

Avaliação da intensidade luminosa no desenvolvimento inicial de espécies frutíferas nativas do cerrado

Evaluation of the luminous intensity in the initial development of fruit native species of cerrado

Graziela Martins dos Santos¹

Julio Cesar Queiroz Corrêa de Paiva²

Silvana de Paula Quintão Scaloni³

Rosilda Mara Mussury³

Universidade Federal da Grande Dourados
Rua João Rosa Góes, 1.761 – Vila Progresso
CEP 79825-070 – Dourados, MS, Brasil

Autor para correspondência: gms.gra@hotmail.com

RESUMO

Este trabalho teve como objetivo estudar o efeito de vários níveis de luz em diferentes estágios de desenvolvimento na anatomia do limbo foliar de *Campomanesia adamantium* (Cambess.) O. Berg (guavira) e *Hancornia speciosa* Gomes (mangaba), com vistas a determinar a melhor condição para o crescimento inicial das mudas. Após a coleta, os frutos foram despolpados, e as sementes, selecionadas manualmente e distribuídas em Gerbox, acondicionadas em *biochemical oxygen demand* (BOD) a 25°C com fotoperíodo de 16 horas, em que permaneceram por todo o período de germinação. Mais tarde, as plântulas foram transferidas para sacos plásticos contendo terra e areia (1:1) e colocadas em distintos tratamentos de luz. Realizaram-se as análises da anatomia foliar em três épocas de desenvolvimento: 90, 120 e 150 dias depois do transplante. Em cada uma das datas se calcularam o índice estomático e a espessura média da cutícula, da epiderme, do parênquima paliçádico, do parênquima lacunoso e da nervura central. Observou-se que não houve modificação no número de camadas dos tecidos foliares, mas sim na espessura dos tecidos, nas condições testadas, sendo para a guavira e a mangaba a condição de pleno sol e 70% de luz a que apresenta melhor desenvolvimento dos tecidos.

Palavras-chave: Anatomia foliar; guavira; mangaba.

ABSTRACT

This work aimed to study the effect of various light levels at different stages of development in the anatomy of the leaf blade of *Campomanesia adamantium* (Cambess.) O. Berg and *Hancornia speciosa* Gomes, in order to determine the best condition for the initial growth of seedlings. After collection, the fruits were pulped, the seeds manually selected and distributed in germination boxes, packed in BOD at 25°C with a photoperiod of 16 hours, where they remained throughout the germination period. Subsequently the seedlings were transferred to plastic bags containing earth and sand (1:1) and placed in various light treatments. The analysis of leaf anatomy were performed at three different times of development: 90, 120 and 150 days after transplantation. On each of the dates stomatal index and average thickness of the cuticle, epidermis, palisade parenchyma, spongy parenchyma and midrib was calculated. It was observed that there was no change in the number of layers of leaf tissue, but in tissue thickness, the tested conditions, and for the guavira and mangaba, the condition of full sun and 70% light, which presents better development of tissues.

Keywords: Leaf anatomy; guavira; mangaba.

Recebido: 30 set. 2012

Aceito: 6 mar. 2014

¹ Pós-Graduação em Biologia Geral, Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD), Dourados, MS, Brasil.

² Graduação em Biotecnologia, UFGD, Dourados, MS, Brasil.

³ Faculdade de Ciências Agrárias, UFGD, Dourados, MS, Brasil.

INTRODUÇÃO

Em decorrência da destruição do bioma cerrado, é grande o interesse em estudos sobre espécies nativas. Os principais temas incluem sobretudo a potencialidade de uso, a fisiologia, o manejo e a produção. Tais pontos contribuem tanto para a manutenção das florestas quanto para o planejamento da recomposição, aproximando-se da cobertura original da vegetação (ALMEIDA *et al.*, 2005 [1]).

Entretanto, ao estudar a ecofisiologia de uma espécie nativa, deve-se levar em consideração a sua capacidade em responder à variação de luz, visto que, em um ambiente florestal, a intensidade luminosa é um dos elementos que apresentam maior variabilidade espacial e temporal (DECKER *et al.*, 2011 [11]). A variação na disponibilidade de luz tem papel fundamental na dinâmica sucessional e na estrutura da floresta, uma vez que as espécies diferem na sua tolerância e na resposta à quantidade de luz incidente (WALTERS; REICH, 1996 [22]).

Consideráveis alterações morfofisiológicas ocorrem nas plantas como resultado da adaptação às diferentes variações ambientais. Dessa forma, modificações nos níveis de luminosidade, aos quais uma espécie está adaptada, podem condicionar respostas fisiológicas distintas em suas características bioquímicas, anatômicas e de crescimento (ATROCH *et al.*, 2001 [3]). Várias características constituem parâmetros para avaliar as respostas de crescimento de plantas à intensidade luminosa. Entre elas está a anatomia foliar, pois a elevação da intensidade de luz proporciona aumento na espessura da folha, na massa foliar específica, no desenvolvimento da epiderme e do parênquima, bem como no número total de células das folhas (DICKISON, 2000 [12]). É importante que essas modificações sejam estudadas na fase inicial de desenvolvimento, afinal estão diretamente associadas ao vigor da planta em estágios posteriores (CÉSAR *et al.*, 2010 [7]).

As espécies utilizadas neste estudo foram *Campomanesia adamantium* (Cambess.) O. Berg, conhecida popularmente como guavira, pertencente à família das mirtáceas, e *Hancornia speciosa* Gomes, chamada de mangaba, da família das apocináceas. Ambas são frutíferas, e o aproveitamento dos frutos é bastante difundido entre os habitantes do cerrado, podendo ser consumidos *in natura* ou encontrados em inúmeros pratos típicos da região, com destaque para os doces, as geleias, os licores, os sucos e os sorvetes (ALMEIDA, 1998 [2]).

Este trabalho teve como objetivo estudar o efeito de vários níveis de luz em diferentes estágios de desenvolvimento na anatomia do limbo foliar de *Campomanesia adamantium* e *Hancornia speciosa*, com vistas a determinar a melhor condição para o crescimento inicial das mudas.

MATERIAL E MÉTODOS

A coleta dos frutos, em estágio de maturação apropriado, foi realizada na Fazenda Santa Madalena, localizada na Rodovia Dourados-Itahum, a latitude sul de 23°8'17" e longitude oeste de 55°8'15" e elevação de 436 metros com vegetação tipicamente de cerrado.

No laboratório de Botânica da Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais (FCBA) da Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD) os frutos foram despulpados, e as sementes, selecionadas de forma manual quanto à integridade, ao tamanho e à coloração, sendo escolhidas as que se apresentavam visivelmente sadias.

Após a seleção, as sementes foram distribuídas em caixas plásticas transparentes do tipo Gerbox e acondicionadas em BOD (*biochemical oxygen demand*) a 25°C com fotoperíodo de 16 horas. Em intervalos de dois dias, acrescentaram-se 5 ml de água por Gerbox até o período final de germinação. Mais tarde, as plântulas foram transferidas para sacos plásticos de polietileno contendo terra e areia (1:1) e colocadas para crescer em diferentes tratamentos de luz. A guavira foi submetida a pleno sol, 50% e 30% de luz, e a mangaba, a pleno sol, 70% e 30% de luz. O sombreamento das plantas foi obtido por meio do uso de tela sombrite. A diferença entre os tratamentos aplicados à guavira e à mangaba ocorreu em razão da disponibilidade das telas.

Realizaram-se as análises da anatomia do limbo foliar em três diferentes épocas de desenvolvimento: 90, 120 e 150 dias após o transplante. Para este estudo foram utilizadas quatro folhas de quatro plantas distintas de cada tratamento.

Com o material amostrado, foram feitas secções transversais de folhas frescas e também de folhas fixadas em FAA 50⁴ (JOHANSEN, 1940 [15]). Classificaram-se as secções obtidas à mão livre com hipoclorito de sódio a 2% e, após elas serem lavadas em água acética 2% e água destilada,

⁴ Compõe-se de formalina, ácido acético e álcool etílico.

foram submetidas a dupla coloração com azul de astra e safranina (BUKATSCH, 1972 [5]) e montadas em gelatina glicerizada (DOP; GAUTÍE, 1928 [13]). Para estudo da superfície foliar, foram realizadas impressões em cola Super Bonder® e secções paradérmicas para análise de tipos de tricomas, de estômatos e do formato das células epidérmicas comuns. A descrição e a contagem das células epidérmicas e dos estômatos aconteceram em 10 campos distintos, usando-se microscópio acoplado à câmara clara e calculando-se a média para cada condição ambiental. O índice estomático foi determinado segundo Cutter (2002) [10] pela fórmula $(IE) = [NE / (CE + NE)] \times 100$, em que NE é o número de estômatos, e CE, o número de células epidérmicas propriamente ditas.

Depois da análise das lâminas, executaram-se fotomicrografias em microscópio binocular com câmara fotográfica acoplada e programa de captura de imagem Moticam 2.300 3.0 MP Live Resolution. As escalas foram acrescidas nas condições ópticas adequadas, e a espessura média das estruturas e dos tecidos (cutícula, epiderme, parênquima paliçádico, parênquima lacunoso e nervura central) foi calculada.

Conduziu-se o experimento em delineamento inteiramente casualizado em fatorial 3 (luz) $\times$ 3 (época), sendo utilizadas quatro repetições. As médias de cada tratamento foram comparadas pelo teste de Duncan no nível de 5% de probabilidade mediante o programa estatístico Sanest.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Na secção transversal do limbo de guavira, observa-se o formato biconvexo (figura 1A). Na região internervural, a face da epiderme adaxial e abaxial unisseriada é revestida por cutícula espessa, com tricomas preferencialmente na face abaxial.

O mesofilo é dorsiventral (figura 1B), formado por uma camada de parênquima paliçádico e três de parênquima lacunoso. O feixe dessa região apresenta-se envolto por uma bainha de células parenquimáticas e cordões de fibras que se estendem de uma face da epiderme a outra, e ocorrem canais secretores, situados próximos à epiderme.

A nervura central (figura 1C) mostra epiderme unisseriada revestida por cutícula espessa em ambas as faces. Adjacentes à epiderme aparecem colênquima anelar e parênquima. O feixe vascular é do tipo bicolateral e completamente envolto por fibras.

Em secção paradérmica (figura 1D), vê-se que os estômatos são do tipo diacíticos e ocorrem apenas na face abaxial.

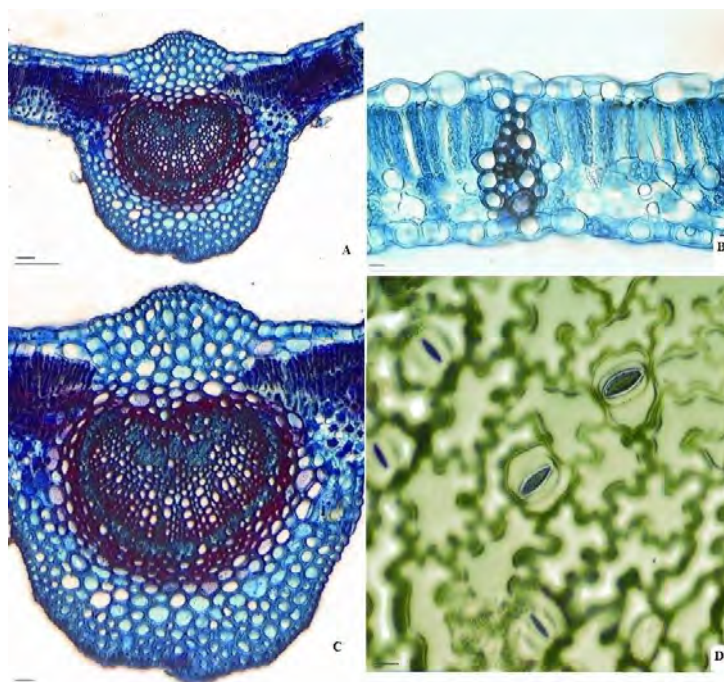


Figura 1 – Secção transversal do limbo de guavira: A) visão geral do limbo; B) detalhe da região internervural; C) detalhe da nervura central; D) secção paradérmica da folha evidenciando os estômatos. Barra de escala: a = 50 μ m; b = 10 μ m; c = 50 μ m; d = 10 μ m.

A variação da espessura dos tecidos está na tabela 1. Nota-se que houve interação significativa somente para as variáveis de espessura do parênquima paliçádico, lacunoso e de nervura central.

Tabela 1 – Dados da análise de variância da espessura (μm) de estruturas/tecidos foliares de guavira durante o período de cultivo aos 90, 120 e 150 dias, nos diferentes níveis de luz. Dourados (MS), 2010. Legenda: CS = cutícula superior; CI = cutícula inferior; ES = epiderme superior; EI = epiderme inferior; PP = parênquima paliçádico; PL = parênquima lacunoso. $P \leq 0,05 = *$; $P \leq 0,01 = **$; CV = coeficiente de variação.

	Tecidos	CS	CI	ES	EI	PP	PL	Nerv.
Valor de F	Época	3.00	3.80*	0.51	0.14	18.32**	10.04**	43.98**
	Luz	0.01	0.24	0.51	2.99	24.53**	6.05**	0.90
	Época $\times$ luz	1.61	0.71	1.11	1.46	4.39**	2.83*	4.20**
	CV (%)	25.56	23.62	17.15	16.91	11.53	16.16	10.76

Aos 120 dias se visualizou maior espessura das cutículas superior e inferior em todos os níveis de luz. A espessura das epidermes superior e inferior não diferiu com relação à época. A nervura central apresentou maior espessamento aos 150 dias, independentemente da exposição a diferentes níveis de luz (tabela 2).

Tabela 2 – Espessura (μm) da cutícula superior (CS) e inferior (CI), epiderme superior (ES) e inferior (EI), parênquima paliçádico (PP) e lacunoso (PL) e da nervura central (Nerv.) de plantas jovens de guavira submetidas a diferentes níveis de sombreamento. Dourados (MS), 2010. Legenda: PS = pleno sol. As médias seguidas pela mesma letra, nas colunas, não diferem entre si pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade.

Médias		Tecidos						
		CS	CI	ES	EI	PP	PL	Nerv.
Época	90	4.58 ab	3.25 b	18.66 a	15.83 a	52.58 b	45.50 b	399.41 c
	120	5.50 a	4.25 a	18.00 a	15.33 a	66.00 a	55.33 a	533.41 b
	150	4.33 b	3.83 ab	19.33 a	15.33 a	51.50 b	61.33 a	608.50 a
Luz	PS	4.75 a	3.75 a	19.33 a	15.75 ab	66.91 a	61.16 a	530.91 a
	50	4.83 a	3.916 a	18.66 a	16.66 a	54.58 b	51.25 b	502.00 a
	30	4.83 a	3.66 a	18.00 a	14.08 b	48.58 c	49.75 b	508.41 a

No tocante à espessura do parênquima paliçádico, do parênquima lacunoso e da nervura central, observou-se interação significativa. A guavira espessou mais o parênquima paliçádico (figura 2A) a pleno sol e 50% aos 120 dias, enquanto o parênquima lacunoso (figura 2B) e a nervura central (figura 2C) foram mais espessos a pleno sol aos 150 dias.

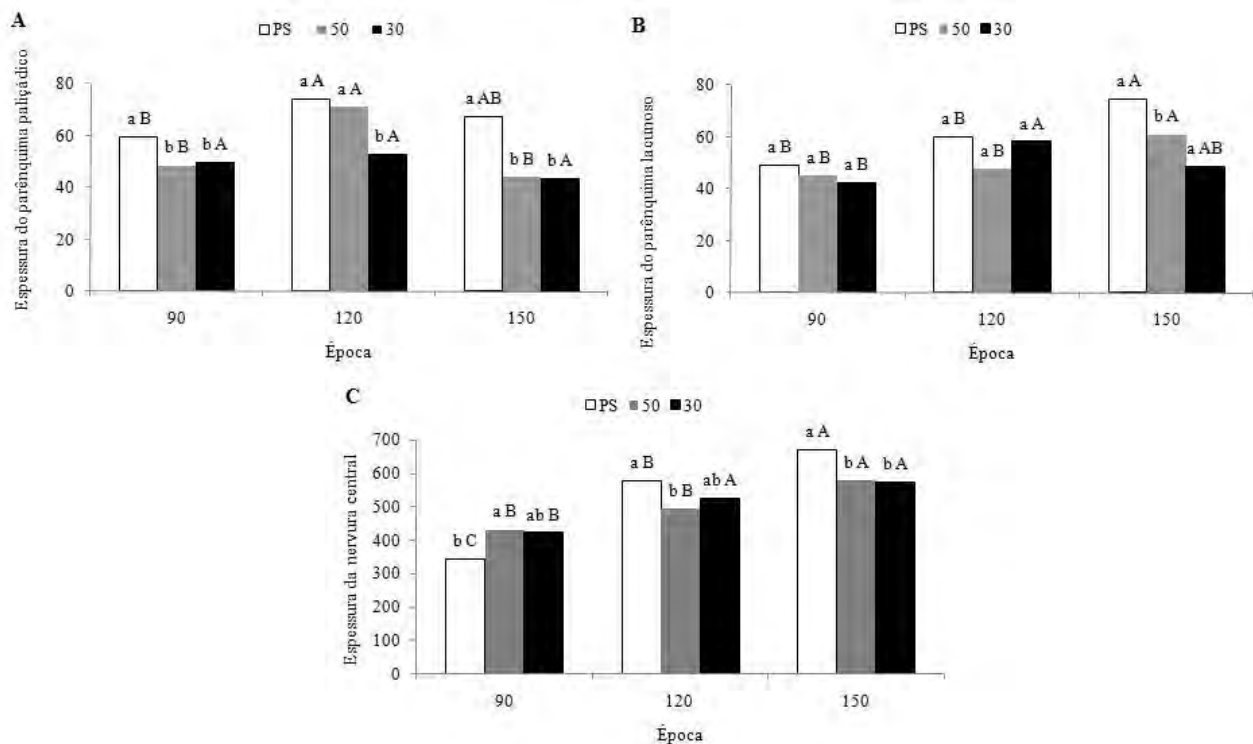


Figura 2 – Espessura (μm) de estruturas/tecidos foliares de plântula e plantas jovens de guavira em diferentes níveis de luz: A) parênquima paliçádico; B) parênquima lacunoso; C) nervura central. Legenda: PS = pleno sol. As médias seguidas pela mesma letra maiúscula comparam o mesmo nível de luz em diferentes épocas, e as letras minúsculas, diferentes níveis de luz na mesma época pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade.

Segundo Withner, Nelson e Wejksnora (1974) [23] e Bonates (1993) [4], a intensidade de luz pode induzir diferentes graus de xeromorfia ou intensificar características xeromorfas. Inúmeros dados experimentais citados na literatura mostram que o aumento na intensidade da radiação solar influencia a divisão celular, o crescimento e a diferenciação celular, promovendo os seguintes efeitos: alongamento das células e produção de pigmentos e açúcares com o aumento da pressão osmótica. Folhas produzidas sob condições de alta luminosidade tendem a ser menores e mais espessas, com aumento de mesofilo por unidade de área, diminuição da quantidade de espaços intercelulares no mesofilo e maior densidade de estômatos e de nervuras, quando comparadas a folhas expostas ao sombreamento. Essas variações estruturais são associadas com a regulação da difusão luminosa e gasosa dentro da folha, maximizando a eficiência fotossintética (DICKISON, 2000 [12]; TERASHIMA *et al.*, 2006 [20]).

Observou-se na secção transversal da folha de mangaba (figura 3A) o formato plano convexo. Na região internervural, a epiderme adaxial e abaxial é unisseriada, revestida por cutícula delgada.

O mesofilo é dorsiventral (figura 3B), formado por duas camadas de parênquima paliçádico e de quatro a cinco camadas de parênquima lacunoso.

A região da nervura central (figura 3C) apresenta na face adaxial epiderme unisseriada. Adjacente a esta, ocorre uma camada de colênquima anelar, enquanto na região abaxial aparecem cinco camadas. O feixe vascular bicolateral exibe formato de U aberto.

Em secção paradérmica (figura 3D), veem-se estômatos paracíticos presentes apenas na face abaxial (hipoestomática).

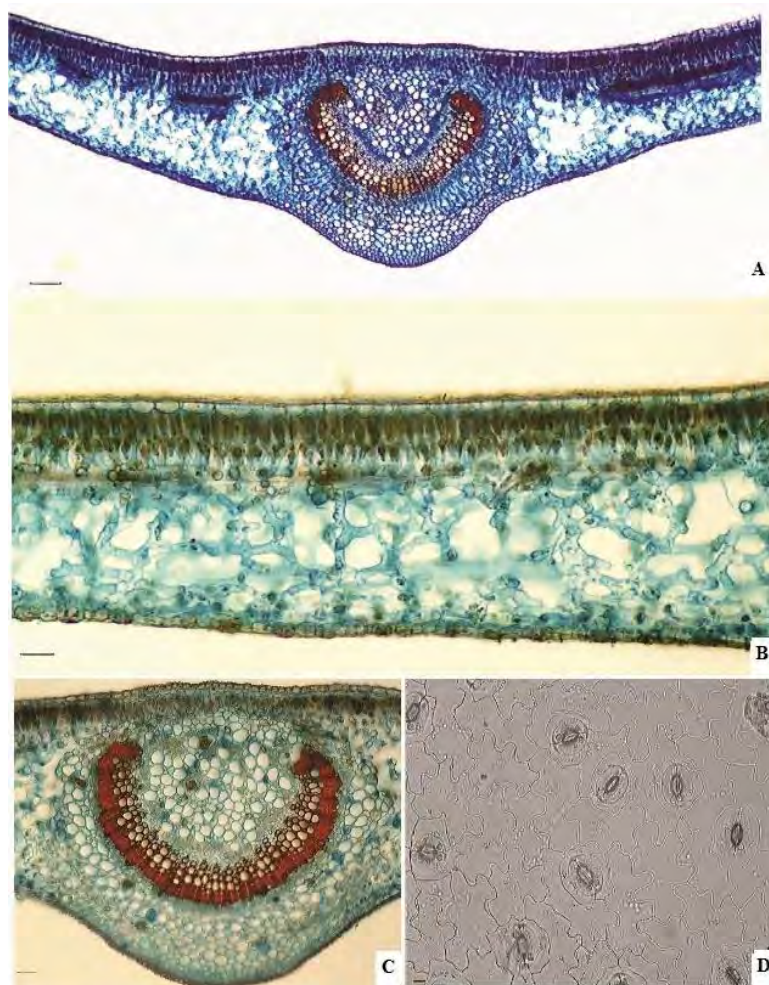


Figura 3 – Secção transversal do limbo de mangaba: A) visão geral do limbo; B) detalhe da região internervural; C) detalhe da nervura central; D) secção paradérmica da folha evidenciando os estômatos. Barra de escala: A = 100 µm; B = 50 µm; C = 50 µm; D = 10 µm.

De acordo com os dados de análise de variância apresentados na tabela 3, nota-se que houve interação significativa entre as diferentes épocas analisadas e os níveis de luz para as variáveis de espessura da cutícula superior e inferior, do parênquima paliçádico e lacunoso e da nervura central.

Tabela 3 – Dados da análise de variância da espessura (µm) de estruturas/tecidos foliares de mangaba durante o período de cultivo aos 90, 120 e 150 dias, nos diferentes níveis de luz. Dourados (MS), 2010. Legenda: CS = cutícula superior; CI = cutícula inferior; ES = epiderme superior; EI = epiderme inferior; PP = parênquima paliçádico; PL = parênquima lacunoso; $P \leq 0,05 = *$; $P \leq 0,01 = **$; CV = coeficiente de variação.

	Tecidos	CS	CI	ES	EI	PP	PL	Nerv.
Valor de F	Época	9.15**	1.34	9.87**	4.02*	101.62**	7.44**	171.64**
	Luz	17.45**	33.83**	5.33**	0.10	55.89**	5.12**	22.87**
	Época × luz	3.13*	4.93**	0.40	0.27	3.23*	6.00**	20.47**
	CV (%)	15.67	17.74	12.88	16.49	9.50	11.41	5.22

Conforme a tabela 4, a espessura da cutícula superior, da epiderme superior, da epiderme inferior, do parênquima paliçádico, do parênquima lacunoso e da nervura central foi maior aos 150 dias.

Tabela 4 – Espessura (μm) da cutícula superior (CS) e inferior (CI), da epiderme superior (ES) e inferior (EI), do parênquima paliçádico (PP) e lacunoso (PL) e da nervura central (Nerv.) de plantas jovens de mangaba submetidas a diferentes níveis de sombreamento. Dourados (MS), 2010. Legenda: PS = pleno sol. As médias seguidas pela mesma letra, nas colunas, não diferem entre si pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade.

Médias		Tecidos						
		CS	CI	ES	EI	PP	PL	Nerv.
Época	90	5.83 b	7.25 a	15.41 c	15.08 b	60.33 c	160.41 b	595.66 c
	120	6.33 b	7.91 a	17.50 b	15.83 ab	92.08 b	151.16 b	675.66 b
	150	7.58 a	7.08 a	19.50 a	18.08 a	107.25 a	180.00 a	869.83 a
Luz	PS	7.08 a	9.66 a	18.16 a	16.58 a	99.16 a	149.75 b	750.08 a
	70	7.50 a	7.33 b	18.50 a	16.33 a	94.25 a	170.91 a	736.25 a
	30	5.16 b	5.25 c	15.75 b	16.08 a	66.25 b	170.91 a	654.83 b

Para todas as variáveis de espessura analisadas, as plantas submetidas a pleno sol e 70% de luminosidade foram as que apresentaram melhor desenvolvimento. Em três espécies de *Acer* (*A. palmatum*, *A. mono* e *A. rufinerve*), Hanba, Kogami e Terashima (2002) [14], avaliando o efeito de diferentes níveis de irradiância sobre a anatomia foliar, verificaram que todas as espécies demonstraram maior espessamento no mesofilo com o aumento da radiação. Esse maior espessamento também se deve a um parênquima paliçádico mais espesso, tecido esse que facilita a penetração de luz direta nas folhas e, por conseguinte, distribui mais uniformemente a luz para os cloroplastos, otimizando a fotossíntese (VOGELMANN; MARTIN, 1993 [21]).

Em condições de baixa irradiância, as plantas exibiram folhas mais delgadas, em função do consumo de assimilados para a expansão da área foliar (COOPER; QUALLS, 1967 [9]). Chazdon e Kaufman (1993) [8], ao estudarem duas espécies congenéricas de *Piper*, constataram que a capacidade fotossintética está correlacionada com a espessura do mesofilo. Além disso, as paredes celulares das células esféricas do parênquima lacunoso e a alta quantidade de espaços de ar no interior da folha geram alta quantidade de luz dispersa, aumentando a absorção de luz pelos cloroplastos dentro do mesofilo (SMITH *et al.*, 1997 [19]).

Observou-se que a mangaba, quando submetida a pleno sol e 70% de luz, apresenta maior espessura de cutícula superior aos 150 dias (figura 4A). Para cutícula inferior aconteceu variação entre todos os níveis de luz nas épocas analisadas (figura 4B). Segundo Cutter (2002) [10] e Cao (2000) [6], a intensidade de luz pode atuar no aumento da espessura da cutícula, característica que pode ser útil para refletir o excesso de irradiância nas folhas.

Houve maior espessura de parênquima paliçádico aos 150 dias em todos os níveis de luz (figura 4C). Resultados semelhantes foram achados nos estudos de Noveline e Conforto (2006) [17], que encontraram maior espessura para folhas de sol em relação às folhas de sombra de seringueira.

Em relação ao parênquima lacunoso não foram notadas diferenças entre as épocas, sendo a condição de 70% a maior média de espessamento (figura 4D). Para a nervura central, não ocorreu diferença entre os níveis de luz, entretanto entre as épocas analisadas se destaca maior espessura aos 150 dias (figura 4E).

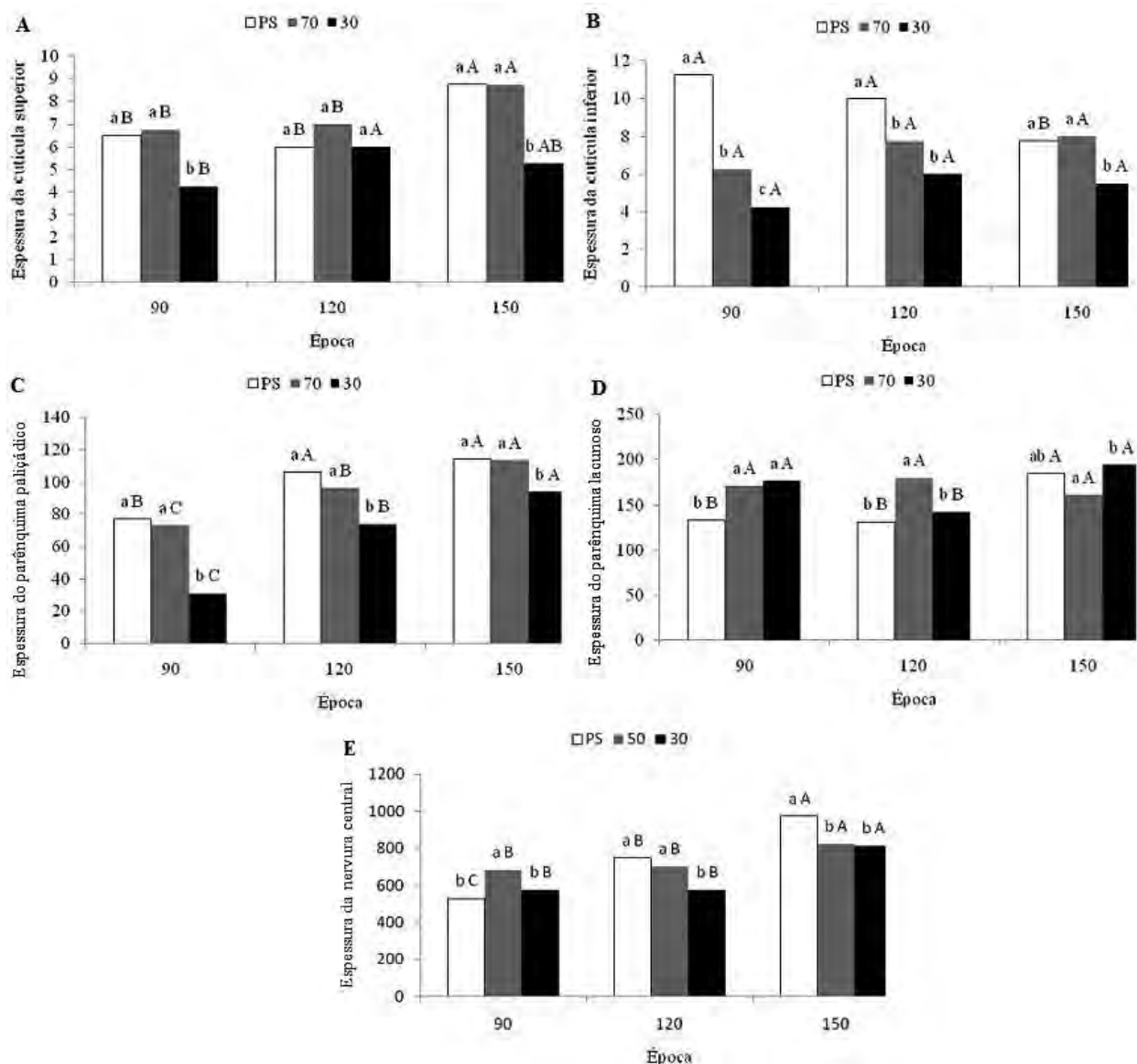


Figura 4 – Espessura (μm) de estrutura/tecidos foliares de plântula e plantas jovens de mangaba em diferentes níveis de luz: A) cutícula superior; B) cutícula inferior; C) parênquima paliçádico; D) parênquima lacunoso; E) nervura central. Legenda: PS = pleno sol. As médias seguidas pela mesma letra maiúscula comparam o mesmo nível de luz em variadas épocas, e as letras minúsculas, diferentes níveis de luz na mesma época pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade.

Por intermédio de observações de seções paradérmicas em lâminas foliares, verificou-se que o número de estômatos por área, o número de células e o índice estomático foram superiores em plantas cultivadas a pleno sol para todas as espécies estudadas aos 120 dias (figuras 5A e 5B).

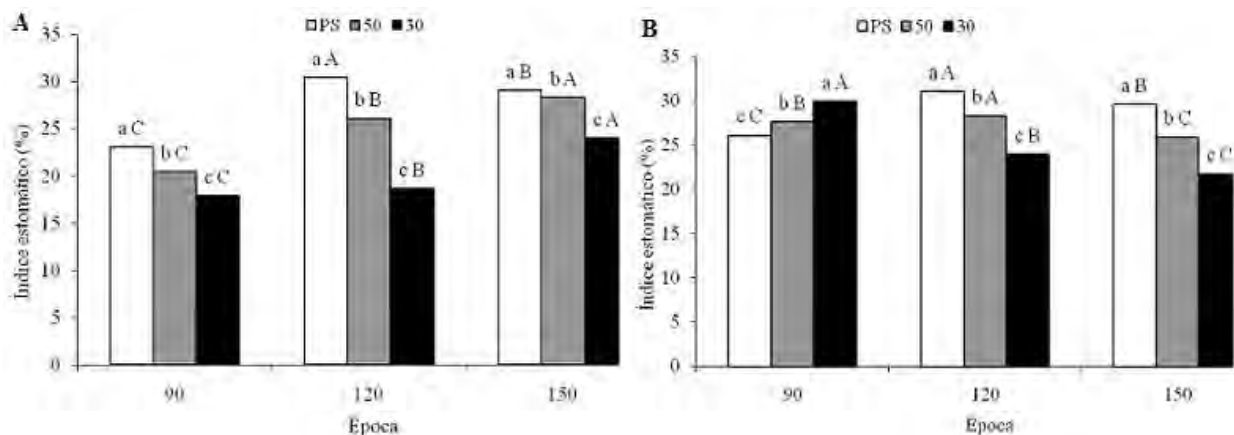


Figura 5 – Índices estomáticos de guavira (A) e mangaba (B) nos diferentes níveis de luz. Dourados (MS), 2010. Legenda: PS = pleno sol. As médias seguidas pela mesma letra maiúscula comparam o mesmo nível de luz em diferentes épocas, e as letras minúsculas, diferentes níveis de luz na mesma época pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade.

Esse dado pode estar diretamente relacionado com a taxa de fotossíntese, evitando que ela seja limitada sob diferentes condições do ambiente. Tais resultados estão de acordo com os obtidos para outras espécies, nas quais geralmente ocorre aumento na frequência e no índice estomático com a elevação da irradiância (OLIVEIRA *et al.*, 1998 [18]; ATROCH *et al.*, 2001 [3]; LIMA JR.; CASTRO, 2006 [16]).

CONCLUSÃO

Observou-se que não houve modificação no número de camadas dos tecidos foliares nas plantas cultivadas em diferentes níveis de luz, ocorrendo, no entanto, diferença na espessura dos tecidos nas condições testadas. Para a guavira e a mangaba, espécies estudadas, na condição de pleno sol aconteceu, de forma geral, melhor desenvolvimento dos tecidos.

REFERÊNCIAS

- Almeida LS, Maia N, Ortega AR, Angelo AC. Crescimento de mudas de Jacaranda puberula Cham. em viveiro submetidas a diferentes níveis de luminosidade. *Ciência Florestal*. 2005;15(3):323-9.
- Almeida SP. Cerrado: aproveitamento alimentar. Planaltina: Embrapa-CPAC; 1998. 188 p.
- Atroch EMAC, Soares AM, Alvarenga AA, Castro EM. Crescimento, teor de clorofilas, distribuição de biomassa e características anatômicas de plantas jovens de Bauhinia forticata Link submetidas a diferentes condições de sombreamento. *Ciência e Agrotecnologia*. 2001;25(4):853-62.
- Bonates LMC. Estudos ecofisiológicos de Orchidaceae da Amazônia, II. Anatomia ecológica foliar de espécies com metabolismo CAM de uma campina da Amazônia Central. *Acta Amazônica*. 1993;23(4):315-48.
- Bukatsch, F. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos*; 1972. 255 p.
- Cao KF. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. *Canadian Journal of Botany*. 2000;78:1245-53.
- César FRCF, Matsumoto SN, Viana AES, Santos MAF, Bonfim JA. Morfofisiologia foliar de cafeeiro sob diferentes níveis de restrição luminosa. *Coffee Science*. 2010;5(3):262-71.
- Chazdon RL, Kaufman S. Plasticity of leaf anatomy of two forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology*. 1993;7:385-94.

9. Cooper CS, Qualls M. Morphology and chlorophyll content of shade and sun leaves of two legumes. *Crop Science*. 1967;7(6):672-3.
10. Cutter EG. Anatomia vegetal. Parte I – Células e tecidos. 2ª ed. São Paulo: Roca; 2002. 304 p.
11. Decker V, Klosowski ES, Malavasi UC, Nunes A. Avaliação da intensidade luminosa no desenvolvimento inicial de leucena (*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit.). *Ciência Florestal*. 2011;21(4):609-18.
12. Dickison WC. Integrative plant anatomy. San Diego: Academic Press; 2000. 533 p.
13. Dop P, Gautié A. Manuel de technique botanique. 2ª ed. Paris: Lamare; 1928. 594 p.
14. Hanba YT, Kogami H, Terashima L. The effects of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant Cell and Environment*. 2002;25(8):1021-30.
15. Johansen DA. Plant microtechnique. New York: McGraw-Hill Book; 1940.
16. Lima JR., Castro E. Aspectos fisiológicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. *Revista Árvore*. 2006;30(1):33-41.
17. Noveline AC, Conforto EC. Comparação anatômica e fisiológica entre folhas de seringueira de sol e de sombra. *Hispec & Lema*. 2006;9:28-30.
18. Oliveira CRM, Soares AM, Oliveira LEM, Castro EM, Barbosa JPRAD. Aspectos da anatomia foliar de mudas de *Guarea guidonea* (L.) Sleumer, sob diferentes níveis de sombreamento. *Daphne*. 1998;8(3):31-5.
19. Smith WK, Vogelmann TC, Delucia EH, Bell DT, Shepherd KA. Leaf form and photosynthesis: do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? *Bioscience*. 1997;47(11):785-93.
20. Terashima I, Hanba YT, Tazoe Y, Vyas P, Yano S. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion. *Journal of Experimental Botany*. 2006;57(2):343-54.
21. Vogelmann TC, Martin G. The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. *Plant, Cell and Environment*. 1993;16:65-72.
22. Walters MB, Reich PB. Are shade tolerance, survival and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology*. 1996;77(3):841-53.
23. Withner CL, Nelson PK, Wejksnora PJ. The anatomy of orchids. In: Withner CL, editor. *The orchids, scientific studies*. New York: John Wiley; 1974. p. 347-67.