e adequações morfoanatomicas nas plantas do regime sombreado, não foram suficientes para elevar a fotossintese líquida apresentando uma redução na eficiência do uso da água, o que poderia se refletir na produtividade da cultura.

4. CONCLUSÕES:

- As plantas originadas de dois locais distintos comportam-se de forma similar quanto às caracteristicas de crescimento, fotossintéticas e anatômicas.
- A condição de sombreamento diminuiu a percentagem e velocidade de emergência das plântulas.
- As plantas cultivadas sob sombrite apresentaram caules menos espessos e menor número de folhas.
- A redução da luminosidade em 50% provocou uma redução na performance dos aceptores de elétrons que se referem a atividade do FSI e na fotossintese liquida.
- O regime de sombreamento inferiu na redução da espessura da epiderme adaxial e parênquima paliçádico bem como a redução no índice estomático.

5. REFERÊNCIAS

AASAMAA, K.; SÕBER, A., Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO_2 concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. **Environmental and Experimental Botany** v.71, p.72–78, 2011.

ABRAMOVAY, R.; MAGALHÃES, R., O acesso dos agricultores familiares aos mercados de biodiesel: parcerias entre empresas e movimentos sociais. **FEA-USP/Plural Consultorias**, São Paulo, 2007.

ABRANS, M.C.; KLOEPPEL, B.D.; KUBISKE, M.E., Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus setorina*. **Tree Physiology,** v.10, p.343-355, 1992.

AGUIAR, F. F. A.; KANASHIRO, S.; TAVARES, A. R.; PINTO, M. M.; STANCATO, G. C.; AGUIAR, J. de; NASCIMENTO, T. D. R. do, Germinação de sementes e formação de mudas de *Caesalpinia echinata* Lam. (Pau - Brasil): efeito de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 29, p. 871-875, 2005.

ANDRADE, A. C. S.; PEREIRA, T. S.; FERNANDES, M. J.; CRUZ, A. P. M.; CARVALHO, A. S. R., Substrato, temperatura de germinação e desenvolvimento pós-seminal de sementes de *Dalbergia nigra.* **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 41, p. 517-523, 2006.

APTA, Pinhão-manso para produção de biodiesel: um promissor negócio ou um grande desastre **Agência Paulista de Tecnologia dos Agronegócios**, 2007.

ARIOLI T.; VOLTOLINI C. H.; SANTOS M., Morfoanatomia foliar da reófita *Raulinoa echinata* R.S. Cowan – Rutaceae. **Acta Botanica Brasilica.** v.22, p. 723-732, 2008.

BASHA, S.D.; FRANCIS, G.; MAKKAR H.P.S.; BECKER, K.; SUJATHA, M., A comparative study of biochemical traits and molecular markers for assessment of genetic relationships between *Jatropha curcas* L. germplasm from different countries.**Plant Science** v.176 p.812–823, 2009.

BELTRAO N. E. M.; CARTAXO W.V., Considerações gerais sobre o pinhão-manso (*Jatropha curcas* L.) e a necessidade urgente de pesquisas, desenvolvimento e inovações tecnológicas para esta planta nas condições brasileiras. **Anais 3º Congresso Brasileiro de Plantas Oleaginosas, Óleos, Gorduras e Biodiesel**.- Varginha-MG , 2006.

BERRY, J.; BJÖRKMAN, O., Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v.31, p.491-543, 1980.

BEWLEY, J. D.; BLACK, M., Seeds: physiology of development and germination. **Plenum**, p. 445, 1994.

BIODIESELBR, **Pinhão manso, *Jatropha curcas*, uma planta de futuro**, 2008 Disponível em:<http://www.pinhaomanso.com.br>. Acessado em: 28/06/2011.

BOEGER M. R. T.; ESPÍNDOLA Jr. A.; MACCARI Jr. A.; REISSMANN C. B.; ALVES A. C. A. ; RICKLI F. L., Variação estrutural foliar de espécies medicinais em consórcio com erva-mate, sob diferentes intensidades luminosas. **Floresta**, v. 39, p. 215-225, 2009.

BRASIL, **Ministério da Indústria e do Comércio, Produção de Combustíveis Líquidos a Partir de Óleos Vegetais. Secretaria de Tecnologia Industrial, Brasília**, p. 364, 1985.

CABRERA H. M., Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de altamontaña. **Revista Chilena de Historia Natural,** v.7 p. 625-637, 2002.

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

CARMO, A. S. A. do; BORGES, D. B., Fotoinibição da Fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 7, p. 463-472, 2009.

CARVALHO, N.M.; NAKAGAWA, J., **Sementes**: **ciência, tecnologia e produção**, **FUNEP**, p. 588, 2000.

CASAS R. R. de; VARGAS P.; PÉREZ-CORONA E.; MANRIQUE E.; GARCÍA-VERDUGO C.; BALAGUER L., Sun and shade leaves of *Olea europaea* respond differently to plant size, light availability and genetic variation. **Functional Ecology**, v.25, p 802-812, 2011.

CASSOL, D.; SILVA F.S.P., FALQUETO, A.R.; BACARIN, M.A., An evaluation of nondestructive methods to estimate total chlorophyll content. **Photosynthetica**, v.46, p.634-636, 2008.

CASTRO, E. M., **Alterações anatômicas, fisiológicas e fotoquímicas em plantas de *Mikania glomerata* Sprengel (guaco) sob diferentes fotoperiodos e níveis de sombreamento**, Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Lavras, 2002.

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

CHARTZOULAKIS K.; PATAKAS A.; BOSABALIDIS A.M., Changes in water relations, photosynthesis and leaf anatomy induced by intermittent drought in two olive cultivars. **Environmental and Experimental Botany,** v.42, p.113–120, 1999.

COSTA G. F.; MARENCO R. A., Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazonica,** v. 37 p.229 – 234, 2007

CUTTER, E. G., **Anatomia vegetal**, Parte I - Células e tecidos. 2.ed. São Paulo: Roca, p. 304 1986.

DAS M.; UPPAL H.S.; SINGH R.; BERI S.; MOHAN K.S.; GUPTA V.C.; ADHOLEYA A., Co-composting of physic nut (Jatropha curcas) deoiled cake with rice straw and different animal dung. **Bioresource Technology,** v.102, p.6541–6546, 2011.

DICKISON, W.C., Integrative plant anatomy. **Harcourt Academic Press**, 2000.

DONATO A. M.; MORRETES B.L. de, Anatomia foliar de *Eugenia florida* DC. (Myrtaceae). **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v.19, p. 759-770, 2009.

DOUSSEAU S.; ALVARENGA A. A. de; SANTOS M. de O.; ARANTES L. de O., Influência de Diferentes Condições de Sombreamento sobre o Crescimento de *Tapirira guianensis* Alb. **Revista Brasileira de Biociências,** v. 5, p. 477-479, 2007.

DRUMOND, M.A., SIMÕES W.L., JUNQUEIRA, N.T.V., ANJOS, J.B. dos, LAVIOLA, B.G.; EVANGELISTA, M.R.V., Produção e distribuição da biomassa das plantas de pinhão-manso cultivadas sob irrigação no semiárido brasileiro, **Anais 4° Congresso da Rede Brasileira de Tecnologia de Biodiesel e 7° Congresso de Plantas Oleaginosas, Óleos, Gordura e Biodiesel**- Belo Horizonte- MG, 2010.

DUZ, S.R.; SIMINSKI, A; SANTOS, M. ; PAULILO, M.T.S., Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, v.27, p.587-596, 2004.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (EMBRAPA), Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. EMBRAPA Solos, 306p. 2006.

ESPÍNDOLA Jr. A.; BOEGER M. R.T.; JÚNIOR AGENOR M.; REISSMANN, C. B; RICKLI F. L., Variação na estrutura foliar de *Mikania glomerata* Spreng. (Asteraceae) sob diferentes condições de luminosidade. **Revista Brasileira de Botânica**, v.32, p.749-758, 2009.

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

FARIA, W. S. de; GAIVA, I. X. ; PEREIRA, W. E., Comportamento de cinco genótipos de coqueiro (*Cocos nucifera* L.) na fase de germinação e de crescimento de mudas, sob diferentes sistemas de produção. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 24, p. 458-462, 2002.

FERREIRA, C.A.G.; DAVIDE, A.C.; CARVALHO, L.R., Relações hídricas em mudas de *Eucalyptus citriodora* Hook., em tubetes, aclimatadas por tratamentos hídricos. **Cerne**, v.5 p. 95-104, 1999.

FIGLIOLIA, M. B.; OLIVEIRA, E. C.; PIÑA–RODRIGUES, F. C. M. Análise de sementes. In: AGUIAR, I. B.; PIÑA–RODRIGUES, F. C. M.; FIGLIOLIA, M. B. **Sementes florestais tropicais**. **ABRATES**, p. 37–174, 1993.

FINKELSTEIN, R.; REEVES, W.; ARIIZUMI, T.; STEBER, C., Molecular aspects of seed dormancy. **Annual Review Plant Biology**, v.59, p.387–415, 2008.

FOGAÇA, C.A.; SILVA, L.L; POLIDORO, J.C.; BREIER, T.B.; LELES, P.S.S., Metodologia para a condução do teste de germinação em sementes de *Jatropha curcas* L.. In: **Anais 4° Congresso Brasileiro de Plantas Oleaginosas, Óleos, Gorduras e Biodiesel,** Varginha, p.1351-1357, 2007.

GAMAGE H.; ASHTON M.S.; SINGHAKUMARA B. M. P., Leaf structure of *Syzygium* spp. (Myrtaceae) in relation to site affinity within a tropical rain forest. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.141, p.365–377, 2003.

GOLDEMBERG, J., Ethanol for a sustainable energy future. **Science**, v. 315, p.808-810, 2007.

GONÇALVES, J. F. de 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**, v.40 p. 89-98, 2010.

GOSSAUER A.; ENGEL N., New Trends in Photobiology (Invited Review) Chlorophyll catabolism- structures, mechanisms, conversions. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology** v.32 p.141-151, 1996.

GREGORIOU K.; PONTIKIS K.; VEMMOS S., Effects of reduced irradiance on leaf morphology, photosynthetic capacity, and fruit yield in olive (*Olea europaea* L.) **Photosynthetica**, v.45, p.172-181, 2007.

GRIME, J. P., Shade tolerance in flowering plants. **Nature**, v. 208, p. 161- 163, 1965.

HANBA, Y. T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, L., The effects of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. **Plant Cell and Enviroment**, v. 25, p. 1021-1030, 2002.

HELLER, J., Physic nut (*Jatropha curcas* L.): promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops. **Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Gatersleben/ International Plant Genetic Resources Institute,** Rome, 1996.

HOPKINS, W. G., **Introduction to plant physiology**. 2. ed. New York: J. Wiley, p. 512, 1995.

HUANG D.; WU L.; CHEN J.R. e DONG L., Morphological plasticity, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Athyrium pachyphlebium* at different shade levels. **Photosynthetica**, v.49, p. 611-618, 2011

ISHIDA, A.; TOMA, T.; MARJENAH , Limitation of Leaf Carbon Gain by Stomatal and Photochemical Processes in The Canopy of *Macaranga conifera*, a tropical pioneer tree. **Tree Physiology**, v.19, 1999.

JOHANSEN, D.A., Plant microtechnique**. McGraw-Hill**, New York, 1940.

KIM S. J.; YUA D. J.; KIMB T.C.; LEE H. J., Growth and photosynthetic characteristics of blueberry (*Vaccinium corymbosum* cv. Bluecrop) under various shade levels. **Scientia Horticulturae** v.29, p.486–492, 2011.

KLICH, M.G., Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and Experimental Botany,** v. 44, p. 171-183, 2000.

KOH M. Y.; GHAZI M.T. I., A review of biodiesel production from *Jatropha curcas* L. oil, **Renewable and Sustainable Energy Reviews,** v.15 p.2240 - 2251, 2011.

KOZLOWSKI, T. T.; KRAMER, P. J.; PALLARDY, S. G., The physiological ecology of woody plants. **Academic Press**, p. 657, 1991.

KRAUS, J. E.; ARDUIN M., **Manual básico de métodos em morfologia vegetal.** Seropédica, RJ: EDUR, 1997.

KUO-HUANG L.L.; KU M.S.B.; FRANCESCHI V.R., Correlations between calcium oxlate crystals and photosynthetic activities in palisade cells of shade adapted. *Peperomia glabela.* **Botanical Studies,** v.48 p.155–164, 2007.

LARCHER, W., **Ecofisiologia vegetal**. RiMa Artes e Textos, p.531, 2000.

LIM P. O.; KIM H. J.; NAM H. G., Leaf Senescence. **Annual Review of Plant Biology** v*.* 58 p.115–36, 2007.

LIMA Jr. E. de C.; ALVARENGA A. A. de; CASTRO E. M. de; VIEIRA C. V.; BARBOSA J.P.R.A.D., Aspectos fisioanatômicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. Submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Revista Arvore**, v.30, p 33-41, 2006.

LUCIA E.H. de; DAY T.A.; VOGELMANN T.C., Ultraviolet-B and visible light penetration into needles of two species of subalpine conifers during foliar development. **Plant, Cell & Environment**, v.15 p. 921–929, 1992.

LUTTGE, U., Interaction of stress factores and the middaydepression in plants with C3: photosynthesis. **Physiological Ecology of Tropical Plants**, v. 35, p. 122-124, 1997.

MACEDO A. F. ; COSTA M. V. L.; TAVARES E. S.; LAGE C. L. S.; ESQUIBEL M. A., The effect of light quality on leaf production and development of in vitro-cultured plants of *Alternanthera brasiliana* Kuntze. **Environmental and Experimental Botany**, v.70, p. 43–50, 2011.

MERIC C., Calcium oxalate crystals in *Aster squamatus* and *Bellis perennis* (*Asteraceae*: *Astereae*). **Phytologia Balcanica** v.15, p. 255 – 259, 2009.

MEYER S.; LOUIS J.; MOISE N.; PIOLOT T.; BAUDIN X.; CEROVIC Z. G., Developmental changes in spatial distribution of in vivo fluorescence and epidermal UV absorbance over *Quercus petraea* leaves. **Annals of Botany** v.104 p.621–633, 2009.

MINISTÉRIO DA CIÊNCIA E TECNOLOGIA, **O programa nacional de produção e uso de biodiesel.** Brasília, jul. 2005. Disponível em: <http://www.biodiesel.gov.br>. Acesso em: 25/02/2011.

MIYAZAWA, S.I.; LIVINGSTON, N.J.; TURPIN, D.H., Stomatal development in new leaves is related to the stomatal conductance of mature leaves in poplar (*Populus trichocarpa x P. deltoides*). **Journal of Experimental Botany**, v. 57, p. 373-380, 2006.

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

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

NAGASHIMA H.; HIKOSAKA K., Plants in a crowded stand regulate their height growth so as to maintain similar heights to neighbours even when they have potential advantages in height growth. **Annals of Botany**,v.108 p. 207–214, 2011.

NETO M., S.P.; GONÇALVES, J.L. de M.; TAKAKI, M.; CENCI, S.; GONÇALVES, J.C., Crescimento de mudas de algumas espécies arbóreas que ocorrem na mata atlântica em função do nível de luminosidade. **Revista Árvore**, v.24, p.35-45, 2000.

NEVES, Y. P.; MARTINEZ, H.E.P.; SOUZA, C.M. CECON, P.R., Crescimento e produção de *coffea arabica*, Fertilidade do solo e retenção de umidade em sistemas agroflorestais. **II Simpósio de Pesquisa dos Cafés do Brasil,** Vitória, ES, 2001.

NIINEMETS U.; VALLADARES F., Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints. **Plant Biology**,v.6, p.254–268, 2004.

NIINEMETS, Ü., A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. **Ecological Research**, v.25, p. 693–714, 2010.

NISHIYAMA Y.; SULEYMAN I. A.; MURATA N., Protein synthesis is the primary target of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. **Physiologia Plantarum**,v.142, p 35–46, 2011.

NOVELINE, A.C.; CONFORTO, E.C., Comparação anatômica e fisiológica entre folhas de seringueira de sol e de sombra. **Revista Hispeci & Lema**, v.9, p.28-30, 2006.

NUNES, C. F.; PASQUAL M.; SANTOS,D.N. DOS;CUSTÓDIO T. N., Diferentes suplementos no cultivo in vitro de embriões de pinhão-manso. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 43, p. 9-14, 2008.

OSUNKOYA, O.O.; ASH, J.E.; HOPKINS, M.S.; GRAHAM, A.W., Influence of Seed Size and Seedling Ecological Attributes on Shade-Tolerance in Northern Queensland. **Journal of Ecology**, v.82 p.149-163, 1994.

PEREIRA S. P.; BARTHOLO G. F.; BALIZA D. P.; SOBREIRA F. M.; GUIMARÃES R. J., Crescimento, produtividade e bienalidade do cafeeiro em função do espaçamento de cultivo. **Pesquisa. Agropecuária Brasileira**, v.46, p.152-160, 2011.

PEREIRA, M.D.; DIAS, D.C.F. DOS S.; DIAS, S.L.A. dos, Germinação de sementes de pinhão-manso (*Jatropha curcas* L.) em diferentes temperaturas e substratos. **Anais do II Congresso da Rede Brasileira de Tecnologia de Biodiesel**. Brasília - DF : MCT/ABIPTI, p. 1-5, 2007.

POMPELLI, M.F.; MARTINS, S.C.V.; CELIN, E.F.; VENTRELLA, M.C.; DAMATTA, F.M., What is the influence of ordinary epidermal cells and stomata on the leaf plasticity of coffee plants grown under full-sun and shady conditions? **Brazilian Journal of Biology**, v.70, p. 1083-1088, 2010.

POORTER, L., Growth Responses of 15 Rain-Forest Tree Species to a Light Gradient : The Relative Importance of Morphological and Physiological Traits. **Functional Ecology** v.13 p.396-410, 1999.

POPINIGIS, F., **Fisiologia da semente**. Brasília: AGIPLAN, 289p. 1977.

PRADHAN, R.C.; MISHRA, S.; NAIK S. N., BHATNAGAR N.; VIJAY V. K., Oil expression from Jatropha seeds using a screw press expeller, **Biosystems engineering,** v. 109, p. 158-166, 2011.

REID, D. M.; BEALL, E. D.; PHARIS, R. P., Environmental cues in plant growth anddevelopment. **Plant Physiology. Academic Press**,v. 10, p. 65-181, 1991.

REIS, G. G. dos, Crescimento e ponto de compensação lumínico em mudas de espécie florestais nativas submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 18, p. 103-111, 1991.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G.; OLIVEIRA, R.F., Seasonal and diurnal changes in photosynthetic limitation of young sweet orange trees. **Environmental and Experimental Botany**, v. 66, p.203-211, 2009.

RODRIGUES H. J. B.; COSTA R. F. DA; RIBEIRO J. B. M.; FILHO J. D. C. S.; RUIVO M. DE L. P.; JÚNIOR J. A. S., Variabilidade sazonal da condutância estomática em um ecossistema de manguezal amazônico e suas relações com variáveis meteorológicas. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v.26, p. 189 - 196, 2011.

RUHLAND C.T.; DAY T.A., Changes in UV-B radiation screening effectiveness with leaf age in Rhododendron maximum. **Plant, Cell & Environment**, v.19, p. 740–746, 1996.

SACHS, G., Commodity prices and volatility: old answers to new questions, Global Economics Paper, v.194, p.17, 2010.

SALÉ, N. A. C., **Oportunidade e desafios para o comércio internacional de biocombustíveis da *Jatropha curcas* (pinhão manso) produzido em países em desenvolvimento** - dissertação mestrado –UFRGS - 2008.

SANTOS, J. A. L. dos, Reflexões sobre os impactos do programa nacional de produção e uso do biodiesel na produção do espaço rural brasileiro**. Anais V encontro de grupos de pesquisa "Agricultura, Desenvolvimento Regional e Transformações Sócios espaciais"**, UFSM, 2009.

SATURNINO, H. M.; PACHECO, D. D. ; KAKIDA, J. ; TOMINAGA, N.; GONÇALVES, N. P., **Cultura do Pinhão Manso (*Jatropha curcas* L.).** Informe Agropecuário - Belo Horizonte, v. 26, p. 44-78 - 2005.

SCALON, S. de P. Q.; MUSSURY, R. M.; RIGONI, M. R.; VERALDO, F., Crescimento inicial de mudas de espécies florestais nativas sob diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 26, p. 1-5, 2002.

SCHLÜTER U; MUSCHAK M.; BERGER D.; ALTMANN T., Photosynthetic performance of an Arabidopsis mutant with elevated stomatal density (sdd1-1) under different light regimes. **Journal of Experimental Botany**, v. 54, p. 867-874, 2003.

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**, v.189, p.1027–1039, 2011.

SEGATTO,B. F.; BISOGNIM, A.D.; BENEDETTI M.;COSTA, L. C. DA; RAMPELOTTO M. V.; NOCOLOSO, F.T., Técnica para anatomia de folha de batata- **Ciência Rural**, v. 34, p1597-1601, 2004.

SOARES. B. O., **Diversidade genética e genótipos de pinhão-manso por meio de RAPD e ISSR**- Dissertação de mestrado- Universidade Estadual de Montes Claros- Unimontes - 2010.

SOUZA C. D. de ; FERNANDES D. P.; BARROSO M. R.; PORTES T. A., Transpiração de espécies típicas do cerrado medida por transpirômetro de equilíbrio e porômetro. **Cerne**, v. 17, p. 509-515, 2011**.**

SOUZA G. M.; BALMANT B. D.; VÍTOLO H. F.; GOMES K. B. P.; FLORENTINO T. M., CATUCHI T. A. E VIEIRA W.L. , Estratégias de utilização de luz e estabilidade do desenvolvimento de plântulas de *Cordia superba* Cham. (Boraginaceae) crescidas em diferentes ambientes luminosos. **Acta Botanica Brasilica**, v.23 p.474-485, 2009.

STIRBET A.; GOVINDJEE, On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v. 104, p. 236-257, 2011.

STRASSER, B. J.; STRASSER, R. J., Measuring fast fluorescence transient to address environmental questions: The JIP-test. In: MATHIS, P., **Photosynthesis: from light to biosphere**, p. 977-980, 1995.

STRASSER, B.; SÁNCHEZ-LAMAS, M.; YANOVSKY, M.J.; CASAL, J.J.; CERDÁN, P.D., *Arabidopsis thaliana* life without phytochromes. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**,v.107, p.4776–4781, 2010.

STRASSER, R. J., The grouping model of plant photosynthesis: heterogeneity of photosynthetic units in thylakoids. In: **Photosynthesis II, Structure and Molecular Organization of the Photosynthetic Apparatus**, p.727-737, 1981.

STRASSER, R.J.; SRIVASTAVA, A.; TSIMILLI-MICHAEL, M., Analysis of fluorescence transient, in: **G. Papageogiou, Govindjee (Eds.), Chlorophyll Fluorescence: a Signature of Photosynthesis, Advances in Photosynthesis and Respiration**, v. 19, p.321-362, 2004.

TAIZ L.; ZEIGER E., **Plant Physiology**, Fifth Edition , Sinauer Associates. Sunderland, MA, p.782, 2010.

TAKASHIMA T; HIKOSAKA K; HIROSE T., Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. **Plant Cell Environment** v.27 p.1047–1054, 2004.

TERASHIMA, I.; MIYAZAWA, S.I.; HANBA, Y.T., Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO2 diffusion in the leaf. **Journal of Plant Research,** v. 114**,** p. 93-105, 2001.

TSIMILLI-MICHAEL, M.; STRASSER, R. J., *In vivo* assessment of plants vitality: applications in detecting and evaluating the impact of Mycorrhization on host plants. In: **VARMA, A. (Ed.), Mycorrhiza: State of the Art, Genetics and Molecular Biology, Eco-Function, Biotechnology, Eco-Physiology, Structure and Systematics**, v.3, p. 679-703, 2008.

VALLADARES F., Light and plant evolution: adaptation to the extremes versus phenotypic plasticity. In: **Greppin H (ed) Advanced studies in plant biology. University of Geneva**, Geneva, p. 341–355, 2000.

VALLADARES F.; PEARCY R.W., The Funcional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. **Oecologia** v.114 p.1-10, 1998.

VOGELMANN, T. C.; MARTIN, G., The functional significance of palisade tissue: Penetration of directional versus diffuse light. **Plant Cell and Environment**, v.16, p.65–72, 1993.

VOICU M.C.; COOKE J.E.K.; ZWIAZEK J.J., Aquaporin gene expression and apoplastic water flow in bur oak (*Quercus macrocarpa*) leaves in relation to the light response of leaf hydraulic conductance. **Journal of Experimental Botany**,v.60**,** p. 4063– 4075, 2009.

VOLTOLINI C. H.; SANTOS M., Variações na morfoanatomia foliar de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae) sob distintas condições ambientais. **Acta Botanica Brasilica**. v. 25, 2011.

VON CAEMMERER, S.; FARQUHAR, G.D., Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas ex-change of leaves**. Planta**, v.153, p.376-387, 1981.

WALTER A.; SILK W. K.; SCHURR U., Environmental Effects on Spatial and Temporal Patterns of Leaf and Root Growth. **Annual Review of Plant Biology,** v.60, p. 279–304, 2009.

WALTERS, R.G., Towards an Understanding of Photosynthetic Acclimation. **Journal of Experimental Botany**, v.56 p. 435-447, 2005.

WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; MOLES, A. T.; VESK, P. A.; WRIGHT, I. J., Plant Ecological Strategies Some Leading Dimensions of Variation Between Species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 125-159, 2002.

WHATLEY, J. M.; WHATLEY, F. R., **A luz e a vida das plantas**. EPU: EDUSP, p. 101, 1982. (Temas de biologia).

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

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

YUSUF, M. A.; KUMAR, D.; RAJWANSHI, R.; STRASSER, R. J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; GOVINDJEE, SARIN, N. B., Overexpression of *y*-totopherol methyl transferase gene in transgenic *Brassica juncea* plants alleviates abiotic stress: Physiological and chlorophyll *a* fluorescence measurements. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1797, p. 1428–1438, 2010.

ZHAO, X., YANG, Y., SHEN, Z., ZHANG, H., WANG, G. and GAN, Y., Stomatal clustering in *Cinnamomum camphora*. **South African Journal of Botany**, v. 72, p. 565-569, 2006.