

UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA PROGRAMA
DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA APLICADA AO
MANEJO E CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS

Vinícius Sacramento Pacheco

**EFEITOS DA IRRADIÂNCIA SOBRE A FOTOSSÍNTESE,
CRESCIMENTO E PRODUÇÃO DE ÓLEO ESSENCIAL
EM POLIPLÓIDES DE *Lippia alba* (Mill.) N.E.Brown
(Verbenaceae)**

Juiz de Fora

2017

Vinícius Sacramento Pacheco

**EFEITOS DA IRRADIÂNCIA SOBRE A
FOTOSSÍNTESE, CRESCIMENTO E PRODUÇÃO DE
ÓLEO ESSENCIAL EM POLIPLÓIDES DE *Lippa alba*
(Mill.) N.E.Brown (Verbenaceae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação de Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Henrique Pereira Peixoto

JUIZ DE FORA, MG,
AGOSTO, 2017

Ficha catalográfica elaborada através do programa de geração automática da Biblioteca Universitária da UFJF, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Sacramento Pacheco, Vinícius.

Efeitos da irradiância sobre a fotossíntese, crescimento e produção de óleo essencial em poliplóides de *Lippa alba* (mill.) N.e.Brown (Verbenaceae) / Vinícius Sacramento Pacheco. -- 2017. 73 f. : il.

Orientador: Paulo Henrique Pereira Peixoto

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós Graduação em Ecologia, 2017.

1. planta medicinal. 2. poliploidia. 3. trocas gasosas. 4. óleo essencial . 5. biomassa. I. Pereira Peixoto, Paulo Henrique, orient. II. Título.

Vinicius Sacramento Pacheco

**EFEITOS DA IRRADIÂNCIA SOBRE A
FOTOSSÍNTESE, CRESCIMENTO E PRODUÇÃO DE
ÓLEO ESSENCIAL EM POLIPLÓIDES DE *Lippa alba*
(Mill.) N.E.Brown (Verbenaceae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação de Recursos Naturais.

Aprovado em: ____/____/____

Prof. DSc. Paulo Henrique Pereira Peixoto
Universidade Federal de Juiz de Fora - UFJF (Orientador)

Prof. DSc. Leandro Elias Morais
Instituto Federal de Minas Gerais - IFMG (Campus-Ouro Branco)

DSc. Cristiano Ferrara de Resende
Universidade Federal de Juiz de Fora - UFJF (Pós-Doutorando)

À Deus, minha Luz

E à minha família

Dedico!

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo dom da vida e por me ensinar que uma única existência é muito curta para se entender a complexidade da vida.

À minha família, pelo apoio incondicional. À minha mãe Tereza e minha avó Djanira, por me ensinar ser uma pessoa melhor a cada dia com o seu exemplo. Ao meu pai Rossevelt, pelos ensinamentos e conselhos. À minha namorada Alessandra, por sempre estar ao meu lado, pelo companheirismo e compreensão, pois sei o quanto posso ser chato! Ao meu primo Marcos, por ser mais que um primo, na verdade um irmão.

A todos os meus amigos de vida e graduação: Leo, Pergentino, Marcelinho, Sânzio, R. Agostinho, Henrique (o Vaca) Ítalo, F. Dantas, Fernanda, Fernandinha, Letícia, Michelle, Monique e Tati.

Ao meu orientador Prof. Dr. Paulo Henrique Pereira Peixoto, pela confiança em executar esse trabalho e pelos ensinamentos e exemplo, que irei levar por toda minha vida acadêmica.

A todos os professores que contribuíram para a execução deste trabalho, direta ou indiretamente como, o Prof. Dr. Lyderson Facio Viccine, a Prof^a Dra. Priscila de Faria Pinto, a Prof^a Dra. Luciana Moreira Chedier e Prof. Dr. Daniel Sales Pimenta. Ao meu coorientador extraoficial Prof. Dr. Leandro Elias Morais, pois sem suas valiosas dicas e sugestões, esse trabalho poderia fracassar. Ao grande amigo e ex-orientador Dr. Mirton da Frota Morenz (Embrapa Gado-de-Leite), por toda a ajuda na análise estatística e, principalmente pela paciência em me traduzir e explicar o mundo da estatística.

Aos meus amigos que fiz no Laboratório de Fisiologia Vegetal: Aline Mystica, Cristiano Ferrara, Felipe Dornellas, Jober Conde, Henrique Munck. Sem a ajuda de vocês esse trabalho não seria possível!

Aos amigos do Laboratório Botânica Aplicada da UFJF, Chico, Myrela pela ajuda. Em especial ao amigo Mathias, por toda parceria e ajuda inestimável para executar as análises de óleo essencial, sem a qual eu estaria perdido até hoje. Obrigada a todos os alunos de Iniciação Científica que me ajudaram nesse período Camila, Raquel, Ivo, Gislaine, Henrique e Lígia.

Aos membros da Alemmar, Marton Spitz, Henrique Tozzi e Pietro Tivolazzi pelas oportunidades e atenção dispensadas.

Por fim, obrigado a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram com este trabalho!

À CAPES pelo financiamento da bolsa e ao PGECOL e a UFJF, pela infraestrutura e auxílio financeiro.

“Lasciate ogni speranza, voi che entrate”

Dante Alighieri

Sumário

1	INTRODUÇÃO	17
2	MATERIAL E MÉTODOS	22
2.1	Material Vegetal	22
2.2	Trocas gasosa e fluorescência da clorofila <i>a</i>	22
2.3	Curva de luz (<i>A/I</i>)	25
2.4	Quantificação de clorofilas e carotenoides	25
2.5	Quantificação do óleo essencial	26
2.6	Análise de crescimento e de conteúdo relativo de água	26
2.7	Análise estatística	26
3	RESULTADO	28
3.1	Condições ambientais durante o período experimental	28
3.2	Trocas gasosas e fluorescência da clorofila <i>a</i>	30
3.3	Análise de crescimento e conteúdo relativo de água.....	36
3.4	Curva de luz (<i>A/I</i>)	43
3.5	Quantificação do conteúdo de clorofilas e carotenoides	45
3.6	Quantificação do óleo essencial	47
4	DISCUSSÃO.....	48
4.1	Trocas gasosas e fluorescência da clorofila <i>a</i>	48
4.2	Análise de crescimento e de conteúdo relativo de água	52
4.3	Curva de luz (<i>A/I</i>)	55
4.4	Quantificação de clorofilas e carotenoides	56
4.5	Quantificação do óleo essencial	57
5	CONCLUSÕES.....	59

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS

A = taxa de assimilação líquida de CO_2

A_{gross} = taxa de fotossíntese bruta aparente

A/E = eficiência instantânea do uso da água

A/g_s = eficiência intrínseca do uso da água

AFE = área foliar específica

AFU = área foliar unitária

AFT = área foliar total

ALT = altura da planta

$\hat{A}IF$ = ângulo de inserção foliar

Car = carotenoides totais

C_a = concentração de CO_2 ambiente

CCLII = complexo coletor de luz do fotossistema II

Chl a = conteúdo de clorofila a

Chl b = conteúdo de clorofilas b

Chl a + b = conteúdo de clorofilas totais

Chl a/b = razão clorofila a e b

Chl a + b/ Car = razão clorofilas totais e carotenoides

C_i = concentração intercelular de CO_2

C_i/C_a = razão entre a concentração de CO_2 ambiente e a concentração intercelular de CO_2

COE = conteúdo de óleo essencial

E = transpiração

ETR = taxa da transporte de elétrons

F_0 = fluorescência inicial

F_m = fluorescência máxima

Fr_{MF} = fração de massa foliar

FSI = fotossistema I

$FSII$ = fotossistema II

FSF = fluxo luminoso fotossintético

F_v = fluorescência variável

F_v/F_m = eficiência fotoquímica máxima do FSII

F_v'/F_m' = eficiência de captura de energia pelos centros de reação abertos do FSII

g_s = condutância estomática

I_{comp} = ponto de compensação luminoso;

I_{max} = ponto de saturação luminoso máximo

J_T = taxa transporte de elétrons

J_C = taxa transporte de elétrons associada à carboxilação

J_O = taxa transporte de elétrons associada à oxigenação

J_T/A_{gross} = razão entre a taxa transporte de elétrons e fotossíntese bruta

MSF = massa seca de folhas

MSC = massa seca de caule

MSR = massa seca de raiz

MST = massa seca total

$N^{\circ}FL$ = número de folhas por planta

NPQ = coeficiente de extinção não-fotoquímico

P_{gmax} = fotossíntese bruta máxima

$P_{N(I_{max})}$ = fotossíntese líquida quando o FLF é máximo

P_E = excesso de energia absorvido pelo sistema de antenas do FSII que não foi utilizada fotoquimicamente e nem dissipada termicamente

qP = coeficiente de extinção fotoquímico

R_D = taxa de respiração no escuro

R_L = taxa de respiração na luz

R_P = fotorrespiração

RWC = conteúdo relativo de água

TAL = taxa assimilatória líquida

TCR = taxa de crescimento relativo

Φ_{FSII} = rendimento quântico do transporte de elétrons

$\phi_{I_{comp}}$ = rendimento quântico aparente no ponto de compensação luminoso

$\phi_{(I_{comp_I200})}$ = rendimento quântico aparente no ponto de compensação luminoso até a luminosidade de $200 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

RESUMO

Lippia alba (Mill.) N.E. Brown (Verbenaceae) é uma das espécies medicinais mais amplamente utilizadas no Brasil. Nas últimas décadas, grande número de trabalhos vem investigando e comprovando os efeitos farmacológicos dos componentes encontrados no óleo essencial dessa planta. Estudos relacionados à genômica demonstram a ocorrência de poliploidia natural na espécie, condição que pode interferir na composição e produção dessas substâncias. Em contrapartida, fatores ambientais, como a irradiância e disponibilidade hídrica, também são importantes modeladores da biossíntese dessas moléculas, podendo interagir com o fator genético. Diante do exposto, investigou-se os efeitos de níveis contrastantes de irradiância, a 100% (pleno sol) e 30% (à sombra), durante as épocas seca e chuvosa de cultivo, sobre as trocas gasosas e seus posteriores efeitos sobre o crescimento e a produção de óleo essencial em acessos de *L. alba* que possuíam três níveis de ploidia distintos (Di-, Tetra- e Hexaploide). Para a maioria dos parâmetros de trocas gasosas, as plantas cultivadas à sombra apresentaram valores menores quando comparados às plantas cultivadas a pleno sol, independentemente da época de cultivo. Em ambos os níveis de irradiância, o acesso tetraploide apresentou os menores valores para a fotossíntese líquida, bruta, fotorrespiração, condutância estomática e taxa de transporte de elétrons para carboxilação e oxigenação. Acessos cultivados à sombra apresentaram respostas tipicamente associadas a essa condição de luminosidade, com maior área foliar específica e unitária, alocação preferencial de biomassa em parte aérea e maior conteúdo de clorofilas, bem como valores menores em biomassa de raiz, massa total e taxa assimilatória líquida. Em comparação aos cultivados a pleno sol, todos os acessos cultivados à sombra apresentaram conteúdo de óleo essencial, em média, 40% menor. Quando cultivados a pleno sol o acesso diploide apresentou o maior conteúdo de óleo essencial, que foi em média 150% maior, que o observado para os acessos tetra- e hexaploide. À sombra, o conteúdo de óleo essencial do acesso diploide foi 120% maior que os demais. Entretanto, nessa condição, este acesso apresentou a menor biomassa total. Os resultados encontrados permitem concluir que o acesso diploide, independentemente da irradiância em que foi cultivado, apresentou o maior rendimento da produção de óleo essencial, sugerindo maior atividade das vias do metabolismo secundário, reduzindo o acúmulo de biomassa sob baixa irradiância.

Palavras-chave: biomassa, fluorescência, pigmentos, planta medicinal, poliploidia, sombreamento, trocas gasosas.

ABSTRACT

Lippia alba (Mill.) N.E. Brown (Verbenaceae) is one of the most widely used medicinal species in Brazil. In the last decades, a great number of works have been investigating and proving the pharmacological effects of the components found in the essential oil of this plant. Studies related to genomics demonstrate the occurrence of natural polyploidy in the species, a condition that may interfere in the composition and production of these substances. In contrast, environmental factors, such as irradiance and water availability, are also important modellers of the biosynthesis of these molecules, and may interact with the genetic factor. Considering the above, the effects of contrasting levels of irradiance, at 100% (full sun) and 30% (in the shade), during the dry and rainy seasons of cultivation, on the gas exchanges and their subsequent effects on growth were investigated and the production of essential oil in *L. alba* accesses that had three distinct levels of ploidy (Di-, Tetra- and Hexaploid). For most gaseous exchange parameters, shade-grown plants presented lower values when compared to plants grown in full sun, regardless of the growing season. In both levels of irradiance, tetraploid access presented the lowest values for liquid photosynthesis, crude, photorespiration, stomatal conductance and electron transport rate for carboxylation and oxygenation. Shade - grown accesses presented responses typically associated to this luminosity condition, with a greater specific and unitary leaf area, preferential allocation of biomass in aerial part and higher content of chlorophylls, as well as lower values in root biomass, total mass and net assimilation rate. Compared to those grown in the full sun, all accesses cultivated in the shade had an essential oil content, on average, 40% lower. When cultivated in full sun the diploid access had the highest essential oil content, which was on average 150% higher than that observed for the tetra- and hexaploid accessions. In the shade, the essential oil content of the diploid access was 120% greater than others accessions. However, in this condition, this access presented the lowest total biomass. The results show that diploid access, irrespective of the irradiance in which it was cultivated, presents the highest yield of essential oil production, suggesting higher activity of the secondary metabolism pathways, reducing the accumulation of biomass under low irradiance.

Keywords: biomass, fluorescence, pigments, medicinal plant, polyploidy, shading, gas exchange.

1 INTRODUÇÃO

Lippia alba (Mill.) N.E. Br. ex Britton & P. Wilson é uma espécie perene de hábito arbustivo que pertence à família Verbenaceae, sendo uma dentre as mais de 200 espécies que compõem o gênero (Salimena, 2002; Atkins, 2004). Apresenta ampla distribuição no território brasileiro onde é encontrada sob solos arenosos, até margens de corpos hídricos. No continente americano, os limites geográficos de ocorrências de indivíduos da espécie variam de regiões com clima tropical até temperado (Stefanini *et al.*, 2002), como as áreas úmidas ao norte da Argentina, até as áreas secas ao sul dos EUA (Ciccio e Ocampo, 2006). Essa notável capacidade adaptativa dos indivíduos, aos mais diversos ambientes é, em parte, consequência do alto grau de plasticidade fenotípica¹ que a espécie possui (Palacio-López e Nelson, 2008; Gianoli e Palacio-López, 2009).

L. alba é conhecida popularmente como erva cidreira, falsa melissa, chá de tabuleiro, erva cidreira do campo, salva-do-Brasil, salva-limão ou erva cidreira brava. Esses nomes, foram atribuídos à espécie devido a semelhança em aparência com *Melissa officinalis* L., e também por seu uso medicinal bastante comum feito pela população (Pierre, 2004). Fato, que contribuiu para que a espécie fosse incluída no formulário de fitoterápicos da farmacopeia Brasileira (Anvisa, 2011).

Principalmente ministrada sob a forma de chá, a infusão das folhas da espécie são empregadas para o tratar uma infinidade de distúrbios, tais como: ansiedade, insônia, febre, gripe, hipertensão, distúrbio gastrointestinais, cólicas menstruais, bronquite, dentre outras doenças (Hennebelle *et al.*, 2008). Esse amplo empenho na medicina popular levou a realização de estudos que vieram a confirmar as propriedades medicinais presente em *L. alba*, destacando-se a atividade antibacteriana e antifúngica (Antoun *et al.*, 2001; Oliveira *et al.*, 2006; Sena Filho *et al.*, 2006), antiviral (Abad *et al.*, 1997; Ruffa *et al.*, 2004; Andrighetti-Fröhner *et al.*, 2005), sedativa (Do Vale *et al.*, 2002), analgésica e anti-inflamatória (Viana *et al.*, 1998; Dos Santos Aguiar, 2006).

Tais propriedades farmacológicas, em sua maioria, são provenientes dos monos e sesquiterpenos presentes no óleo essencial extraído da espécie (De Abreu Matos *et al.*, 1996; Pino *et al.*, 1996; Terblanché e Kornelius, 1996). Dentre os quais, os mais comumente encontrados são: o 1,8-cineol, a carvona, o limoneno, o β -mirceno, o

¹Capacidade que um dado genótipo possui de originar fenótipos distintos em resposta a fatores ambientais a que a planta é exposta. Caracterize-se como um importante mecanismo para a adaptação em plantas (*cf.* Gianoli e Palacio-López (2009)).

cariofileno, a cânfora, o germacreno, o citral (geranial+neural) e o linalol (Julião *et al.*, 2003; Hennebelle *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2006), com destacada importância para esses dois últimos componentes. O linalol é um dos compostos de origem vegetal mais amplamente utilizados pela indústria, estando presente em mais de 70% dos produtos cosméticos comercializados (Camargo e De Vasconcelos, 2015). Além disso, o óleo essencial da espécie permite a separação da forma dextrógira do linalol (d-linalol) que é mais demandada pela indústria devido às suas propriedades aromáticas (Siani *et al.*, 2002). O que viabiliza *L. alba* como uma fonte economicamente viável para a obtenção de linalol, originalmente extraído da espécie arbórea ameaçada de extinção *Aniba roseadora* (pau-rosa) (Varty, 1998; Cncflora, 2012). O citral, por sua vez, é também tradicionalmente empregado na produção de essências e perfumes. Entretanto, estudos realizados nas duas últimas décadas demonstram uma possível atividade antitumoral, inicialmente constatada em células *in vitro* (Mesa-Arango *et al.*, 2009; Sobral *et al.*, 2014).

Além da produção de compostos de interesse, *L. alba* possui crescimentos vigorosos (Castro *et al.*, 2002). Sob condições favoráveis, a espécie pode produzir até 2000 kg/ha de massa seca (MS), com conteúdo de óleo que pode variar de 0,82 a 2,2% (p/p) (Siani *et al.*, 2002; Teles *et al.*, 2012), além de possuir ciclo curto de crescimento, fácil propagação e rusticidade. Todas essas características associadas conferem à espécie um promissor potencial para a exploração agrícola, seja como fonte de óleo e/ou para a fabricação de fitoterápicos, à exemplo do que foi feito com a espécie *Lippia graveolens*. Esta espécie do mesmo gênero é atualmente cultivada comercialmente na Costa Rica e México para uso medicinal, alimentício ou como fonte de extração de óleo essencial (Dellacassa, 2010).

Entretanto, os perfis químicos de espécies medicinais podem apresentar variações, tanto em volume, quanto em composição, decorrentes de fatores ambientais e/ou genéticos (Figueiredo *et al.*, 2008; Yamamoto *et al.*, 2008). Um dos primeiros estudos a investigar o perfil químico em *L. alba* foi realizado por Tavares *et al.* (2005). Estes autores descreveram três diferentes quimiotipos para a espécie, citral, carvona e linalol, e concluíram, que tal variação do perfil químico poderia estar relacionada aos genótipos distintos. Hipótese que, mais tarde, foi confirmada com a constatação de poliploidia natural na espécie (Pierre *et al.*, 2011; Reis *et al.*, 2014). Recentemente, Viccini *et al.* (2014) investigaram a variação do perfil químico em *L. alba* decorrente dos traços genéticos, cultivando os indivíduos sob mesma condição ambiental. Estes autores

observaram marcadamente três grandes grupos de acessos: plantas diploides ($n = 30$), tetraploides ($n = 60$) e triploides ($n = 45$). Estas plantas, apresentaram o citral e o linalol como componente majoritário do óleo, o que evidencia uma forte correlação entre o perfil químico e o genótipo de cada acesso, entretanto, o grau de influência dos fatores ambientais é ainda controverso. Sob condições distintas de cultivo um mesmo genótipo pode apresentar diferenças tanto qualitativas, quanto quantitativas, em seu perfil de óleo essencial (Teles *et al.*, 2012). Condição esta, que pode estar relacionada a mecanismos de regulação genéticos e epigenéticos, sob as vias de produção de metabolitos secundários ainda não completamente elucidadas (Batista *et al.*, 2016).

Dentre os fatores ambientais, a luminosidade é um fator chave, pois influencia diretamente um grande número de rotas metabólicas em plantas superiores (Chen *et al.*, 2004). A algumas décadas se sabe que a luz é diretamente responsável pela ativação enzimática da fotossíntese e além de modular estágios do crescimento e desenvolvimento das plantas como florescimento e germinação. Entretanto, plantas exposta a condições lumínicas distintas podem apresentar diferenças na produção de metabolitos secundários (Akula e Ravishankar, 2011; Alvarenga *et al.*, 2015). Em geral, o aumento da irradiância é acompanhado do incremento na síntese de metabolitos secundários, como foi observado para *Ocimum basilicum* L. *in vivo* (Chang *et al.*, 2008), e para *Zingiber officinale* Rosc. (Anasori e Asghari, 2009) e *Achillea millefolium* L. (Alvarenga *et al.*, 2015) *in vitro*. Em estudo recente, Batista *et al.* (2016) ao cultivar diferentes acesso de *L. alba* *in vitro* sob espectros de luminosos distintos, constatou diferenças entre os componentes majoritário do óleo essencial da espécie. Esses achados presentes na literatura, podem tanto estar relacionados como o efeito da sinalização exercida pela luz e/ou pela alteração na capacidade de assimilação de CO₂. Pois, a atividade do metabolismo secundário guarda estreita relações com metabolismo primário, logo, as sínteses dos componentes do óleo essencial são diretamente proporcionais a capacidade fotossintética da planta (Chang *et al.*, 2008).

Entretanto, sob condições de campo, onde há interações mais complexas entre as características genéticas e demais fatores, além da irradiância, a relação entre metabolismo primário e secundário pode não estar tão diretamente relacionadas. Durante o seu processo de desenvolvimento, as plantas tiveram que lidar com a relação custo/benefício associada ao crescimento, sobrevivência e reprodução, o que deu a origem a um possível “*trade-off*” (Matyssek *et al.*, 2014), no qual ela deve equilibrar dinamicamente a perda e a aquisição de recursos provenientes do ambiente (i.e. carbono,

água e nutrientes) mediante sua capacidade individual (Matyssek et al., 2005). O dinamismo apresentado durante o desenvolvimento vegetal é explicável pela ‘teoria do crescimento e diferenciação’, proposta por Loomis (1953), revista e ampliada por Herms e Mattson (1992) e Matyssek (2001). Essa teoria propõe que, à medida que os recursos ambientais permitam, o aumento da produtividade primária bruta aproxima do seu nível máximo, em paralelo, o crescimento vegetal e os recursos de defesa respondem de maneira inversa entre si, sob a forma de um *trade-off* (Matyssek et al., 2005). No entanto, a capacidade de exibir ou não esse *trade-off* é tida como uma característica genotípica (Haugen et al., 2008), logo, variando até mesmo, entre indivíduos de uma mesma espécie.

Tal teoria, contudo, pode não ser aplicável em cenários de forte restrição de recursos, como em níveis de sombreamento intenso. Nesse caso, pela redução total do *pool* de fotoassimilados (esqueleto de carbono), haverá restrição generalizada na capacidade de crescimento e defesa (Glynn et al., 2007). Sob estas condições, as plantas realocam boa parte do carbono assimilado em crescimento diferencial de seus órgãos a fim de compensar a limitação de recursos imposta pelo ambiente. Em outros termos, plantas submetidas à limitação de recursos acima do solo, como luz e CO₂, irão alocar sua biomassa em parte aérea (ramos e folhas). Em contraste, plantas submetidas à baixa disponibilidade de água e nutrientes no solo, irão alocar boa parte do carbono assimilado em biomassa de raiz. Esse comportamento é traduzido pela “teoria do crescimento funcional” proposta por Brouwer (1962), e mais recentemente pela “teoria da partição ótima”(Gedroc et al., 1996) ou “hipótese do crescimento equilibrado” (Shipley e Meziane, 2002).

Plantas aclimatadas à baixa irradiância apresentam menor taxa assimilatória líquida e menor eficiência de carboxilação (Valladares e Niinemets, 2008). Isso faz com que a assimilação de carbono e nutrientes apresente maior custo energético. Além disso, sob À sombra há uma baixa disponibilidade de ATP, NADPH e de intermediários do ciclo de Calvin para as rotas metabólicas secundárias. Em contraste plantas aclimatadas à alta irradiância apresentam maior eficiência de assimilação de carbono. Todavia, níveis elevados de irradiância podem causar um excedente na formação de poder redutor (NADPH), acima da demandada para a fase bioquímica da fotossíntese. Isso faz com que a transferência de elétrons entre os fotossistemas II e I seja parcialmente paralisada, culminando na geração de espécies reativas de oxigênio (EROs) (Asada, 2006), que podem destruir o aparato fotossintético.

Sob estas duas condições de luminosidade, irradiância elevada e sombreamento, a síntese de terpenos está fortemente associada à capacidade fotossintética da planta. Segundo Sangwan *et al.* (2001), o conteúdo disponível de gliceraldeído-3-fosfato e piruvato intraplastidial está ligado à biossíntese de terpenos. Esses autores observaram que em *Mentha piperita*, o aumento do conteúdo de terpenos foi proporcional aos aumentos da atividade da RUBISCO e da glicolato-oxidase. Essas proposições indicam que a produção e a utilização dos fotoassimilados exercem algum controle sobre a produção de óleo essencial (Clark e Menary, 1980).

Em plantas mantidas sob condições de estresses (e.g.: seca e alta irradiância), a biossíntese de óleo essencial pode ter uma função de dissipação do excesso de poder redutor. Nessa condição, as plantas empregam mecanismos de dissipação não-fotoquímicos e bioquímicos para dissipar o excedente de energia absorvido e minimizar a fotoxidação. Entretanto, o acúmulo de NADPH + H⁺ pode levar ao aumento da síntese de terpenos, sugerindo que a síntese de metabólitos secundários auxiliaria no controle da produção de radicais livres (Selmar e Kleinwächter, 2013; Kleinwächter *et al.*, 2015; Kleinwächter e Selmar, 2015).

Diante do exposto, no presente estudo, se investigou durante as épocas seca e chuvosa, os efeitos de níveis contrastantes de irradiância (100 e 30%) sobre os parâmetros de trocas gasosas, e seus posteriores efeitos sobre o crescimento e a produção de óleo essencial em três acessos (diploide; tetraploide e hexaploide) de *L. alba*.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Material Vegetal

Os experimentos foram conduzidos nas dependências da Estação Experimental de Cultivo e Manutenção de Plantas do Departamento de Botânica–UFJF (21° 41' 31" S; 43° 26' 15" O; 678 m altitude), em Juiz de Fora, Minas Gerais. Foram utilizados clones da espécie *Lippia alba* estabelecidos no Banco de Germoplasma do Laboratório de Genética e Biotecnologia-UFJF. Empregou-se neste estudos três acessos da espécie com níveis de ploidia distintos: diploide (BGEN-88) (2n=30), tetraploide (BGEN-47) (2n=45) e hexaploide (BGEN-42) (2n=90). Esses acessos, foram cultivados sob dois níveis de irradiância, 100 e 30 %, resultando em um fatorial 2 x 3, com seis repetições por tratamento e em delineamento inteiramente casualizado (DIC).

O material vegetal utilizado foi obtido por enraizamento de estacas semi-lenhosas de 25 cm de comprimento, que apresentavam três gemas axilares e diâmetro uniforme. O material vegetal foi tratado em solução de ácido indol-3-butírico (AIB) na concentração de 0,29 mmol L⁻¹, utilizando-se o método da imersão lenta durante 24h (Hartmann e Kester, 1983). Após o enraizamento, as estacas foram transferidas para vasos de 9 L (31 x 23 x 19 cm) contendo substrato composto de terra:areia:bovino curtido (3:2:1, v/v/v), alocadas nos ambientes de cultivo supracitados. Durante todo o período de condução dos experimentos o substrato foi mantido à capacidade de campo.

2.2 Trocas gasosa e fluorescência da clorofila *a*

Os parâmetros de trocas gasosas e de fluorescência da clorofila foram determinados em intervalos aproximados de dois meses, de março de 2016 a março de 2017, perfazendo portanto as quatro estações do ano. As medidas de trocas gasosa foram realizadas nas seguinte datas (Outono - 01/06 a 13/06/2016; Inverno - 02/08 a 12/08/2016; Primavera – 02/11 a 07/11/2016; Verão - 09/03 a 14/03/2017). Contudo, para a avaliação foram consideradas apenas duas estações, seca (outono e inverno) e chuvosa (primavera e verão). As mediadas de trocas gasosas foram realizadas entre 8:00

- 11:00 h utilizando-se um analisador de gases a infravermelho LI-6400-XT (Li-Cor Bioscience, Lincoln, Nebraska, USA), sob fluxo luminoso fotossintético (FLF) de 1000 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, com 10 % de luz azul e concentração de CO_2 ambiente em torno da folha (C_a). Para as referidas medidas, foi utilizada uma folha por planta completamente expandida em boas condições fitossanitárias, pertencente ao 4º ou 5º nó, contado a partir do ápice do maior ramo. Foram mensuradas a taxa de assimilação líquida de carbono (A), a condutância estomática (g_s), a transpiração (E), a concentração interna de carbono (C_i), a razão entre concentrações interna e externa de CO_2 (C_i/C_a). A eficiência do uso da água foi calculada pela razão A/E (eficiência instantânea) e pela A/g_s (eficiência intrínseca), conforme Da Matta *et al.* (2002).

A fluorescência da clorofila a , foi mensurada utilizando-se o fluorômetro integrado à câmara do analisador de gás infravermelho Li-Cor 6400-XT (Li-Cor Bioscience, Lincoln, Nebraska, USA). Nas folhas adaptadas à luz, a fluorescência em estado estacionário (F_s), foi medida após o registro dos parâmetros de trocas gasosas. Aplicou-se um pulso de luz actínica saturante ($8.000 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para se estimar a fluorescência máxima sob a luz (F_m'). Para a obtenção da fluorescência inicial em folhas adaptadas à luz (F_o'), a luz actínica foi desligada e a iluminação vermelha distante foi aplicada ($2 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A fluorescência e a respiração mitocondrial no escuro (R_D), foram mensuradas durante a noite de 22:00 às 4:00 h. A fluorescência inicial (F_o) foi determinada empregando-se um fluxo luminoso modulado de baixa intensidade ($0,05 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de vermelho distante, subsequentemente, a fluorescência máxima (F_m) foi medida aplicando-se um pulso de luz actínica saturante ($8000 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) durante 1 s.

Com base nos parâmetros aferidos, calculou-se, segundo Schreiber *et al.* (1995), a eficiência fotoquímica máxima do FSII, conforme a equação: $(F_v / F_m) = ((F_m - F_o) / F_m)$. A eficiência na captura de energia pelos centros de reação abertos dos FSII foi avaliada empregando-se a fórmula $(F_v'/F_m') = (F_m' - F_o')/F_m'$, conforme Logan *et al.* (2007). O coeficiente de extinção fotoquímico (qP) e o coeficiente de extinção não-fotoquímico (NPQ) foram calculados através das seguintes equações: $qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$ e $NPQ = (F_m/F_m') - 1$. O excesso de energia absorvido pelo sistema de antenas do FSII, que não foi utilizada fotoquimicamente e nem dissipada termicamente (P_E), foi calculado conforme Demmig-Adams *et al.* (1996), pela equação $P_E = F_v'/F_m' \times (1 - qP)$.

O rendimento quântico do FSII (Φ_{FSII}) foi obtido segundo a equação: $\Phi_{FSII} = ((F_m' - F_s) / F_m')$ (Genty *et al.*, 1989), a partir da qual foi calculada a taxa aparente de transporte de elétrons (J_T) = $\Phi_{FSII} * FLF * \beta * \alpha$; onde β é um fator que contribui para a particionamento da energia entre FSII e FSI, assumido como 0,5. Isso indica que a energia de excitação é distribuída igualmente entre os dois fotossistemas, e α é a absorvância dos tecidos foliares, assumido como 0,87 (Genty *et al.*, 1989; Maxwell e Johnson, 2000).

Através da R_D obtida, estimou-se a respiração mitocondrial na presença de luz (R_L), conforme Lloyd *et al.* (1995), sendo calculada segundo a equação:

$$R_L = (0,5 - 0,05 \ln (FLF)) R_D$$

A partir dos valores observados para J_T neste experimento, considerou-se que tais valores corresponderam exclusivamente ao fluxo de elétrons empregados no ciclo de oxigenação e carboxilação da Rubisco. Portanto, considerou-se que a demanda de elétrons necessárias para tais eventos possam ser representadas matematicamente por:

$$J_T = J_C + J_O$$

A partir J_T , calculou-se a taxa de transporte de elétrons associada a carboxilação (J_C), taxa de transporte de elétrons associada com oxigenação (J_O) e a taxa de fotorrespiração da Rubisco (R_P), segundo as equações deduzidas por Valentini *et al.* (1995).

$$J_C = 1/3 [J_T + 8 (A + R_D)]$$

$$J_O = 2/3 [J_T + 4 (A + R_D)]$$

$$R_P = 1/12 [J_T - 4(A + R_D)]$$

Com os valores obtidos para a R_P , A e g_s , calculou-se a taxa fotossintética bruta real (A_{gross}) e a razão J_T / A_{gross} (Da Matta *et al.*, 2015).

2.3 Curva de luz (A/I)

As curvas (A/I) foram realizadas durante a manhã (de 8:00 às 11:00h), entre os dias 10/01 a 18/01/2017. Para tal variou-se a FLF de 0 a 2500 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mantendo-se C_a à 400 μmol de $\text{CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ de ar, a temperatura de folha a 25° C, com a umidade relativa do ar entre 50 - 60%, déficit de pressão de vapor entre 1 – 2 kPa. Foram mensuradas quatro plantas de cada tratamento tomadas aleatoriamente, totalizando 24 unidades amostrais. Os dados obtidos com as curvas foram ajustados utilizando-se o programa desenvolvido por Lobo *et al.* (2013) em Microsoft Excel®. Através do qual foi determinado a fotossíntese bruta máxima (P_{gmax}), a fotossíntese líquida quando o FLF é máximo ($P_{N(I_{max})}$), o ponto de compensação luminoso (I_{comp}); o ponto de saturação luminoso máximo (I_{max}), o rendimento quântico aparente no ponto de compensação luminoso ($\phi_{I_{comp}}$), e o rendimento quântico aparente no ponto de compensação luminoso até a luminosidade de 200 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($\phi_{(I_{comp_I200})}$).

2.4 Quantificação de clorofilas e carotenoides

Os conteúdos de clorofilas (Chl *a*; Chl *b*) e de carotenoides (Car) foram determinados em acetona 80% segundo Lichtenthaler (1987). Para esta análise, coletou-se os tecidos vegetais provenientes da mesma folha em que se mediu as trocas gasosas e a fluorescência durante o verão. Estas, foram coletadas no dia 15/03/2017 entre 9:00 e 10:00 h e acondicionadas em caixa térmica contendo gelo. Logo em seguida as amostras foram conduzidas ao laboratório, pesadas e armazenadas a -16° C. O tecido vegetal previamente pesado foi então macerado com N_2 líquido com o auxílio de almofariz e pistilo. Para se evitar possível efeito adverso decorrente do armazenamento, a extração dos pigmentos e a leitura em espectrofotômetro foram feitas em lotes de seis unidades amostras, cada qual, sendo uma repetição de cada tratamento. Toda a análise foi terminada 12h depois do horário de coleta, o que visa garantir a confiabilidade dos dados obtidos. O conteúdo encontrado para os pigmentos foram representados como base na massa fresca.

2.5 Quantificação do óleo essencial

Foram coletadas a massa foliar de três plantas de *L. alba*, totalizando 18 unidades amostrais durante o verão (17/03/2017), entre 8:00 e 10:00h. As amostras foram então levadas ao laboratório e em seguida estocadas à -16° C por um período máximo de 72h. Para a hidrodestilação do óleo, as amostras ainda congeladas foram colocadas em um balão de 12 L contendo 6 L de água deionizada, sob manta aquecedora acoplada a um aparelho tipo Clevenger. O processo de hidrodestilação foi mantido ininterruptamente por 3h. Após este período, volume de óleo obtido foi quantificado e estocado em frascos de vidro cobertos com papel alumínio sob refrigeração à -16° C (Anvisa, 2010). Após extração, as folhas utilizadas foram acondicionadas em sacos de papel e secas à 75° C em estufa circulação até alcançarem massas constantes, sendo posteriormente pesadas. Com base na massa seca de folhas e no volume de óleo obtido, calculou-se o conteúdo de óleo essencial (COE).

2.6 Análise de crescimento e de conteúdo relativo de água

A análise de crescimento foi realizada ao final do período experimental e para tal foi 3 de folhas (N° FL); a área foliar total (AFT); a área foliar unitária (AFU); e a massa seca de folha, (MSF), caule (MSC), raiz (MSR) e total (MST). Com base nesses valores, calculou-se a taxa de crescimento relativo (TCR) conforme a equação: $TCR = (\ln X_2 - \ln X_1) / (t_2 - t_1)$ (Hunt *et al.*, 2002), a taxa assimilatória líquida instantânea (TAL) (Vernon e Allison, 1963), a área foliar específica (AFE) e a fração de massa foliar (FrMF). Além desses parâmetros, calculou-se também o conteúdo relativo de água (RWC) (Barrs e Weatherley, 1962).

2.7 Análise estatística

Os parâmetros de trocas gasosas e de fluorescência foram analisados como medidas repetidas no tempo, em esquema de parcela subdividida (“*split plot in time*”) empregando-se modelo misto. Para tal, agrupou-se os valores observada para as medidas realizadas durante o outono e o inverno, representando assim a estação seca, e para a

primavera e o verão, representando a estação chuvosa. Foram considerados efeitos fixos, o acesso, os níveis de irradiância e a sua interação, separadamente em cada estação (seca e chuvosa). Considerou-se como efeitos aleatórios a repetição aninhada ao acesso e o erro usado pelo procedimento MIXED. As médias foram comparadas utilizando-se a diferença mínima significativa de Fischer (PDIFF) para $P < 0,05$, empregando-se o programa SAS (v.9.0).

Os parâmetros mensurados ao final do período experimental (março/2017), como análise de crescimento, curva de resposta a irradiância (A/I), conteúdos de pigmentos e o conteúdo de óleo essencial, foram submetidos à análise de variância (ANOVA). Também se considerou como fatores da variação, o acesso, o nível irradiância e sua interação. As diferenças entre as médias foram comparadas pelo teste de Tukey (1953) (acesso ou interação) e pelo teste T (irradiância) a 5% de significância ($P < 0,05$)

3 RESULTADO

3.1 Condições ambientais durante o período experimental

A região na qual foi conduzida o estudo é classificada como CWA mesotérmico segundo Köppen (Kottek *et al.*, 2006), com verões chuvoso e inverno seco. Diante disso e como supracitado, optou-se por dividir as avaliações de trocas gasosas em apenas época seca e chuvosa, pois acredita-se que a variação da média a anual de temperatura não é suficiente para promover redução no crescimentos de plantas C3. Essas redução, em geral, ocorre pela diminuição da precipitação e umidade relativa do ar, sendo suplantada pela irrigação a que as planta forma submetidas (Figura 1).

Em relação à distribuição das chuvas, essa se concentrou no final da primavera e verão, sendo o valor máximo diário registrado durante o experimento de 37 mm. Durante o período experimental, a temperatura média diária manteve-se sempre acima de 10° C e abaixo de 25° C, faixa que é considerada propicia ao crescimento vegetal (Figura 1).

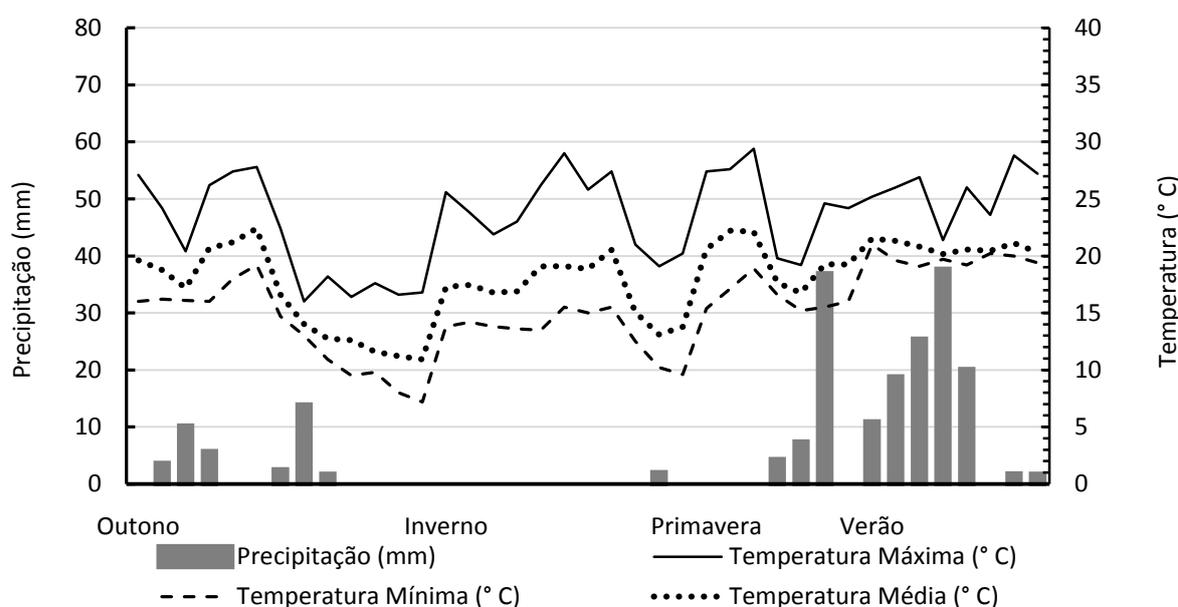


Figura 1 - Valores de precipitação e temperatura máxima, mínima e média, registradas em Juiz de Fora –MG durante o período experimental.

A temperatura do ar (Temp. Ar) e a temperatura das folhas (Temp. Folha) obtidas durante as medições de trocas gasosas com LI-6400 XT, demonstraram que a faixa de temperatura nos ambientes mantiveram-se ente 22 e 26° C, intervalo esse, considerado ótimo para a atividade da Rubisco de acordo com a literatura existente (Figura 2).

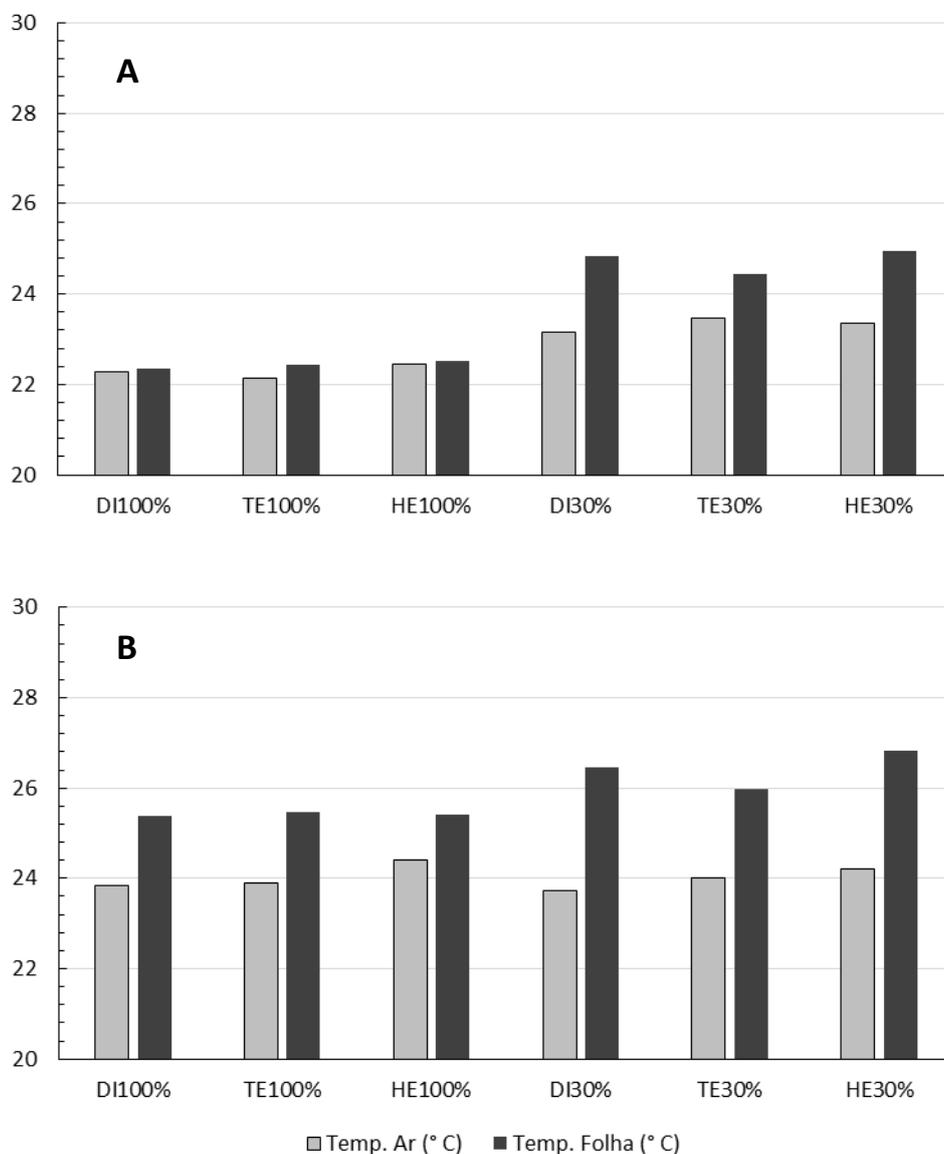


Figura 2 – Valor da temperatura do ar (Temp. Ar) e da temperatura foliar medida em plantas de *Lippia alba* (Temp. Folha) registradas durante as medidas de trocas gasosas, durante a época seca (A) chuvosa (B). Legenda: acesso diploide cultivado a pleno sol (DI100%), acesso tetraploide cultivado a pleno sol (TE100%), acesso hexaploide cultivado a pleno sol (HE100%), acesso diploide cultivado à sombra (DI30%), acesso tetraploide cultivado à sombra (TE30%), acesso hexaploide cultivado à sombra (HE30%)

3.2 Trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

Os níveis de irradiância afetaram significativamente a maioria das variáveis estudadas. Somente E e Fv'/Fm' , durante a estação seca, não apresentaram diferença significativa em resposta ao nível de irradiância (Tabela 1).

Quanto aos efeitos relacionados aos diferentes acessos de *L. alba*, as variáveis E , NPQ e J_T/A_{gross} , não apresentaram diferenças significativas em ambas as estações (Tabela 1).

O efeito de interação (irradiância x acesso) foi constatado nas variáveis C_i , C_i/C_a , R_D , R_L , A/E , A/g_s , Fv/Fm , Fv'/Fm' , qP e P_E . Contudo, R_D , R_L e Fv'/Fm' apresentaram interação significativa somente durante a estação seca, enquanto A/E e Fv/Fm , somente durante a estação chuvosa. As demais variáveis apresentaram interação em ambas às estações (Tabela 2).

Em geral, o nível de irradiância mais baixo provocou redução na maioria dos parâmetros fotossintéticos em comparação aos cultivados a pleno sol. Em acessos cultivados à sombra, independentemente do nível de ploidia, foram observados valores 45 e 43% menores em A , 72 e 62 % em R_P , 22 e 30% em g_s , 28 e 58 % em NPQ, 59 e 53 % em Φ_{FSII} , 60 e 55% em J_T , 53 e 49% em J_C , 55 e 52 % em J_O , 53 e 50 % em A_{gross} , 15 e 11% em J_T/A_{gross} , durante a estação seca e chuvosa, respectivamente. As variáveis E e Fv'/Fm' somente apresentaram diferenças durante a estação chuvosa. Os acessos cultivados à sombra apresentaram valores 25% menores para E e 4% menores para Fv'/Fm' , em comparação aos acessos cultivadas a pleno sol (Tabela 1).

Quanto ao efeito isolado do acesso, plantas diploides e hexaploides apresentaram os maiores valores para as variáveis A durante as estação seca, e para J_C , J_O e A_{gross} , em ambas as estações. Os valores observados para o acesso hexaploide foram em média 24% maiores para A , 21% para J_C , 19% para J_O e 2 % para A_{gross} , em comparação aos acessos tetraploide. Já entre os acessos di- e tetraploide, diploides apresentaram valores 8% maiores para A e 9% maiores para J_C , J_O e A_{gross} , durante a estação seca. Durante a estação chuvosa, os acessos di- e hexaploide apresentaram os maiores valores para R_P , que foram cerca de 29% maior em comparação ao acesso tetraploide (Tabela 1).

Os parâmetros C_i e C_i/C_a apresentaram comportamento semelhante nas duas estações. O efeito do acesso em cada nível de irradiância apontou que durante a estação seca, os acessos diploides e hexaploides cultivados a pleno sol demonstrou maiores valores de C_i e C_i/C_a , que foram 13% maiores, em comparação ao acesso tetraploide

também cultivados a pleno sol. Todavia, durante a estação seca, não foram constatadas diferenças para essas variáveis entre os acessos cultivados à sombra. Durante a estação chuvosa, os acessos tetra- hexaploides mantidos a pleno sol apresentaram os valores mais elevados para C_i e C_i/C_a , estes foram 12% maiores que o valor observado para o acesso diploide. Entre os acessos cultivados à sombra, o acesso tetraploide, apresentou o maior valor de C_i e C_i/C_a , sendo 14% maior em comparação aos acessos di- e hexaploide (Tabela 2).

O efeito de interação entre os níveis de irradiância e um determinado acesso, demonstraram que o acesso tetraploide cultivado à sombra, apresentou o maior valor para C_i e C_i/C_a em relação ao seu respectivo par cultivado a pleno sol em ambas as estações. Durante a estação seca, esses valores foram aproximadamente 24 e 19% maiores e, durante a estação chuvosa, cerca de 20 e 17% maiores, para C_i e C_i/C_a , respectivamente (Tabela 2).

Tabela 1 – Valores médios dos parâmetros de fotossíntese e fluorescência *a* em plantas de *Lippia alba* em resposta ao nível irradiância e ao acesso, em cada estação seca e chuvosa. Abreviaturas: fotossíntese líquida (*A*), fotorrespiração da Rubisco (*R_P*) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); condutância estomática (*g_s*), transpiração (*E*) ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); eficiência instantânea de uso da água (*A/E*) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$); eficiência fotoquímica máxima do FSII (*Fv/Fm*); coeficiente de extinção não-fotoquímico (*NPQ*); rendimento quântico do FSII (ΦFSII); taxa de transporte de elétrons aparente (*J_T*), taxa de transporte de elétrons utilizados para carboxilação(*J_C*), taxa de transporte de elétrons utilizados para oxigenação(*J_O*) ($\mu\text{mol e}^- \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); taxa de fotossíntese bruta real (*A + R_L + R_P*) (*A_{gross}*) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); razão entre a taxa de transporte de elétrons e a taxa de fotossíntese bruta real (*J_T /A_{gross}*) ($\mu\text{mol e}^- \mu\text{mol CO}_2^{-1}$)

Parâmetros	Estação	Irradiância		Acessos		
		100%	30%	DI	TE	HE
<i>A</i>	Seca	13,20*	7,21	9,97ab	9,23b	11,41a
	Chuvosa	13,09*	7,40	11,03	9,08	10,62
<i>R_P</i>	Seca	6,18*	1,75	4,04	3,70	4,17
	Chuvosa	7,32*	2,76	5,12ab	4,36b	5,64a
<i>g_s</i>	Seca	180*	140	160a	130b	170a
	Chuvosa	230*	160	180	200	200
<i>E</i>	Seca	1,91	1,90	2,04	1,66	2,02
	Chuvosa	3,47*	2,62	2,80	3,16	3,17
<i>A/E</i>	Seca	7,76*	4,16	5,65	6,11	6,13
	Chuvosa†	4,35*	3,16	4,42a	3,28b	3,56b
<i>Fv/Fm</i>	Seca	0,82*	0,79	0,81	0,79	0,81
	Chuvosa†	0,82*	0,80	0,82a	0,80b	0,80b
<i>Fv'/Fm'</i>	Seca†	0,53	0,54	0,51b	0,55a	0,55a
	Chuvosa	0,53*	0,51	0,53	0,51	0,53
<i>NPQ</i>	Seca	1,95*	1,40	1,85	1,80	1,58
	Chuvosa	4,27*	1,81	3,29	3,25	2,59
ΦFSII	Seca	0,29*	0,12	0,20	0,19	0,22
	Chuvosa	0,32*	0,15	0,25a	0,21b	0,25a
<i>J_T</i>	Seca	128*	51	89	82	97
	Chuvosa	142*	64	107a	90b	112a
<i>J_C</i>	Seca	79*	37	57ab	52b	63a
	Chuvosa	83*	42	66a	55b	66a
<i>J_O</i>	Seca	121 *	54	87ab	80b	95a
	Chuvosa	130*	63	102a	85b	104a
<i>A_{gross}</i>	Seca	19,6*	9,2	14,2ab	13,1b	15,8a
	Chuvosa	20,80*	10,50	16,50a	13,80b	16,66a
<i>J_T /A_{gross}</i>	Seca	6,52*	5,52	6,11	5,96	5,99
	Chuvosa	6,87*	6,14	6,44	6,44	6,64

Médias assinaladas com asteriscos apresentaram diferenças significativas entre os dois níveis de irradiância. Médias seguidas pelas mesmas letras minúscula a não apresentam diferenças significativas entre os acessos. Estações marcadas com † apresentaram interação significativa e foram demonstradas na tabela 2. As médias foram comparadas pela diferença mínima significativa de Fischer (PDIFF) ($P < 0,05$).

Durante a estação seca, somente o acesso hexaploide cultivado a pleno sol apresentou interação significativa para as variáveis R_D e R_L . As plantas hexaploides cultivadas a pleno sol apresentaram R_D 60 e 86% maior, em comparação aos acessos di- e tetraploide mantidos sob mesmo nível de irradiância. Já para a variável R_L , o acesso hexaploide apresentou valores 58 e 90% maiores, respectivamente, também em comparação a esses dois acessos (Tabela 2). Ao se observar ao efeito da irradiância sobre um mesmo acesso, novamente, apenas plantas hexaploides apresentaram diferenças quando cultivadas à sombra. Estes indivíduos, apresentaram valores 47% menores para R_D e R_L em comparação às plantas hexaploides cultivadas a pleno sol. (Tabela 2).

Durante a estação chuvosa, tanto A/E quanto A/g_s apresentaram padrão semelhante nos acessos cultivados a pleno sol, com valores mais baixos em resposta ao aumento da ploidia. Valores mais elevados foram observados nos acessos di- e tetraploide mantidos a pleno sol. Nesses acessos, os valores observados para A/E e A/g_s foram ~39% maiores em comparação ao acesso hexaploide. Quando cultivados à sombra, de forma inversa, o acesso tetraploide apresentou os menores valores para A/E e A/g_s . Estes valores foram 38% menores, em comparação aos acessos di- e hexaploide, também cultivados à sombra (Tabela 2).

Quanto aos efeitos dos níveis de irradiância sobre um determinado acesso, durante a estação chuvosa, foram observados diferenças para os acessos di- e tetraploide. As plantas diploides cultivadas à sombra, exibiram valores de A/E e A/g_s , 27 e 23% menores, em comparação ao seu respectivo acessos cultivados pleno sol. Em plantas tetraploides cultivadas à sombra, esses valores foram ainda mais baixos, cerca de 49 e 46% menores para A/E e A/g_s , respectivamente, em comparação a plantas do mesmo acesso cultivadas pleno sol. Durante a estação seca, foram observadas diferenças para os acessos tetra- e hexaploide. Estes, quando cultivados à sombra, apresentaram valores 26 e 33% menores para A/g_s em comparação as plantas de mesmo acessos cultivadas a pleno sol.

Para a relação F_v/F_m , houve interação apenas para a estação chuvosa, entre os acessos cultivados à sombra. Nesse ambiente, o acesso diploide apresentou valor, em média 3% mais elevados para F_v/F_m em comparação aos acessos tetra- e hexaploide (Tabela 2).

Foi observada interação significativa para a relação F_v'/F_m' somente na estação seca. Acessos di- e hexaploide cultivados a pleno sol apresentaram valores 4% maiores

para essa variável em comparação ao acesso tetraploide cultivado sob mesmo irradiância. Quando cultivados a sombra, o acesso tetraploide apresentou F_v'/F_m' 16% mais elevado que o acesso diploide e 5% maior que o hexaploide.

Quando os efeitos dos níveis de irradiância foram avaliados em relação a cada acessos, observaram-se diferenças significativas entre as plantas di- e tetraploides para F_v'/F_m' . Plantas diploides cultivadas à sombra apresentaram valores 6% menores, em comparação as plantas de mesmo acesso cultivadas a pleno sol. Em contrapartida, para plantas tetraploides mantidas à sombra, foi observado valores 14% maiores para F_v'/F_m' , em comparação as plantas cultivadas a pleno sol (Tabela 2).

Para as variáveis qP e P_E , somente foram observadas diferenças significativa entre os acessos cultivados à sombra. Os acessos di- e hexaploide apresentaram valores de qP em média, 73 e 65% maiores durante as estações seca e chuvosa, respectivamente, em comparação ao acesso tetraploide. Entretanto, para a variável P_E , os valores foram observados para o acesso tetraploide mantido à sombra, foram 26 e 18% maiores durante as estações seca e chuvosa, nesta ordem, em comparação ao acesso di- e hexaploide (Tabela 2).

Em resposta aos efeitos dos níveis de irradiância sobre um determinado acesso, observou-se que, independentemente das estações avaliadas, plantas cultivadas à sombra apresentaram os menores valores para qP e, em contraste, os maiores valores para P_E . Os acessos di- e hexaploide mantidos à sombra, apresentaram valores para qP 54 e 46% menores, em comparação aos seus pares cultivados a pleno sol durante a estação seca e chuvosa. Plantas tetraploides, quando mantidas à sombra, apresentaram valores 73 e 67% menores para essa mesma variável, em comparação as plantas cultivadas a pleno sol, durante as estações seca e chuvosa, respectivamente. Para a variável P_E , em ambas as estações, observou-se que os acessos di- e hexaploide cultivados à sombra apresentaram valores 62% maiores em comparação aos seus respectivos acessos cultivados a pleno sol. Plantas do acesso tetraploide cultivadas à sombra exibiram valores para P_E , em média, 97% maiores, em comparação as plantas tetraploides cultivadas sob sol pleno.

Tabela 2 – Valores médios dos parâmetros de fotossíntese em plantas de *Lippia alba* que apresentaram interação significativa ($P < 0,05$) entre os níveis de irradiância e os diferentes acesso em cada estação, Abreviaturas: concentração interna de CO_2 (C_i) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ ar}$); razão entre a concentração interna de carbono e a do ambiente (C_i/C_a); taxa de respiração no escuro (R_D), taxa de respiração na luz (R_L) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); eficiência instantânea de uso da água (A/E), eficiência intrínseca de uso da água (A/g_s) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$); eficiência fotoquímica máxima do FSII (F_v/F_m); eficiência na captura de energia pelos centros de reação abertos dos FSII (F_v'/F_m'); coeficiente de extinção fotoquímico (qP); excesso de energia absorvido pelo sistema de antenas do FSII não utilizado fotoquimicamente e nem dissipado termicamente (P_E)

Parâmetros	Estação	100% de Irradiância			30% de Irradiância		
		DI	TE	HE	DI	TE	HE
C_i	Seca*	280,5aA	247,2bB	257,3abB	285,0aA	307,6aA	302,1aA
	Chuvosa*	259,4bB	275,0abB	292,3aA	286,5bA	330,0aA	284,0bA
C_i/C_a	Seca*	0,71aA	0,62bB	0,65abB	0,71aA	0,77aA	0,76aA
	Chuvosa*	0,66bB	0,70abB	0,74aA	0,73bA	0,82aA	0,72bA
R_D	Seca*	0,51bA	0,44bA	0,82aA	0,49aA	0,46aA	0,43aB
	Chuvosa	0,75	0,79	0,93	0,98	0,67	0,79
R_L	Seca*	0,24bA	0,20bA	0,38aA	0,23aA	0,21aA	0,20aB
	Chuvosa	0,35	0,37	0,43	0,45	0,31	0,37
A/E	Seca	6,78	8,22	8,28	4,51	3,99	3,95
	Chuvosa*	5,11aA	4,30abA	3,63bA	3,72aB	2,26bB	3,49aA
A/g_s	Seca*	67,37bA	87,86aA	81,47aA	65,23aA	52,95aB	54,55aB
	Chuvosa*	77,20aA	66,26abA	55,60bA	59,82aB	36,09bB	60,87aA
F_v/F_m	Seca	0,82	0,82	0,82	0,80	0,77	0,79
	Chuvosa*	0,82aA	0,82aA	0,82aA	0,82aA	0,79bB	0,79bB
F_v'/F_m'	Seca*	0,53aA	0,51bB	0,55aA	0,50cB	0,58aA	0,55bA
	Chuvosa	0,54	0,51	0,55	0,51	0,51	0,51
qP	Seca*	0,53aA	0,56aA	0,56aA	0,26aB	0,15bB	0,25aB
	Chuvosa*	0,60aA	0,60aA	0,62aA	0,33aB	0,20bB	0,33aB
P_E	Seca*	0,25aB	0,22aB	0,24aB	0,37bA	0,49aA	0,41bA
	Chuvosa*	0,22aB	0,20aB	0,21aB	0,34bA	0,40aA	0,34bA

Estações marcadas com asteriscos apresentaram interação significativa (irradiância x acesso). Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas na mesma linha não diferem significativamente entre si, sob um mesmo nível de irradiância. Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas, entre os respectivos acessos cultivados a 100 e 30 % de irradiância, não diferem entre si. As médias foram comparadas pela diferença mínima significativa de Fischer (PDIF) ($P < 0,05$).

3.3 Análise de crescimento e conteúdo relativo de água

Os parâmetros de crescimento estudados foram afetados significativamente pelos níveis de irradiância (Tabela 3) e pela interação irradiância x acessos (Tabela 4).

Em todos os acessos cultivados à sombra, notou-se claramente valores mais elevados para ÂIF (148%), AFT (267%), FrMF (152%) e TCR (74%) em relação aos seus respectivos pares cultivados a pleno sol (Tabela 3).

Tabela 3 – Caracterização geral dos parâmetros de crescimento dos acessos de *Lippia alba* que apenas sofreram efeito dos níveis de irradiância. Abreviaturas: ângulo de inserção foliar (ÂIF); área foliar específica (AFE); área foliar total (AFT); fração de massa foliar (FrMF); taxa de crescimento relativo (TCR). Todos os valores representam a média ($n = 21$) \pm erro padrão da média.

Parâmetros	100% Irradiância	30% Irradiância	Erro Padrão
ÂIF (°)	33,40	82,67*	$\pm 0,47$
AFT (m ²)	0,09	0,33*	$\pm 0,01$
FrMF (kg/kg)	0,044	0,111*	$\pm 0,004$
TCR (g kg ⁻¹ dia ⁻¹)	1,81	3,16*	$\pm 0,16$

Asterisco representa diferença significativa para as variáveis que só sofreram efeito do nível de irradiância, comparadas pelo teste T ($P < 0,05$).

Ao se comparar os acesso em cada nível de irradiância, constatou-se maior valor para ALT nos acessos diploides mantidos a pleno sol. Esta variável foi em média, 80 e 123% maior, quando comparada aos acesso tetraploide e hexaploide. Quando cultivados à sombra, o acesso diploide apresentou ALT 16 e 30%, respectivamente, em comparação aos acessos tetra- e hexaploide. Para o efeito dos níveis de irradiância sobre determinado acesso, apenas plantas tetra- e hexaploides apresentaram diferenças para ALT. Em média, indivíduos destes dois acessos cultivados à sombra apresentaram, respectivamente, valores 16 e 23% maiores em comparação às plantas cultivadas a pleno sol (Tabela 4).

Para a variável N^oFL as diferenças observadas forma mais evidentes entre os acesso cultivados à pleno sol. Neste ambiente, o acesso diploide demonstrou valores 55 e 81% maiores em comparação aos acessos tetra- e hexaploide, também cultivadas a

pleno sol. Ao se comparar o efeito dos diferentes níveis de irradiância sob um dado acesso, foram constatadas diferenças apenas para as plantas diploides cultivadas à sombra, que apresentaram valores 46% menores para a variável N°FL em comparação as plantas diploides cultivadas a pleno sol (Tabela 4).

O acesso diploide apresentou o menor valor para AFU, independentemente do ambiente de cultivo (Figura 3). Plantas diploides cultivadas a pleno sol apresentaram AFU 57 e 50% menores, respectivamente, em relação às plantas tetra- e hexaploides. Para as plantas diploides cultivadas à sombra foi observado valores 42 e 27% menores para essa mesma variável, em comparação as plantas dos outros dois acesso também mantidas à sombra. Diferenças em resposta aos níveis de irradiância foram observadas em todos os acessos. Em geral plantas cultivados à sombra apresentaram valores para AFU aproximadamente cinco vezes maiores, em média, do que planta dos seus respectivos acessos cultivados a pleno sol (Tabela 4).

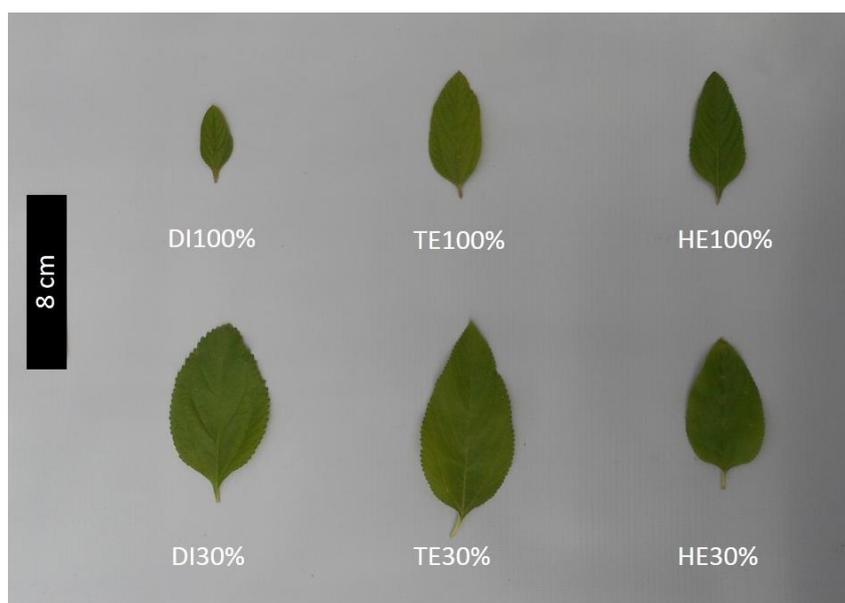


Figura 3 – Folha de plantas de *Lippia alba*. Legenda: acesso diploide cultivado a pleno sol (DI100%), acesso tetraploide cultivado a pleno sol (TE100%), acesso hexaploide cultivado a pleno sol (HE100%), acesso diploide cultivado à sombra (DI30%), acesso tetraploide cultivado à sombra (TE30%), acesso hexaploide cultivado à sombra (HE30%).

Para a variável AFE em ambiente de sombra, somente o acesso hexaploide demonstrou diferenças em comparação aos demais, com valores 16 e 24% menores em comparação aos acessos di- e tetraploide, respectivamente. Para o efeito dos níveis de irradiância sobre um determinado acesso, foram constatados valores mais elevados para

a AFE em plantas de todos os acessos cultivadas à sombra. Plantas di-, tetra- e hexaploides cultivadas neste ambiente apresentaram, respectivamente, AFE valores de 400, 375 e 335% maiores, em comparação aos seus pares cultivados a pleno sol (Tabela 4).

Tabela 4 – Caracterização geral da análise de crescimento dos acessos diploide (DI), tetraploide (TE) e hexaploide (HE) de *Lippia alba*, cultivados sob dois níveis de irradiância. Abreviaturas: altura da planta medida da base do substrato até o ápice do maior ramo (ALT); área foliar específica (AFE); número de folhas (N° FL); área foliar unitária (AFU); massa seca de folhas (MSF), massa seca de caule (MSC), massa seca de raiz (MSR), massa seca total: (MST); taxa assimilatória líquida (TAL); conteúdo relativo de água (RWC). Todos os valores representam a média ($n = 7$) \pm o erro padrão da média.

Parâmetros	100% Irradiância			30% Irradiância			Erro Padrão
	DI	TE	HE	DI	TE	HE	
ALT (cm)	1,59 aA	0,88 bB	0,71 cB	1,66 aA	1,43 bA	1,28 bA	$\pm 0,04$
N° FL	250 aA	161 bA	138 bA	135 aB	124 aA	124 aA	$\pm 13,55$
AFU (cm ²)	3,09 bB	7,20 aB	6,14 aB	19,97 bA	29,14 aA	27,46 aA	$\pm 3,6$
AFE (m ² Kg ⁻¹)	13,76 aB	16,11 aB	13,76 aB	55,08 aA	60,47 aA	46,08 bA	$\pm 2,24$
MSF (g)	4,92 aA	4,85 aB	4,71 aB	6,31 bA	8,99 aA	9,98 aA	$\pm 5,8$
MSC (g)	91,46 aA	47,056 cA	69,91 bA	49,46 aB	52,49 aA	59,24 aA	$\pm 4,2$
MSR (g)	26,06 cA	41,29 bA	53,55 aA	10,90 aB	13,51 aB	21,69 aB	$\pm 3,1$
MST (g)	122,40 aA	93,20 bA	128,16 aA	66,60 bB	74,99 abA	90,39 aB	$\pm 6,7$
TAL (g m ⁻² Dia ⁻¹)	3,57 aA	1,85 bA	3,63 aA	0,57 aB	0,49 aB	0,60 aB	$\pm 0,19$
RWC (%)	70,68 bB	75,14 aB	76,55 aB	85,73 aA	86,37 aA	83,00 aA	$\pm 1,69$

Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas não diferem significativamente entre si em um mesmo nível de irradiância. Médias seguidas das mesmas letras maiúsculas em plantas de um mesmo acesso cultivados a pleno sol e à sombra, não diferem entre si. Os valores médios das variáveis foram comparados pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

A partição de biomassa foi influenciada pela interação entre os fatores estudados (Figura 4). Plantas cultivadas a pleno sol apresentaram diferenças acentuadas na partição de biomassa, principalmente no percentual alocado em raízes, em comparação a plantas cultivadas à sombra (Tabela 4 e Figura 5). Tal padrão foi mais evidente nos acessos tetra- e hexaploide, que apresentaram investimento superior a 40% de sua biomassa total em estrutura de raiz. Por sua vez, os acessos cultivados à sombra apresentaram destacada alocação de biomassa em parte aérea. O investimento diferencial em massa de caules e folhas por esses acessos representaram, aproximadamente 75% de sua biomassa total, dos quais, apenas 11% foi alocada sob a forma de folhas, sendo o restante equivalente à massa de caule. Destacadamente, o acesso diploide apresentou diferenças não tão evidentes na locação de biomassa quando cultivado a 100% ou 30% da irradiância, se compara aos demais acessos. À sombra, as plantas desse acesso não apresentaram diferenças para MSF em comparação às plantas diploides cultivadas a pleno sol (Tabela 4). Além disso, independentemente do nível de irradiância a que foram submetidas, plantas do acesso diploide mantiveram mais 70% de sua biomassa alocada sob a forma de caule (Figura 4).

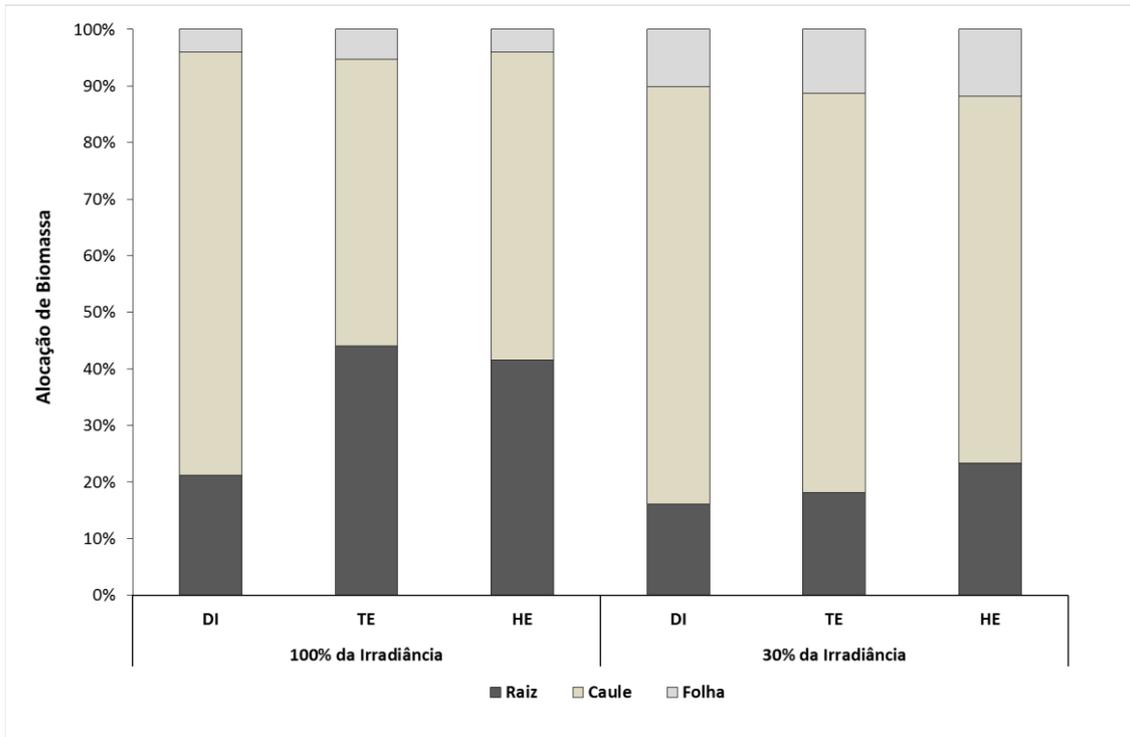


Figura 4 – Padrão de alocação de biomassa nos acessos, diploide (DI); tetraploide (TE) e hexaploide (HE) de *Lippia alba* cultivados sob 100 e 30% da irradiância.

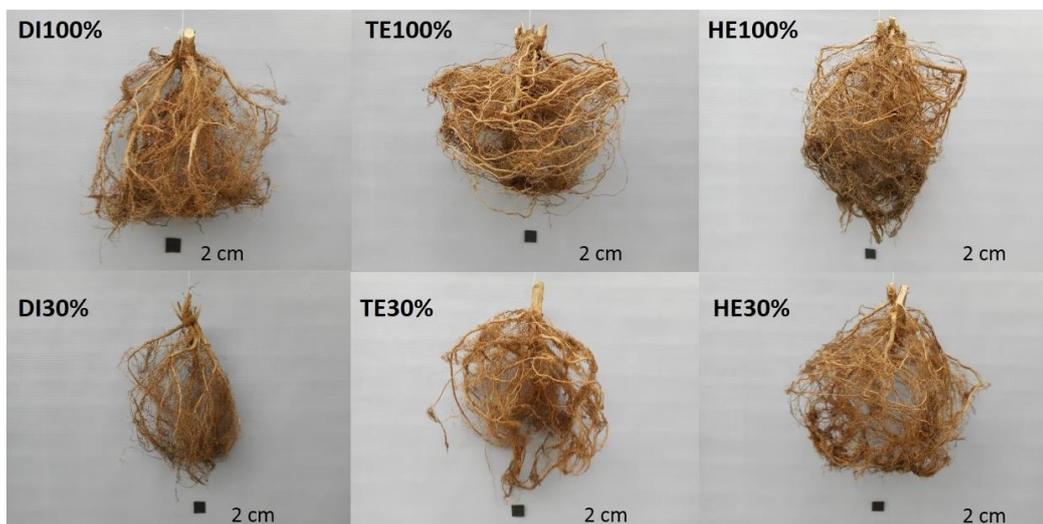


Figura 5 - Raízes de plantas de *Lippia alba*. Legenda: acesso diploide cultivado a pleno sol (DI100%), acesso tetraploide cultivado a pleno sol (TE100%), acesso hexaploide cultivado a pleno sol (HE100%), acesso diploide cultivado à sombra (DI30%), acesso tetraploide cultivado à sombra (TE30%), acesso hexaploide cultivado à sombra (HE30%).

Acessos di- e hexaploide cultivados a pleno sol apresentaram valores de MST 34% mais elevados em relação ao acesso tetraploide. Entretanto, quando os acessos foram cultivados à sombra, foi observada tendência de maior acúmulo de MST com o aumento da ploidia. O acesso hexaploide cultivado à sombra apresentou valores de MST 17 e 33% maiores que os observados para os acessos tetra- e diploide. Quando os níveis de irradiância foram avaliados em relação aos acessos, verificou-se que plantas di- e hexaploide apresentaram os menores valores de MST 46 e 30% menores em resposta ao sombreamento, em relação a seus respectivos pares cultivados a pleno sol (Tabela 4).

Os acessos di- e hexaploide exibiram valores de TAL 92% mais elevados, em média, que os observados para o acesso tetraploide. Ao se avaliar as respostas aos níveis de irradiância estudados, foram observados valores mais baixos para TAL nos acessos cultivados à sombra, independentemente da ploidia. Plantas di- e hexaploides apresentaram valores 84% menores para TAL, em comparação às respectivas plantas cultivadas a pleno sol. Em plantas tetraploides essa redução foi ligeiramente menor, cerca de 74% menores (Tabela 4).

Em relação ao RWC, constatou-se que apenas plantas cultivadas a 100% de irradiância apresentaram diferenças significativas entre os acessos. Plantas tetra- e hexaploides apresentaram valores de RWC, em média, 7% maiores que os observados para acesso diploide. Quanto ao efeito dos níveis de irradiância sobre um determinado acesso, observou-se que independentemente deste, quando as plantas foram cultivadas à sombra apresentara valores mais elevados RWC. Em plantas di-, tetra- e hexaploide, respectivamente, foram observados valores 21, 15 e 8% maiores, em comparação às plantas de mesma acesso cultivadas a pleno sol (Tabela 4).

3.4 Curva de luz (A/I)

Em relação aos parâmetros obtidos pelas curvas A/I, diferenças significativas somente foram constatadas em resposta aos níveis de irradiância. Independentemente do acesso, plantas cultivadas à sombra apresentaram redução em todos os parâmetros estudados, exceto para $\phi_{I_{comp}}$. Houve redução de 53% em P_{gmax} , 60% em $P_{N(I_{max})}$, 45% em R_D e I_{comp} , 58% em I_{max} e de 31% em $\phi_{(I_{comp_I200})}$, quando comparadas às plantas cultivadas a pleno sol. Como supracitado, plantas cultivadas à sombra apresentaram aumentos na ordem de 15% para a variável $\phi_{I_{comp}}$ em relação às plantas mantidas a pleno sol (Tabela 5).

O comportamento da curva de luz demonstrou que os acessos cultivados à sombra apresentaram valores irresponsivos acima $600 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para a vari\u00e1vel A. Foi observada tend\u00eancia de redu\u00e7\u00e3o dos valores de J_T a partir de $1500 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, independentemente do ambiente luminoso. Plantas cultivadas \u00e0 sombra tamb\u00e9m apresentaram redu\u00e7\u00e3o mais acentuada para F_v'/F_m' e ΦPSII (Figura 6).

Tabela 5 – Valores m\u00e9dios dos par\u00e2metros estimados a partir das curvas A/I em plantas de *Lippia alba*. Abreviaturas: Fotoss\u00edntese bruta m\u00e1xima (P_{gmax}), fotoss\u00edntese l\u00edquida quando o FLF \u00e9 m\u00e1ximo, $I=I_{max}$ ($P_{N(I_{max})}$), respira\u00e7\u00e3o no escuro, (R_D), ponto de compensa\u00e7\u00e3o luminoso (I_{comp}); ponto de satura\u00e7\u00e3o luminoso m\u00e1ximo (I_{max}), rendimento qu\u00e2ntico aparente no ponto de compensa\u00e7\u00e3o luminoso ($\phi_{I_{comp}}$), rendimento qu\u00e2ntico aparente no ponto de compensa\u00e7\u00e3o luminoso at\u00e9 a luminosidade de $200 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($\phi_{(I_{comp_I200})}$)

Par\u00e2metros	Unidades	N\u00edvel de Irradi\u00e2ncia		Erro Padr\u00e3o
		100%	30%	
P_{gmax}	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	24,03*	11,39	$\pm 1,65$
$P_{N(I_{max})}$		17,22*	6,85	$\pm 1,28$
R_D		1,38*	0,88	$\pm 0,10$
I_{comp}	$\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	25,05*	13,79	$\pm 1,39$
I_{max}		523,00*	218,5	$\pm 37,79$
$\phi_{I_{comp}}$	$\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol f\u00f3tons}^{-1}$	0,054	0,062*	$\pm 0,002$
$\phi_{(I_{comp_I200})}$		0,048*	0,033	$\pm 0,001$

Asterisco representa diferen\u00e7a significativa entre os dois n\u00edveis de irradi\u00e2ncia. As m\u00e9dias foram comparadas entre si pelo teste T ($P < 0,05$). Todos os valores representam a m\u00e9dia \pm erro padr\u00e3o da m\u00e9dia ($n = 16$).

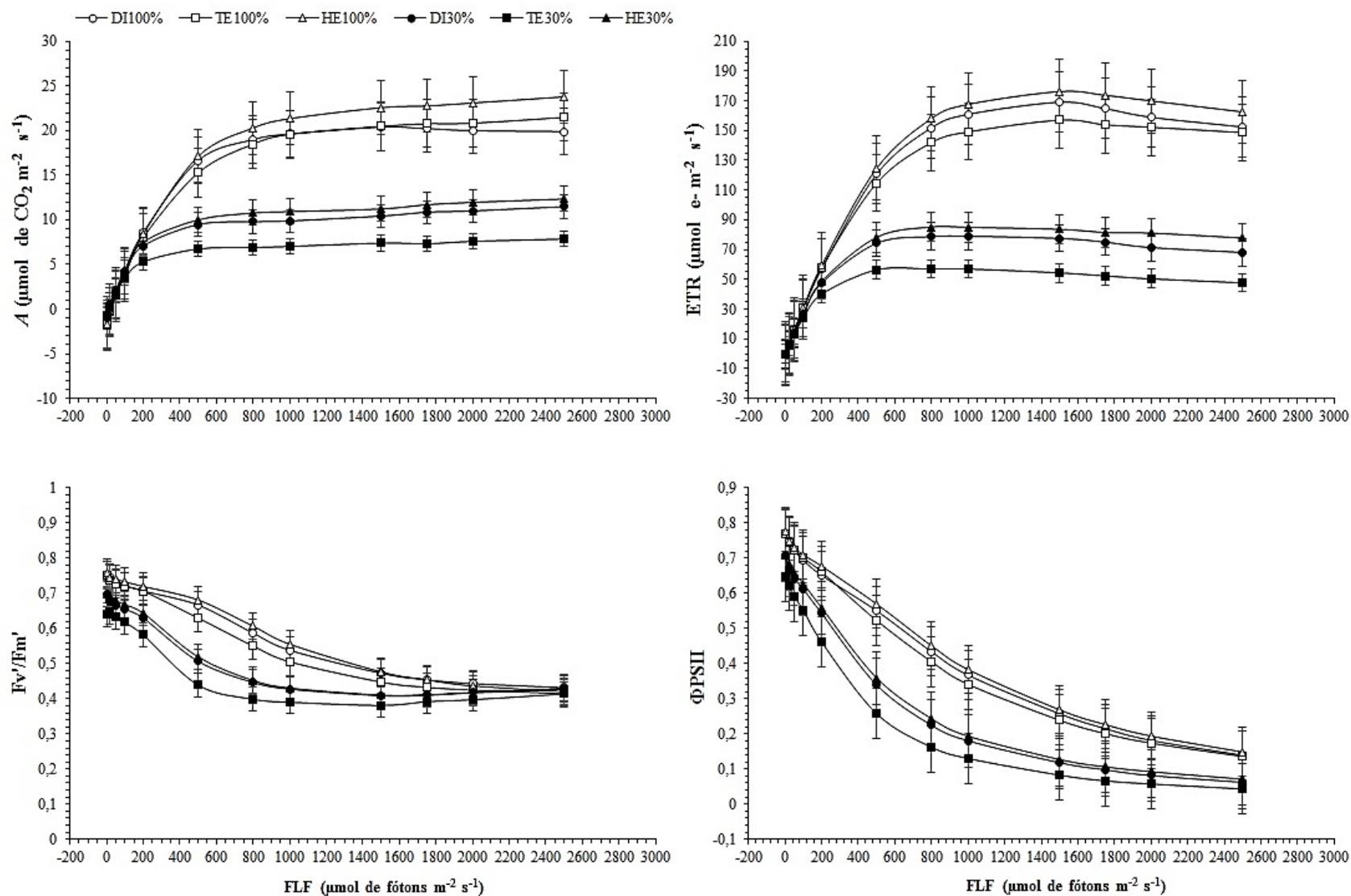


Figura 6 – Taxa assimilatória líquida (A), taxa de transporte de elétrons (ETR), eficiência de captura de energia de excitação pelos centros de reação abertos do FSII (F_v'/F_m'), rendimento quântico do FSII (Φ_{PSII}), em função fluxo luminoso fotossintético (FLF) em plantas de *Lippia alba*. Acessos cultivados a pleno sol, di, tetra e hexaploide, respectivamente (DI100%; TE100%; HE100%); Acessos cultivados à sombra, di, tetra e hexaploide, respectivamente (DI30%; TE30%; HE30%). Os valores são médias ($n = 4$) \pm EP.

3.5 Quantificação do conteúdo de clorofilas e carotenoides

Em geral, foi observado efeito significativos de interação para a maioria dos parâmetros estudados (Tabelas 7), exceto para o conteúdo de clorofila *a* (Chl *a*) e para a razão clorofilas totais/carotenoides (Chl/Car). Estes, foram afetado somente pelos níveis de irradiância (Tabela 6). Plantas cultivadas à sombra apresentaram maiores conteúdos de pigmentos em comparação aos acessos cultivados a pleno sol.

Acessos cultivados à sombra apresentaram expressivo conteúdo de Chl *a*, sendo estes 183% maiores que os observados para acessos cultivados a pleno de sol. A razão Chl/Car também foi maior nas plantas mantidas à sombra, nas quais se constataram conteúdos 19% maiores do que nas plantas cultivadas a pleno sol (Tabela 6).

Tabela 6 – Conteúdo de pigmentos fotossintéticos em plantas de *Lippia alba* por base de massa fresca (mg g⁻¹ de MF). Abreviaturas- Clorofila *a* (Chl *a*); Razão clorofilas totais por carotenoides (Chl/Car)

Parâmetros	100% Irradiância	30% Irradiância	Erro Padrão
Chl <i>a</i>	0,59	1,67*	± 0,03
Chl /Car	2,08	2,45*	± 0,07

O asterisco representa diferença significativa observada para as variáveis entre os níveis de irradiância e foram comparadas pelo teste T ($P < 0,05$). Os dados são médias de $n = 21 \pm$ erro padrão da média.

Em relação ao conteúdo de Chl *b* e Chl *a + b*, diferenças significativas foram observadas entre as plantas dos acessos cultivadas à sombra. Os acessos tetra- e hexaploides mantidos à sombra apresentaram valores mais elevados para essas variáveis, em comparação ao acesso diploide. Quando plantas de um mesmo acesso cultivadas à sombra foram comparadas às mantidos a pleno sol, foram observados conteúdos mais elevados de Chl *b* e Chl *a+b*. Acessos cultivados à sombra, di-, tetra- e hexaploide, apresentaram respectivamente, aumentos na ordem de 152, 231 e 287% para Chl *b* e de 171, 192 e 213% para Chl *a + b* (Tabela 7).

Tabela 7 – Conteúdo de pigmentos fotossintéticos em plantas de *Lippia alba* por base de massa fresca (mg/g de MF). Abreviaturas- Clorofila b (Chl *b*); Clorofila totais (Chl *a+b*); Carotenoides (Car); Razão clorofila a por b (Chl *a/Chl b*). Os dados são médias de $n= 21$ para variáveis Chl *a* e Chl/Car e $n= 7$ para as demais variáveis.

Parâmetros	100% Irradiância			30% Irradiância			Erro Padrão
	DI	TE	HE	DI	TE	HE	
Chl <i>b</i>	0,19aB	0,16aB	0,16aB	0,48bA	0,53bA	0,62aA	± 0,02
Chl <i>a + b</i>	0,78aB	0,80aB	0,71aB	2,06bA	2,22aA	2,38aA	± 0,07
Car	0,35aB	0,41aB	0,36aB	0,80bA	0,92aA	0,99aA	± 0,03
Chl <i>a / Chl b</i>	3,06cA	3,82aA	3,56bA	3,24aA	3,21aB	2,86bB	± 0,07

Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem significativamente entre si, em um mesmo nível de irradiância e médias seguidas pela mesma letra maiúscula, em um mesmo acessos cultivados a pleno sol e à sombra, não diferem entre si. As médias foram comparadas pelo teste Tukey ($P < 0,05$). Os dados são médias de $n = 7 \pm$ erro padrão da média

Diferenças significativas para o conteúdo de carotenoides (Car) foram observadas apenas entre os acessos cultivados à sombra. Para tetra- e hexaploides constatou-se valores 19% maiores para Car, em comparação ao acesso. Quanto aos efeitos dos níveis de irradiância sob um determinado acesso, plantas di-, tetra- e hexaploides cultivadas à sombra, apresentaram conteúdos de carotenoides maiores em comparação a plantas cultivadas a pleno sol. Estes, foram em média 156% maiores em plantas di- e tetraploides e 116% maiores em plantas hexaploides (Tabela 7).

Dentre os acessos cultivados a pleno sol, indivíduos do acesso tetraploide apresentaram valores de Chl *a/Chl b* 24 e 7% maiores em comparação aos acessos di- e hexaploide. Dentre os acessos cultivados à sombra, di- e tetraploides demonstraram valores de Chl *a/Chl b*, em média, 13% maiores em comparação ao acesso hexaploide. Ao se avaliar os efeitos dos níveis de irradiância sobre um mesmo acesso, foram constatadas diferenças nos acessos tetra- e hexaploides. Plantas tetra- e hexaploides cultivados à sombra apresentaram razões Chl *a/Chl b* 16 e 19% menores, respectivamente, em comparação as plantas de mesmo acesso mantidas a pleno sol (Tabela 7).

3.6 Quantificação do óleo essencial

O conteúdo de óleo essencial (COE) apresentou diferenças significativas para todos os fatores estudados e para interação entre eles (Figura 7).

Em todas as plantas cultivadas à sombra o COE foi menor em comparação às plantas cultivadas a pleno sol. O valor de COE observado para essas plantas di-, hexa- e tetraploide foram, em média, 60, 59 e 47% menores comparativamente as plantas mantidas a pleno sol. Independentemente do nível de irradiância (à sombra ou a pleno sol), os indivíduos diploides foram os que mais se destacaram em relação à produção de óleo em comparação aos demais. Plantas diploides cultivadas a pleno sol apresentaram COE 150% maior em relação às plantas tetra- e hexaploide também mantidas sob esse ambiente. Quando cultivado à sombra, esse acesso apresentou COE 120% maior em comparação aos acessos tetra- e hexaploide, também cultivados à sombra (Figura 7).

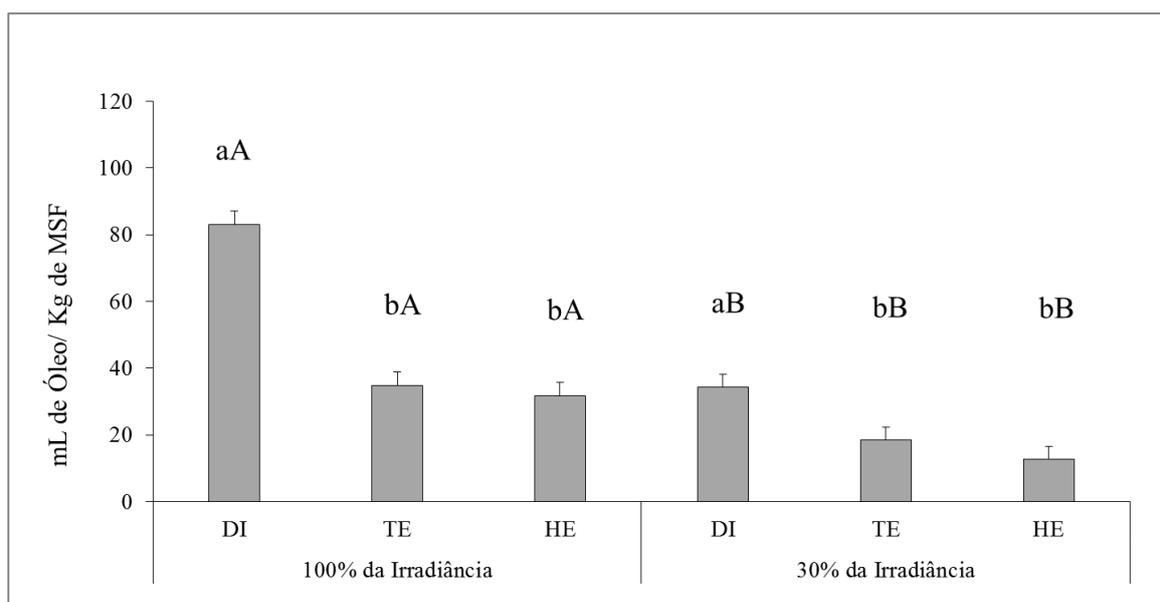


Figura 7 – Conteúdo de óleo essencial (COE) por massa fresca de folhas em *Lippia alba*.; Médias seguidas pela mesma letra minúscula em cada nível de irradiância não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey ($P < 0,05$). Médias seguidas pela mesma letra maiúscula, entre os respectivos acessos cultivados a pleno sol e à sombra, não diferem entre si pelo teste T ($P < 0,05$).

4 DISCUSSÃO

4.1 Trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

Plantas adaptadas a ambientes sombreados apresentam baixa taxa fotossintética (Reich *et al.*, 1998b), efeito também observado no presente estudo em plantas de *L. alba* cultivadas à sombra. Entretanto, as plantas podem se beneficiar de forma indireta com a redução da temperatura, o que ocorre devido ao sombreamento do ambiente de cultivo. Isso pode contribuir para redução da fotorrespiração, que é um processo bioquímico fortemente influenciado pela temperatura foliar (Björkman e Demmig-Adams, 1995). Este aumento, promove a redução da especificidade da Rubisco ao CO₂ (Brooks e Farquhar, 1985), e também da solubilidade do CO₂ em relação ao O₂ nos tecidos vegetais (Wingler *et al.*, 2000). Entretanto, no presente estudo, acredita-se que somente a baixa luminosidade tenha sido o principal responsável pelos valores mais baixos observados para R_P nas plantas à sombra. Pois tanto Temp. Ar, quanto Temp. Folha, foram maiores em plantas de todos os acessos quando cultivados à sombra, independente da época de avaliação (Figura 1). Além desses fatores, a fotorrespiração apresenta importante papel ecológico, protegendo o aparato fotossintético em plantas submetidas a irradiâncias elevadas (Wingler *et al.*, 2000). As plantas de todos os acessos cultivadas a pleno sol apresentaram valores mais elevados para R_P . Sob tal condição, o excedente de energia gerado nos fotossistemas pode ser consumido pela fotorrespiração, mitigando efeitos deletérios como a fotoinibição e garantido a manutenção do fluxo de elétrons e a formação de poder redutor (Osmond e Grace, 1995; Noctor *et al.*, 2002). Esta contribuição foi reforçada pelos valores mais elevados observados para as variáveis J_T e J_O nestas mesma plantas cultivadas a pleno sol (Tabela 1).

No presente estudo, o menor valor de g_S observada para os acessos cultivados à sombra pode ser atribuída a dois possíveis cenários. Durante a estação seca, plantas cultivadas a pleno sol apresentaram valores mais altos para g_S em comparação às plantas cultivadas a pleno sol, diferença essa, que não foi tão pronunciada como a observada durante a estação chuvosa. Acredita-se que durante a estação seca, a g_S possa ter sido reduzida devido ao fechamento estomático em resposta ao aumento do déficit de pressão

de vapor (DPV). Isso ocorre durante o período mais seco do ano pela redução da umidade relativa do ar, que em última instância é derivada da redução das temperaturas e da precipitação (Figura 1). Essas duas variáveis ambientais são as principais moduladoras do DPV, que por sua vez, apresenta correlação inversa com a abertura estomática em diversas espécies de plantas (El-Sharkawy *et al.*, 1985), podendo modificar os níveis de g_s . A segunda possibilidade que explica valores mais altos de g_s , pode estar relacionando a densidade estomática distintas, frutos dos níveis de irradiância contrastantes nos ambientes de cultivo. O nível de irradiância em que a planta se desenvolve é um importante fator associado a modulação da densidade estomática devido aos seus efeitos fotomorfogênicos durante o desenvolvimento vegetal (Gay e Hurd, 1975; Araújo *et al.*, 2011). Sob baixa irradiância, esses estímulos são menores, o que interfere reduzindo densidade estomática e por consequência a g_s , parâmetro que é dependente do tamanho e do número de estômatos das folhas (Wong *et al.*, 1979). Em *L. alba*, Ventrella (2000) relatou a redução da densidade estomática em plantas cultivadas em 70% de sombreamento (30% de irradiância) em comparação a indivíduos da espécie cultivados a pleno sol.

Durante a estação seca, não foi constatada diferenças nos valores observados para E entre os acessos cultivados a pleno sol e à sombra. Esse comportamento pode ser resultante das variações observadas na g_s durante essa estação. Todavia, nas análises realizadas durante a estação chuvosa (primavera e verão), demonstraram diferenças significativas, possivelmente devido à temperatura e irradiância mais elevadas, o que contribui para o aumento em E nos acessos cultivados a pleno sol. Sob certas condições, algumas espécies vegetais podem apresentar relações quadráticas entre E e g_s . Entretanto, essa relação é controlada por mecanismos complexos, que guardam maior ou menor grau de interdependência, respondendo de maneira integrada à temperatura, irradiância, concentração de CO_2 e status hídrico (Jones, 1998).

As diferenças observadas durante a estação seca para a variável A entre os acessos di-, tetra- e hexaploide parecem estar associadas às diferenças constatadas em g_s . Maior condutância estomática pode resultar em maior difusão de CO_2 até os espaços intercelulares, condição que aumenta a C_i , determinando, em parte, uma maior capacidade de fixação de carbono em uma planta, o que ocorre em associação a outras características fisiológicas (Wong *et al.*, 1979), tal como observado para as variáveis J_C e A_{gross} . Durante a estação seca, os acessos di- e hexaploides também apresentaram os maiores valores para dessas duas variáveis. Acredita-se que estes dois acessos possuem

maior capacidade fotossintética devido a fatores genéticos originários dos diferentes níveis de ploidia.

As diferenças observadas em R_P para o acesso hexaploide em comparação ao acesso tetraploide pode ser devido a diferenças genéticas entre os acessos. Como mencionando anteriormente, taxas mais elevadas de R_P podem indicar maior capacidade de escape à fotoinibição por parte do acesso hexaploide. Em estudo realizado com plantas transgênicas de *Nicotiana tabacum* que tiveram a expressão dos genes relacionados à glutamina sintetase (GS2) aumentada, foi constatado redução nos níveis de foto-oxidação em respostas a níveis elevados de irradiância ou do aumento do tempo de exposição à luz (Kozaki e Takeba, 1996). A fotorrespiração também pode auxiliar na manutenção dos níveis de J_T em plantas mantidas sob alta irradiância (Kozaki e Takeba, 1996; Wingler *et al.*, 2000). A manutenção do fluxo de elétrons entre os fotossistemas minimiza a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs), que são geradas como consequência do escape de elétrons do aparato fotossintético quando não consumidos na síntese de ATP e regeneração de NADPH (Voss *et al.*, 2013).

Devido a alterações anatômicas provocadas pelo sombreamento folhas desenvolvidas sob baixa irradiância, em geral, tendem a apresentar maior C_i , o que ocorre pela redução da espessura foliar. Em parte isso ocorre devido à diminuição do tamanho das células que compõem o mesofilo, fazendo com que a resistência à difusão do CO_2 nos espaços intercelulares seja reduzida, ocasionando aumento da C_i (Terashima *et al.*, 2001). Tais pressupostos justificariam as diferenças observadas para C_i e C_a/C_i entre plantas de um mesmo acesso quando cultivadas a pleno sol e a sombra. Contudo, essas respostas são insuficientes para explicar as diferenças observadas entre plantas de diferentes acessos cultivadas sob o mesmo nível de irradiância.

Os valores mais elevados de R_D e R_L observados para plantas do acesso hexaploide cultivadas a pleno sol durante a estação seca, podem ser resultantes da maior taxa assimilatória líquida (A), registrada para esse acesso. Estudos demonstraram que aumentos da taxa fotossintética são acompanhados de aumentos do metabolismo respiratório, o que ocorre devido à maior demanda de energia para a síntese proteica, para a atividade enzimática e para a geração de substratos respiratórios (Azcón-Bieto e Osmond, 1983; Reich *et al.*, 1998a). Além disso, segundo a “hipótese do ganho de carbono”, plantas com maior capacidade de tolerância à sombra maximizam a captura e o uso da luz paralelamente à redução da taxa respiratória (Givnish, 1988). Isso, pode indicar uma capacidade de adaptação comum a todos os acessos de *L. alba* estudados.

A R_L tende a ser menor que a respiração mitocondrial no escuro (Von Caemmerer, 2000), sendo, também, dependente da assimilação líquida de carbono (Azcón-Bieto e Osmond, 1983). No presente estudo, a R_L representou em média 46% da R_D , resultado que se encontra em consonância com dados da literatura. Em geral, valores de R_L variam de 25 a 100% da R_D (Avelange *et al.*, 1991), uma vez que a respiração mitocondrial é afetada pela irradiância (Tcherkez *et al.*, 2005). A luz atua interferindo na operação do ciclo de Krebs, provocando a inativação reversível do complexo da piruvato desidrogenase mitocondrial (Tovar-Méndez *et al.*, 2003) e o aumento da exportação de intermediários do ciclo dos ácidos tricarboxílicos para as diversas rotas do metabolismo vegetal (Hanning e Heldt, 1993; Nunes-Nesi *et al.*, 2007). Apesar dos efeitos adversos da luz sobre o metabolismo mitocondrial, como sugere a literatura, não é possível descartar sua integração com os mecanismos fotossintéticos (Nunes-Nesi *et al.*, 2007).

As eficiências instantânea (A/E) e intrínseca (A/g_s) do uso da água são parâmetros dependentes de fatores fisiológicos e, indiretamente, de fatores climáticos. As variações encontradas para essas variáveis entre os acessos crescidos a pleno sol e à sombra podem ser atribuídas às diferenças de temperatura observadas entre os ambientes de cultivo durante a estação chuvosa (Figura 2B). Mínimas oscilações da temperatura promovem variações em E , com consequentes reflexos sobre A/E (Feng, 1999). Por sua vez, A/g_s é afetada em menor grau por variações na temperatura e na umidade do ar, pois tanto A quanto g_s , são principalmente dependentes do ambiente em que a planta se desenvolve ou se aclimata (Reinhardt e Smith, 2008). Esses dois componentes guardam relação interespecífica com a taxa de carboxilação e com o comportamento estomático (Comstock e Ehleringer, 1992), aos quais, provavelmente, se atribuí as variações observadas para a variável A nos três acessos de *L. alba* estudados. Além disso, outros fatores intrínsecos à fisiologia de cada acesso podem estar relacionados às diferenças observadas para A/g_s (Blum, 2005), como o um RWC distinto entre os acesso (Tabela 4).

Plantas cultivadas sob níveis baixos de irradiância apresentam uma menor capacidade de dissipação do excesso de energia. Isso foi evidente pelo aumento observado em F_v'/F_m' em plantas tetraploides cultivadas à sombra durante a estação seca, indicando a necessidade de maior dissipação térmica nestes indivíduos (Duan *et al.*, 2005). Folhas desenvolvidas à sombra são menos espessas e, portanto, possuem menor capacidade de dissipação térmica (Vogel, 1968; Riechers, 1984). Essa possibilidade foi corroborada pelo comportamento observado para q_P e P_E durante as estações estudadas. O acesso tetraploide cultivado à sombra apresentou o menor valor para q_P , indicando assim, um

menor uso do percentual de energia luminosa absorvida para a fotossíntese. Em contrapartida, esse mesmo acesso, apresentou o maior valor para P_E o que sugere uma maior probabilidade de fotoinibição e da ocorrência de fotodanos à maquinaria fotossintética.

4.2 Análise de crescimento e de conteúdo relativo de água

Em relação ao crescimento dos três acessos de *L. alba* avaliados, foram observadas respostas típicas destas plantas ao sombreamento. Resultados como, o menor valor de A e R_D em plantas mantidas à sombra, evidenciam como a baixa irradiância atua como fator limitante ao ganho de carbono. Essa situação afetou a alocação de biomassa nas diferentes estruturas vegetais, causando uma resposta adaptativa principalmente da parte aérea nas plantas mantidas sob baixa irradiância. Os valores mais elevados constatados nas plantas dos diferentes acessos, sob essa condição de luminosidade, para as variáveis $\hat{A}IF$, AFT , $FrMF$ e TCR refletem mecanismos que visam encontrar uma condição de equilíbrio entre o nível de irradiância e o máximo ganho de carbono (Wilson, 1960).

Nos acessos cultivados a pleno sol, foi observado uma tendência de redução na altura das plantas com o aumento do nível de ploidia dos acessos. Logo, o maior valor para ALT foi observado em plantas do acesso diploide e o menor nos hexaploides. Entretanto, quando esses acessos foram cultivados à sombra, diferenças foram observadas somente para o acesso diploide em comparação aos demais.

Foi observado uma relação inversa entre as variáveis AFU e $N^\circ FL$ em plantas diploides cultivadas a pleno sol e à sombra. A literatura aponta a redução do tamanho foliar em resposta ao aumento da irradiância, da temperatura e à diminuição da umidade do solo (Dale e Causton, 1992; Whitman e Aarssen, 2010). A variação no tamanho das folhas pode ser produto de um “*trade-off*” em relação ao número de folhas produzidas (Whitman e Aarssen, 2010). Logo, espécies com grande número de folhas tendem a possuir folhas relativamente pequenas, enquanto espécies com folhas maiores, em geral, as possuem em menor quantidade (Kleiman e Aarssen, 2007). Plantas que possuem folhas menores, apresentam redução significativamente em sua superfície de transpiração e melhora o balanço hídrico. Isso ocorre pois, folhas menores apresentam menor área e conseqüentemente apresentam menor tendência ao aquecimento pela radiação incidente, fazendo com que a perda de calor por convecção seja responsável por resfriar o limbo

foliar reduzindo a transpiração. Com isso, há um aumento da eficiência do uso da água e na assimilação líquida de carbono (Parkhurst e Loucks, 1972), o que foi observado em plantas de *L. alba* mantidas a pleno sol (Tabela 1). Além disso, essa característica pode proporcionar uma vantagem adaptativa sobre a perda de tecidos causada por herbívora (Brown *et al.*, 1991).

O aumento da AFU em acessos tetra- e hexaploides cultivados a pleno sol está provavelmente relacionado à ploidia. Indivíduos poliploides tendem a apresentar aumentos nas estruturas vegetativas (De Medeiros Vichiato *et al.*, 2008), além de aumentos na atividade enzimática (Stanys *et al.*, 2006). Nesse ponto, destaca-se o papel da expressão de alguns genes relacionados à síntese e à regulação dos fitohormônios, como as auxinas (Li *et al.*, 2005). Devido à duplicação do material genético, as auxinas podem atuar com maior intensidade em poliploides, conseqüentemente aumentando, os níveis de produção dessas moléculas e como isso provocar o aumento da área foliar.

O aumento da AFE é uma das principais respostas das plantas à baixa luminosidade. Plantas de *L. alba* expostas a pleno sol apresentam baixa AFE e, conseqüentemente, folhas mais espessas, permitindo a concentração de enzimas fotossintéticas sob uma menor superfície, o que aumenta a eficiência fotossintética por unidade de área (Björkman, 1981). Essa melhora na eficiência fotossintética também está associada a adoção de um arranjo mais disperso dos cloroplastos nas células do mesofilo, o que ocorre em conjunto com o aumento de espaços aéreos nesses tecidos (Terashima *et al.*, 2001). Por sua vez, o aumento dos espaços aéreos ocorrem devido ao espessamento da parede celular e ao aumento do tamanho individual das células, o que resulta em maior capacidade de difusão do CO₂ até a camada limítrofe dos cloroplastos (Evans, 1999; Terashima *et al.*, 2001). Entretanto, o espessamento da parede celular provoca aumento da resistência de difusão do CO₂ até os sítios de carboxilação pelo aumento do depósito de celulose na parede celular.

No presente estudo, plantas de *L. alba* apresentaram padrão característico de alocação de biomassa em resposta à baixa irradiância. Em acessos cultivados à sombra observou-se o dobro de biomassa alocada em folhas. Em muitos casos, o aumento da massa foliar é particularmente pouco sensível à irradiância durante o período de crescimento, apresentando maior efeito em espécies herbáceas e arbustiva (Poorter e Nagel, 2000). Entretanto, plantas aclimatadas a baixas irradiâncias promovem mudanças muito mais efetivas alterando a área foliar específica do que por investimento em massa de tecido foliar propriamente dito (Poorter *et al.*, 2012).

Muito provavelmente o aumento do percentual alocado em caules pelas plantas cultivadas à sombra ocorreu em virtude do alongamento dos internódios. Esta é uma condição derivada do aumento no tamanho das folhas e das mudanças na arquitetura do dossel, visando maximizar a interceptação da luz. Essas mudanças são acompanhadas do aumento de estruturas de sustentação, como pecíolos e caules (Valladares e Niinemets, 2008).

O aumento da biomassa alocada em raízes é uma resposta típica observada em plantas cultivadas a pleno sol. Segundo a teoria do “crescimento funcional” proposta por Brouwer (1962), as plantas tendem a alocar sua biomassa em seus diferentes órgãos, a fim de se contrapor ao fator do ambiente que mais limita seu crescimento. Em outras palavras, quando luz e CO₂ são fatores limitantes ao desenvolvimento, as plantas investem em partes aéreas. Quando a limitação ocorre por nutrientes ou H₂O, elas aumentam o investimento em raízes. No presente estudo, essa resposta foi observada para os acessos tetra- e hexaploides cultivados a pleno sol, que apresentaram massivo investimento em estrutura radicular. Entretanto, nos acessos cultivados à sombra, houve menor desenvolvimento desse órgão (Figura 4).

Como mencionado anteriormente, o sombreamento limitou a assimilação líquida de carbono, provocando a redução na MST em plantas cultivadas à sombra. Esses resultados são semelhantes aos encontrados em *L. alba* (Ventrella, 2000), em *L. citriodora* Lam. (Gomes *et al.*, 2009), *Aloysia gratissima* [Gilles & Hook.] Tronc. e *Melissa officinalis* L. (Meira *et al.*, 2012). Essa resposta acontece porque níveis baixos de irradiância resultam na assimilação de quantidades relativamente pequenas de carbono pela fotossíntese, frente ao custo de manutenção da biomassa (Poorter *et al.*, 2012).

Diferenças observadas para o acúmulo de MST entre o acesso tetraploide e o demais acesso hexaploide, ambos cultivados a pleno sol, podem estar relacionadas à taxa assimilatória líquida (*A*). O acesso tetraploide cultivado a pleno sol apresentou o menor valor para *A* no decorrer da estação seca, o que pode ter influenciado no acúmulo de MST ao longo do período experimental. Para os acessos cultivados à sombra, observou-se uma tendência de aumento em MST com o aumento da ploidia.

A TAL é um parâmetro complexo que expressa a taxa de incremento de massa seca em dado instante em relação à área foliar (Lopes e Lima, 2015). Indiretamente, a TAL é interpretada como um parâmetro para estimar a capacidade de fixação líquida de carbono ao nível de planta inteira sob condições de crescimento constantes (Shiple, 2000). A literatura aponta que há forte correlação entre AFE, TAL e TCR (Poorter e Werf, 1998).

Atualmente a hipótese mais aceita para explicar a importância relativa da AFE e da TAL seria que a relação entre essas duas variáveis se configura em um “*trade-off*”. Durante o processo evolutivo, indivíduos de uma população são submetidos a diferentes condições de irradiância poderiam estar melhor adaptados a essas diferenças do que outros. O que garantiria para estes maior eficiência para o crescimento, reprodução e sobrevivência (Shipley, 2002), levando à seleção desses indivíduos.

O RWC fornece uma importante informação sobre o ajustamento osmótico e o *status* hídrico das plantas (Mullan e Pietragalla, 2012). Folhas de plantas cultivadas a pleno sol apresentam maior acúmulo de lignina e maior espessura foliar (Lambers e Poorter, 2004), o que ocorre principalmente pelo aumento do tamanho das células que compõe parênquima paliçádico (Smith *et al.*, 1997), assim como pelo aumento de espaços aéreos nas folhas (Terashima *et al.*, 2001). As estruturas mais desenvolvidas desses tecidos ocupam maiores volumes e, conseqüentemente, reduzem o RWC nessas folhas em comparação às folhas dos acessos cultivados à sombra.

A tendência de redução observada em RWC foi também semelhante ao padrão de biomassa alocada em raízes para os acessos cultivados a pleno sol. Logo, os valores mais elevados observados para RWC nos acessos tetra- e hexaploide mantidos a pleno sol, em comparação ao diploide, podem ser consequência do maior investimento em raízes por parte desses dois acessos. Se um determinado genótipo possui maior capacidade para manter suas folhas túrgidas sob condição de maior perda de água (cultivo a pleno sol), isso pode significar uma vantagem fisiológica importante (Mullan e Pietragalla, 2012).

4.3 Curva de luz (A/I)

Os resultados observados nas curvas *A/I* nas plantas de *L. alba* avaliadas no presente estudo reforçam e corroboram os efeitos observados para a maioria dos parâmetros de trocas gasosas detectados entre os acessos cultivados a pleno sol e à sombra. A baixa irradiância é o principal fator controlador da fotossíntese em ambientes sombreados, e que guardam entre si uma relação linear (Larcher, 2003; Ramírez-Valiente *et al.*, 2010). Em geral, plantas cultivadas sob níveis elevados de irradiância apresentam maior taxa fotossintética, acompanhada de aumento da taxa respiratória, o que é conhecido como “efeito Kok” (Kok, 1949), que estaria ligado ao aumento da fotorrespiração (Ishii e Murata, 1978).

Nas plantas cultivadas à sombra, a redução em I_{comp} e o aumento de ϕI_{comp} é fruto do ajustamento do aparato fotossintético, resposta que aumenta a eficiência na interceptação e na utilização da irradiância. Contudo, em função dessas respostas, ocorre redução do ponto de saturação luminoso (I_{max}), conforme também foi observado neste estudo. Alterações morfológicas associadas a mudanças fisiológicas, como, por exemplo, o aumento do tamanho dos complexos coletores de luz nos FSII, fazem com que plantas de sombra atinjam o máximo valor de A com baixos níveis de irradiância (Lopes e Lima, 2015). Plantas aclimatadas à sombra podem reduzir o rendimento quântico, a fim de evitar danos ao aparato fotossintético (Lambers *et al.*, 1998), comportamento que também foi observado para *L. alba* neste estudo. Esta possibilidade foi reforçada pela redução observada em $\phi(I_{comp_I200})$ e pela tendência de queda notada em $\phi PSII$ e Fv'/Fm' com o aumento da irradiância (Figura 6).

4.4 Quantificação de clorofilas e carotenoides

Folhas mantidas à sombra tendem a minimizar a limitação causada pela luz através do aumento da capacidade de captação luminosa (Lambers *et al.*, 1998). Para tanto, plantas adaptadas à baixa irradiância apresentam conteúdos de clorofilas aumentados (Valladares e Niinemets, 2008), resposta que também foi observada no presente estudo para os acessos de *L. alba* cultivados à sombra.

O aumento da captação de luz pelas plantas submetidas à baixa irradiância é fruto de alterações estruturais nos fotossistemas, o que modifica a razão Chl *a*/ Chl *b*. As folhas dessas plantas apresentam maior conteúdo de pigmentos associados aos complexos coletores de luz dos FSII (LHCII), com o qual está associada a maior parte da clorofila *b* (Lichtenthaler e Babani, 2004). Essas alterações fazem com que plantas de sombra tenham menor razão Chl *a*/ Chl *b* (Evans, 1988; Hikosaka e Terashima, 1995), condição também observada neste estudo nas plantas dos acessos tetra- e hexaploides cultivadas à sombra.

Em geral plantas de sol apresentam maior conteúdo de carotenoides, presentes no complexo antena dos fotossistemas. Essas moléculas são responsáveis pela fotoproteção do aparato fotossintético sob condições de alta irradiância (Lewandowska e Jarvis, 1977; Demmig-Adams e Adams, 1992). Por sua vez, os carotenoides são consideradas moléculas fotoprotetoras e estão envolvidas diretamente na dissipação do excesso de

energia absorvidas pelas moléculas de clorofila através do ciclo das xantofilas (Demmig-Adams e Adams, 1992; Demmig-Adams *et al.*, 1999). Contudo, no presente estudo, os resultados encontrados identificaram que os acessos de *L. alba* cultivados à sombra apresentaram um acúmulo significativo desses pigmentos. Essa resposta pode ser atribuída à metodologia utilizada para se determinar o conteúdo de carotenoides, que considera o seu teor com base na massa de tecido foliar amostrado, uma vez que as plantas dos diferentes acessos de *L. alba* cultivadas à sombra apresentaram maior área foliar específica.

4.5 Quantificação do óleo essencial

No presente estudo, é bastante provável que o menor COE observado em plantas de *L. alba* cultivadas à sombra tenha sido causado pela redução em *A* observada neste ambiente. A produção de óleo essencial está ligada a um conjunto complexo de reguladores fisiológicos, bioquímicos e genéticos que atuam em paralelo com as modulações impostas pelo ambiente (Kleinwächter e Selmar, 2014; 2015). A fotossíntese é um importante componente para produção de óleos essenciais pois, a partir desse processo é que são produzidos esqueletos de carbono e NADPH para as rotas dos metabolitos secundários, componentes que são indispensáveis à síntese de terpenoides, que são os principais constituintes do óleo essencial em plantas (Maffei e Codignola, 1990 ; Sangwan *et al.*, 2001).

Os resultados encontrados no presente trabalho são semelhante aos reportados na literatura para plantas de *L. alba*. Ventrella (2000) observou redução no rendimento de óleo essencial e mudanças no perfil dos seus componentes em plantas de *L. alba* cultivadas a 70% de sombreamento. Reduções no conteúdo de óleo essencial também foram observadas em *Aloysia gratissima* (Pinto *et al.*, 2007), *Pothomorphe umbellata* (Mattana *et al.*, 2010) e *Melissa officinalis* (Meira *et al.*, 2012) cultivadas sob 70% de sombreamento.

Independentemente dos níveis de irradiância aplicados neste estudo, observou-se uma tendência de redução na produção de óleo essencial com o aumento da ploidia. Essa resposta parece estar relacionada à tendência de aumento na biomassa das plantas com o aumento da ploidia, o que pode ter promovido a queda no rendimento do óleo. Apesar de não ter avaliado ploidias distintas em seu estudo, Ming (1994) observou relação

inversa entre a produção de biomassa e o rendimento de óleo essencial em plantas de *L. alba*. Isso pode ocorrer devido ao deslocamento dos esqueletos de carbono produzidos pela fotossíntese e respiração para o crescimento, convertendo-se em tecido vegetal, em detrimento a produção de compostos voláteis (Herms e Mattson, 1992).

No presente estudo, o acesso diploide apresentou destacado conteúdo de óleo essencial nos dois níveis de irradiância em que foi cultivado. Contudo, plantas diploides cultivadas à sombra, apesar de apresentarem maior produção de óleo, também apresentaram menor acúmulo de MST. Esse comportamento observado para o acesso diploide sugere uma maior alocação fotoassimilados e nutrientes para a síntese de metabolitos secundários, mesmo sob condições limitantes à assimilação de carbono. Rotas do metabolismo secundário mais ativas podem produzir implicações sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas (Figueiredo *et al.*, 2008), provocando redução no acúmulo de biomassa associada a uma taxa de biossíntese constates dos metabólitos que irão compor o óleo essencial (Kleinwächter e Selmar, 2015).

5 CONCLUSÕES

No presente estudo, as variáveis fisiológicas e morfológicas foram afetadas pelo sombreamento, pelo acesso e pela interação destes dois fatores. Os parâmetros de trocas gasosas A , g_s , J_c , J_o e A_{gross} , indicaram que o acesso tetraploide apresentou o pior desempenho em comparação aos demais acessos, principalmente quando cultivado à sombra.

A análise de crescimento revelou que, independentemente do acesso ao qual pertencem, plantas de *L. alba* cultivadas sob condições de baixa irradiância (30%) apresentam respostas típicas ao sombreamento, como a redução na massa total das plantas e na taxa assimilatória líquida, além do expressivo aumento na área foliar específica nessa condição de luminosidade.

O rendimento na produção de óleo essencial foi afetado pela interação entre os níveis de irradiância e os acessos, sendo que o acesso diploide apresentou maior conteúdo de óleo essencial dentre os demais, independentemente do nível de irradiância. Entretanto, quando cultivado à sombra, esse acesso apresentou menor acúmulo de biomassa, resposta que sugere a manutenção da síntese de metabólitos secundário mesmo sob condições que afetem a assimilação de carbono.

Todas as mudanças observadas no padrão de crescimento em respostas à baixa irradiância apontam para a existência de um mecanismo de homeostase de desenvolvimento em plantas de *L. alba*, reiterando a teoria do crescimento equilibrado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABAD M.; BERMEJO, P.; VILLAR, A.; SANCHEZ PALOMINO, S.; CARRASCO, L. Antiviral activity of medicinal plant extracts. **Phytotherapy Research**, v. 11, n. 3, p. 198-202, 1997.

AKULA R.; RAVISHANKAR, G. A. Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. **Plant Signaling & Behavior**, v. 6, n. 11, p. 1720-1731, 2011.

ALVARENGA I. C. A.; PACHECO, F. V.; SILVA, S. T.; BERTOLUCCI, S. K. V.; PINTO, J. E. B. P. In vitro culture of *Achillea millefolium* L.: quality and intensity of light on growth and production of volatiles. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)**, v. 122, n. 2, p. 299-308, 2015.

ANASORI P.; ASGHARI, G. Effects of light and differentiation on gingerol and zingiberene production in callus culture of *Zingiber officinale* Rosc. **Research in Pharmaceutical Sciences**, v. 3, n. 1, p. 59-63, 2009.

ANDRIGHETTI-FRÖHNER C.; SINCERO, T.; DA SILVA, A.; SAVI, L.; GAIDO, C.; BETTEGA, J.; MANCINI, M.; DE ALMEIDA, M.; BARBOSA, R.; FARIAS, M. Antiviral evaluation of plants from Brazilian atlantic tropical forest. **Fitoterapia**, v. 76, n. 3, p. 374-378, 2005.

ANTOUN M. D.; RAMOS, Z.; VAZQUES, J.; OQUENDO, I.; PROCTOR, G. R.; GERENA, L.; FRANZBLAU, S. G. Evaluation of the flora of Puerto Rico for *in vitro* antiplasmodial and antimycobacterial activities. **Phytotherapy Research**, v. 15, n. 7, p. 638-642, 2001.

ANVISA. **Farmacopeia Brasileira**. SANITÁRIA, A. N. D. V. Brasília: Brasil. 1: 198-199 p. 2010.

_____. **Formulário de Fitoterápicos da Farmacopéia Brasileira** SANITÁRIA, A. N. D. V. Brasília: Brasil: 126p p. 2011.

ARAÚJO W. L.; FERNIE, A. R.; NUNES-NESE, A. Control of stomatal aperture: a renaissance of the old guard. **Plant Signaling & Behavior**, v. 6, n. 9, p. 1305-1311, 2011.

ASADA K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. **Plant physiology**, v. 141, n. 2, p. 391-396, 2006.

ATKINS S. Verbenaceae. In: KADEREIT, J. W. **Flowering Plants Dicotyledons: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae)**, Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2004. p.449-468.

AVELANGE M.-H.; THIÉRY, J. M.; SARREY, F.; GANS, P.; RÉBEILLÉ, F. Mass-spectrometric determination of O₂ and CO₂ gas exchange in illuminated higher-plant cells. **Planta**, v. 183, n. 2, p. 150-157, 1991.

AZCÓN-BIETO J.; OSMOND, C. B. Relationship between Photosynthesis and Respiration: the effect of carbohydrate status on the rate of CO₂ production by respiration in darkened and illuminated wheat leaves. **Plant Physiology**, v. 71, n. 3, p. 574-581, 1983.

BARRS H.; WEATHERLEY, P. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. **Australian Journal of Biological Sciences**, v. 15, n. 3, p. 413-428, 1962.

BATISTA D. S.; DE CASTRO, K. M.; DA SILVA, A. R.; TEIXEIRA, M. L.; SALES, T. A.; SOARES, L. I.; DAS GRAÇAS CARDOSO, M.; DE OLIVEIRA SANTOS, M.; VICCINI, L. F.; OTONI, W. C. Light quality affects in vitro growth and essential oil profile in *Lippia alba* (Verbenaceae). **In Vitro Cellular & Developmental Biology - Plant**, p. 1-7, 2016.

BJÖRKMAN O. Responses to different quantum flux densities. In: **Physiological plant ecology I** ed: Springer, 1981. p.57-107.

BJÖRKMAN O.; DEMMIG-ADAMS, B. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: SCHULZE, E.-D. e CALDWELL, M. M. **Ecophysiology of Photosynthesis**, Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1995. p.17-47.

BLUM A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 56, n. 11, p. 1159-1168, 2005.

BROOKS A.; FARQUHAR, G. D. Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. **Planta**, v. 165, n. 3, p. 397-406, 1985.

BROUWER R. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. **Netherlands Journal Agricultural Science**, v. 10, n. 5, p. 399-408, 1962.

BROWN V. K.; LAWTON, J. H.; GRUBB, P. J. Herbivory and the evolution of leaf size and shape and discussion. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 333, n. 1267, p. 265-272, 1991.

CAMARGO S. B.; DE VASCONCELOS, D. F. S. A. Atividades biológicas de Linalol: conceitos atuais e possibilidades futuras deste monoterpene. **Revista de Ciências Médicas e Biológicas**, v. 13, n. 3, p. 381-387, 2015.

CASTRO D. M.; MING, L. C.; MARQUES, M. O. M. Biomass production and chemical composition of *Lippia alba* (mill.) n.E.Br. Ex britt & wilson in leaves on different plant parts in different seasons. 2002, 569: International Society for Horticultural Science (ISHS), Leuven, Belgium. p.111-115.

CHANG X.; ALDERSON, P. G.; WRIGHT, C. J. Solar irradiance level alters the growth of basil (*Ocimum basilicum* L.) and its content of volatile oils. **Environmental and Experimental Botany**, v. 63, n. 1, p. 216-223, 2008.

CHEN M.; CHORY, J.; FANKHAUSER, C. Light Signal Transduction in Higher Plants. **Annual Review of Genetics**, v. 38, n. 1, p. 87-117, 2004.

CICCIO J. F.; OCAMPO, R. A. Variación anual de la composición química del aceite esencial de *Lippia alba* (Verbenaceae) cultivada en Costa Rica. **Lankesteriana International Journal on Orchidology**, v. 6, n. 3, 2006.

CLARK R.; MENARY, R. environmental effects on peppermint *Mentha piperita* L. effect of daylength, photon flux density, night temperature and day temperature on the yield and composition of peppermint oil. **Functional Plant Biology**, v. 7, n. 6, p. 685-692, 1980.

CNCFLORA. *Aniba rosaeodora* in Lista Vermelha da flora brasileira versão 2012.2, Brazil, 2012.

Disponível em: < <http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Aniba%20rosaeodora> >. Acesso em: 3 setembro 2017.

COMSTOCK J. P.; EHLERINGER, J. R. Correlating genetic variation in carbon isotopic composition with complex climatic gradients. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 89, n. 16, p. 7747-7751, 1992.

DA MATTA F. M.; GODOY, A. G.; MENEZES-SILVA, P. E.; MARTINS, S. C. V.; SANGIARD, L. M. V. P.; MORAIS, L. E.; TORRE-NETO, A.; GHINI, R. Sustained enhancement of photosynthesis in coffee trees grown under free-air CO₂ enrichment conditions: disentangling the contributions of stomatal, mesophyll, and biochemical limitations. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 1, p. 341-352, 2015.

DA MATTA F. M.; LOOS, R. A.; SILVA, E. A.; LOUREIRO, M. E. Limitations to photosynthesis in *Coffea canephora* as a result of nitrogen and water availability. **Journal of Plant Physiology**, v. 159, n. 9, p. 975-981, 2002.

DALE M. P.; CAUSTON, D. R. The ecophysiology of *Veronica chamaedrys*, *V. montana* and *V. officinalis*. II. The interaction of irradiance and water regime. **Journal of Ecology**, v. 80, n. 3, p. 493-504, 1992.

DE ABREU MATOS F. J.; MACHADO, M. I. L.; CRAVEIRO, A. A.; ALENCAR, J. W. Essential oil composition of two chemotypes of *Lippia alba* grown in northeast Brazil. **Journal of Essential Oil Research**, v. 8, n. 6, p. 695-698, 1996.

DE MEDEIROS VICHATO M. R.; VICHATO, M.; PASQUAL, M.; DE CASTRO, D. M.; DUTRA, L. F. Indução e identificação de tetraplóides em *Dendrobium nobile* Lindl. (Orchidaceae). **Revista Ciência Agrônômica**, v. 38, n. 4, p. 385-390, 2008.

DELLACASSA E. **Normalización de productos naturales obtenidos de especies de la flora aromática latinoamericana: proyecto CYTED IV.20**. Porto Alegre: EdUPUCRS, 2010.

DEMMIG-ADAMS B.; ADAMS III, W. W.; BARKER, D. H.; LOGAN, B. A.; BOWLING, D. R.; VERHOEVEN, A. S. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. **Physiologia Plantarum**, v. 98, n. 2, p. 253-264, 1996.

DEMMIG-ADAMS B.; ADAMS, W. W. Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms. **Plant, Cell & Environment**, v. 15, n. 4, p. 411-419, 1992.

DEMMIG-ADAMS B.; ADAMS, W. W.; EBBERT, V.; LOGAN, B. A. Ecophysiology of the xanthophyll cycle. In: FRANK, H. A.; YOUNG, A. J., *et al.* **The Photochemistry of Carotenoids**. Dordrecht: Springer Netherlands, 1999. p.245-269.

DO VALE T. G.; FURTADO, E. C.; SANTOS, J.; VIANA, G. Central effects of citral, myrcene and limonene, constituents of essential oil chemotypes from *Lippia alba* (Mill.) NE Brown. **Phytomedicine**, v. 9, n. 8, p. 709-714, 2002.

DOS SANTOS AGUIAR J. Atividades antimicrobiana, citotóxica, antitumoral e antiinflamatória de extratos brutos de *Lippia alba* (Mill.) NE Brown. 2006. 70f. Dissertação de mestrado – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2006.

DUAN B.; LU, Y.; YIN, C.; JUNTILA, O.; LI, C. Physiological responses to drought and shade in two contrasting *Picea asperata* populations. **Physiologia Plantarum**, v. 124, n. 4, p. 476-484, 2005.

EL-SHARKAWY M. A.; COCK, J. H.; DEL PILAR HERNANDEZ, A. Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. **Photosynthesis Research**, v. 7, n. 2, p. 137-149, 1985.

EVANS J. Acclimation by the thylakoid membranes to growth irradiance and the partitioning of nitrogen between soluble and thylakoid proteins. **Functional Plant Biology**, v. 15, n. 2, p. 93-106, 1988.

EVANS J. R. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplasts. **New Phytologist**, v. 143, n. 1, p. 93-104, 1999.

FENG X. Trends in intrinsic water-use efficiency of natural trees for the past 100–200 years: a response to atmospheric CO₂ concentration. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v. 63, n. 13, p. 1891-1903, 1999.

FIGUEIREDO A. C.; BARROSO, J. G.; PEDRO, L. G.; SCHEFFER, J. J. C. Factors affecting secondary metabolite production in plants: volatile components and essential oils. **Flavour and Fragrance Journal**, v. 23, n. 4, p. 213-226, 2008.

GAY A. P.; HURD, R. G. The influence of light on stomatal density in the tomato. **New Phytologist**, v. 75, n. 1, p. 37-46, 1975.

GEDROC J. J.; MCCONNAUGHAY, K. D. M.; COLEMAN, J. S. Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both? **Functional Ecology**, v. 10, n. 1, p. 44-50, 1996.

GENTY B.; BRIANTAIS, J.-M.; BAKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects**, v. 990, n. 1, p. 87-92, 1989.

GIANOLI E.; PALACIO-LÓPEZ, K. Phenotypic integration may constrain phenotypic plasticity in plants. **Oikos**, v. 118, n. 12, p. 1924-1928, 2009.

GIVNISH T. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. **Functional Plant Biology**, v. 15, n. 2, p. 63-92, 1988.

GLYNN C.; HERMS, D. A.; ORIAN, C. M.; HANSEN, R. C.; LARSSON, S. Testing the growth–differentiation balance hypothesis: dynamic responses of willows to nutrient availability. **New Phytologist**, v. 176, n. 3, p. 623-634, 2007.

GOMES P. A.; DE SOUZA, M. F.; DE SOUZA JUNIOR, I. T.; JUNIOR, W. G. O. C.; DE FIGUEIREDO, L. S.; MARTINS, E. R. Influência do sombreamento na produção de biomassa, óleo essencial e quantidade de tricomas glandulares em cidrão *Lippia citriodora* (Lam.). **Biotemas**, v. 22, n. 4, p. 9-14, 2009.

HANNING I.; HELDT, H. W. On the function of mitochondrial metabolism during photosynthesis in spinach (*Spinacia oleracea* L.) Leaves (partitioning between respiration and export of redox equivalents and precursors for nitrate assimilation products). **Plant Physiology**, v. 103, n. 4, p. 1147-1154, 1993.

HARTMANN H. T.; KESTER, D. E. **Plant propagation: principles and practices**. Prentice-Hall, Inc., 1983.

HAUGEN R.; STEFFES, L.; WOLF, J.; BROWN, P.; MATZNER, S.; SIEMENS, D. H. Evolution of drought tolerance and defense: dependence of tradeoffs on mechanism, environment and defense switching. **Oikos**, v. 117, n. 2, p. 231-244, 2008.

HENNEBELLE T.; SAHPAZ, S.; DERMONT, C.; JOSEPH, H.; BAILLEUL, F. The Essential Oil of *Lippia alba*: Analysis of Samples from French Overseas Departments and Review of Previous Works. **Chemistry & Biodiversity**, v. 3, n. 10, p. 1116-1125, 2006.

HENNEBELLE T.; SAHPAZ, S.; JOSEPH, H.; BAILLEUL, F. Ethnopharmacology of *Lippia alba*. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 116, n. 2, p. 211-222, 2008.

HERMS D. A.; MATTSON, W. J. The dilemma of plants: to grow or defend. **The Quarterly Review of Biology**, v. 67, n. 3, p. 283-335, 1992.

HIKOSAKA K.; TERASHIMA, I. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. **Plant, Cell & Environment**, v. 18, n. 6, p. 605-618, 1995.

HUNT R.; CAUSTON, D. R.; SHIPLEY, B.; ASKEW, A. P. A Modern Tool for Classical Plant Growth Analysis. **Annals of Botany**, v. 90, n. 4, p. 485-488, 2002.

ISHII R.; MURATA, Y. Further evidence of the Kok Effects in C3 plants and the effects of environmental factors on it. **Japanese journal of crop science**, v. 47, n. 4, p. 547-550, 1978.

JONES H. G. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, n. especial, p. 387-398, 1998.

JULIÃO L. S.; TAVARES, E. S.; LAGE, C. L. S.; LEITÃO, S. G. Cromatografia em camada fina de extratos de três quimiotipos de *Lippia alba* (Mill) N.E.Br. (erva-cidreira). **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v. 13, n. suplemento, p. 36-38, 2003.

KLEIMAN D.; AARSSSEN, L. W. The leaf size/number trade-off in trees. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 2, p. 376-382, 2007.

KLEINWÄCHTER M.; PAULSEN, J.; BLOEM, E.; SCHNUG, E.; SELMAR, D. Moderate drought and signal transducer induced biosynthesis of relevant secondary metabolites in thyme (*Thymus vulgaris*), greater celandine (*Chelidonium majus*) and parsley (*Petroselinum crispum*). **Industrial Crops and Products**, v. 64, p. 158-166, 2015.

KLEINWÄCHTER M.; SELMAR, D. Influencing the product quality by applying drought stress during the cultivation of medicinal plants. In: AHMAD, P. e WANI, M. R. **Physiological mechanisms and adaptation strategies in plants under changing environment**. 1ed. New York, NY: Springer New York, 2014. p.57-73.

_____. New insights explain that drought stress enhances the quality of spice and medicinal plants: potential applications. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 35, n. 1, p. 121-131, 2015.

KOK B. On the interrelation of respiration and photosynthesis in green plants. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 3, p. 625-631, 1949.

KOTTEK M.; GRIESER, J.; BECK, C.; RUDOLF, B.; RUBEL, F. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 15, n. 3, p. 259-263, 2006.

KOZAKI A.; TAKEBA, G. Photorespiration protects C3 plants from photooxidation. **Nature**, v. 384, n. 6609, p. 557-560, 1996.

LAMBERS H.; III, F. S. C.; PONS, T. L. Plant physiological ecology. In: **Plant physiological ecology**. Second Edition ed: Springer, 1998. capítulo 10, p.321-367.

LAMBERS H.; POORTER, H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. In: **Advances in Ecological Research**: Academic Press, 2004. v. Volume 34, p.283-362.

LARCHER W. **Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups**. Springer Science & Business Media, 2003.

LEWANDOWSKA M.; JARVIS, P. G. Changes in chlorophyll and carotenoid content, specific leaf area and dry weight fraction in sitka spruce, in response to shading and season. **New Phytologist**, v. 79, n. 2, p. 247-256, 1977.

LI J.; YANG, H.; ANN PEER, W.; RICHTER, G.; BLAKESLEE, J.; BANDYOPADHYAY, A.; TITAPIWANTAKUN, B.; UNDURRAGA, S.; KHODAKOVSKAYA, M.; RICHARDS, E. L.; KRIZEK, B.; MURPHY, A. S.;

GILROY, S.; GAXIOLA, R. Arabidopsis H⁺-PPase AVP1 regulates auxin-mediated organ development. **Science**, v. 310, n. 5745, p. 121-125, 2005.

LICHTENTHALER H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. In: **Methods in Enzymology**: Academic Press, 1987. v. Volume 148, p.350-382.

LICHTENTHALER H. K.; BABANI, F. Light adaptation and senescence of the photosynthetic apparatus. Changes in pigment composition, chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic activity. In: PAPAGEORGIOU, G. C. e GOVINDJEE. **Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2004. p.713-736.

LLOYD J.; WONG, S.; STYLES, J.; BATTEN, D.; PRIDDLE, R.; TURNBULL, C.; MCCONCHIE, C. Measuring and modelling whole-tree gas exchange. **Functional Plant Biology**, v. 22, n. 6, p. 987-1000, 1995.

LOBO D. A. F.; BARROS, M. P.; DALMAGRO, H. J.; DALMOLIN, Â. C.; PEREIRA, W. E.; SOUZA, É. C.; VOURLITIS, G. L.; RODRÍGUEZ ORTÍZ, C. E. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel — a critical look at the models. **Photosynthetica**, v. 51, n. 3, p. 445-456, 2013.

LOGAN B. A.; ADAMS, W. W.; DEMMIG-ADAMS, B. Avoiding common pitfalls of chlorophyll fluorescence analysis under field conditions. **Functional Plant Biology**, v. 34, n. 9, p. 853-859, 2007.

LOOMIS W. E. **Growth and differentiation in plants**. Iowa State College Press., 1953. 458p.

LOPES N. F.; LIMA, M. D. G. D. S. **Fisiologia da produção**. Viçosa-MG: Editora UFV, 2015.

MAFFEI M.; CODIGNOLA, A. Photosynthesis, photorespiration and herbicide effect on terpene production in peppermint (*Mentha piperita* L.). **Journal of Essential Oil Research**, v. 2, n. 6, p. 275-286, 1990.

MATTANA R. S.; VIEIRA, M. A. R.; MARCHESE, J. A.; MING, L. C.; MARQUES, M. O. M. Shade level effects on yield and chemical composition of the leaf essential oil of *Pothomorphe umbellata* (L.) Miquel. **Scientia Agricola**, v. 67, n.4, p. 414-418, 2010.

MATYSSEK R. Trends in forest tree physiological research. In. **Trends in European Forest Tree Physiology Research**: Springer, 2001.

MATYSSEK R.; AGERER, R.; ERNST, D.; MUNCH, J.-C.; OSSWALD, W.; PRETZSCH, H.; PRIESACK, E.; SCHNYDER, H.; TREUTTER, D. The plant's capacity in regulating resource demand. **Plant biology**, v. 7, n. 06, p. 560-580, 2005.

MATYSSEK R.; SCHNYDER, H.; OßWALD, W.; ERNST, D.; MUNCH, J. C.; PRETZSCH, H. **Growth and defence in plants**. Springer, 2014.

MAXWELL K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 345, p. 659-668, 2000.

MEIRA M. R.; MARTINS, E. R.; MANGANOTTI, S. A. Crescimento, produção de fitomassa e teor de óleo essencial de melissa (*Melissa officinalis* L.) sob diferentes níveis de sombreamento. **Revista Brasileira de Plantas Medicinai**s, v. 14, p. 352-357, 2012.

MESA-ARANGO A. C.; MONTIEL-RAMOS, J.; ZAPATA, B.; DURÁN, C.; BETANCUR-GALVIS, L.; STASHENKO, E. Citral and carvone chemotypes from the essential oils of Colombian *Lippia alba* (Mill.) N.E. Brown: composition, cytotoxicity and antifungal activity. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 104, p. 878-884, 2009.

MING L. Influência da adubação orgânica na produção de biomassa e teor de óleos essenciais de *Lippia alba*. **Horticultura Brasileira**, v. 12, n. 1, p. 49-52, 1994.

MULLAN D.; PIETRAGALLA, J. Leaf relative water content. **Physiological breeding II: a field guide to wheat phenotyping**. CIMMYT, Mexico, p. 25-27, 2012.

NOCTOR G.; VELJOVIC-JOVANOVIC, S.; DRISCOLL, S.; NOVITSKAYA, L.; FOYER, C. H. Drought and oxidative load in the leaves of C3 plants: a predominant role for photorespiration?. **Annals of Botany**, v. 89, n. 7, p. 841-850, 2002.

NUNES-NESE A.; SWEETLOVE, L. J.; FERNIE, A. R. Operation and function of the tricarboxylic acid cycle in the illuminated leaf. **Physiologia Plantarum**, v. 129, n. 1, p. 45-56, 2007.

OLIVEIRA D. R.; LEITAO, G. G.; SANTOS, S. S.; BIZZO, H. R.; LOPES, D.; ALVIANO, C. S.; ALVIANO, D. S.; LEITAO, S. G. Ethnopharmacological study of two *Lippia* species from Oriximiná, Brazil. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 108, n. 1, p. 103-108, 2006.

OSMOND C. B.; GRACE, S. C. Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis? **Journal of Experimental Botany**, v. 46, p. 1351-1362, 1995.

PALACIO-LÓPEZ K.; NELSON, R.-L. Plasticidad fenotípica en *Lippia alba* (Verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad hídrica en dos ambientes lumínicos. **Acta Biológica Colombiana**, v. 13, p. 187-198, 2008.

PARKHURST D. F.; LOUCKS, O. L. Optimal leaf size in relation to environment. **Journal of Ecology**, v. 60, n. 2, p. 505-537, 1972.

PIERRE P. M. O. **Caracterização citogenética e molecular de três acessos de *Lippia alba* (Mill.) NE Br (Verbenaceae)**. 2004. Dissertação de mestrado - Universidade Federal de Lavras, Lavras-MG.

PIERRE P. M. O.; SOUSA, S. M.; DAVIDE, L. C.; MACHADO, M. A.; VICCINI, L. F. Karyotype analysis, DNA content and molecular screening in *Lippia alba* (Verbenaceae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, p. 993-1006, 2011.

PINO J. A.; ORTEGA, A.; ROSADO, A. Chemical composition of the essential oil of *Lippia alba* (Mill.) N.E. Brown from Cuba. **Journal of Essential Oil Research**, v. 8, n. 4, p. 445-446, 1996.

PINTO J. E. B.; CARDOSO, J. C. W.; CASTRO, E. M. D.; BERTOLUCCI, S. K. V.; MELO, L. A. D.; DOUSSEAU, S. Aspectos morfofisiológicos e conteúdo de óleo essencial de plantas de alfazema-do-Brasil em função de níveis de sombreamento. **Horticultura Brasileira**, v. 25, n. 2, p. 210-214, 2007.

POORTER H.; NAGEL, O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. **Functional Plant Biology**, v. 27, n. 12, p. 1191-1191, 2000.

POORTER H.; NIKLAS, K. J.; REICH, P. B.; OLEKSYN, J.; POOT, P.; MOMMER, L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, v. 193, n. 1, p. 30-50, 2012.

POORTER H.; WERF, A. V. D. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. In: H. LAMBERS, H. P. e VUUREN, M. M. I. V. **Inherent variation in plant growth: physiological mechanisms and ecological consequences**. Leiden: Backhuys Publishers, 1998. p.309-336.

RAMÍREZ-VALIENTE J. A.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; ARANDA, I.; VALLADARES, F. Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. **Tree Physiology**, v. 30, n. 5, p. 618-627, 2010.

REICH B. P.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S.; VOSE, J. M.; VOLIN, J. C.; GRESHAM, C.; BOWMAN, W. D. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. **Oecologia**, v. 114, n. 4, p. 471-482, 1998a.

REICH P. B.; WALTERS, M. B.; TJOELKER, M. G.; VANDERKLEIN, D.; BUSCHENA, C. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. **Functional Ecology**, v. 12, n. 3, p. 395-405, 1998b.

REINHARDT K.; SMITH, W. K. Impacts of Cloud Immersion on Microclimate, Photosynthesis and Water Relations of *Abies fraseri* (Pursh.) Poiret in a Temperate Mountain Cloud Forest. **Oecologia**, v. 158, n. 2, p. 229-238, 2008.

REIS A. C.; SOUSA, S. M.; VALE, A. A.; PIERRE, P. M. O.; FRANCO, A. L.; CAMPOS, J. M. S.; VIEIRA, R. F.; VICCINI, L. F. *Lippia alba* (Verbenaceae): A new tropical autopolyploid complex? **American Journal of Botany**, v. 101, n. 6, p. 1002-1012, 2014.

RIECHERS G. H. Plants and Microclimate. **Ecology**, v. 65, n. 5, p. 1702-1703, 1984.

RUFFA M. J.; WAGNER, M. L.; SURIANO, M.; VICENTE, C.; NADINIC, J.; PAMPURO, S.; SALOMÓN, H.; CAMPOS, R. H.; CAVALLARO, L. Inhibitory effect of medicinal herbs against RNA and DNA viruses. **Antiviral Chemistry and Chemotherapy**, v. 15, n. 3, p. 153-159, 2004.

SALIMENA F. R. G. Novos sinônimos e tipificações em *Lippia* sect. *Rhodolippia* (Verbenaceae). **Darwiniana**, p. 121-125, 2002.

SANGWAN N. S.; FAROOQI, A. H. A.; SHABIH, F.; SANGWAN, R. S. Regulation of essential oil production in plants. **Plant Growth Regulation**, v. 34, n. 1, p. 3-21, 2001.

SCHREIBER U.; BILGER, W.; NEUBAUER, C. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In: SCHULZE, E.-D. e CALDWELL, M. M. **Ecophysiology of Photosynthesis**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1995. p.49-70.

SELMAR D.; KLEINWÄCHTER, M. Stress enhances the synthesis of secondary plant products: the impact of stress-related over-reduction on the accumulation of natural products. **Plant and Cell Physiology**, v. 54, n. 6, p. 817-826, 2013.

SENA FILHO J. G.; MELO, J. G. S.; SARAIVA, A. M.; GONÇALVES, A. M.; PSIOTTANO, M. N. C.; XAVIER, H. S. Antimicrobial activity and phytochemical

profile from the roots of *Lippia alba* (Mill.) N.E. Brown. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v. 16, p. 506-509, 2006.

SHIPLEY B. Plasticity in relative growth rate and its components following a change in irradiance. **Plant, Cell & Environment**, v. 23, n. 11, p. 1207-1216, 2000.

_____. Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: relationship with daily irradiance. **Functional Ecology**, v. 16, n. 5, p. 682-689, 2002.

SHIPLEY B.; MEZIANE, D. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. **Functional Ecology**, v. 16, n. 3, p. 326-331, 2002.

SIANI A. C.; TAPPIN, M. R. R.; RAMOS, M. F. S.; MAZZEI, J. L.; RAMOS, M. C. K. V.; DE AQUINO NETO, F. R.; FRIGHETTO, N. Linalool from *Lippia alba*: Study of the Reproducibility of the Essential Oil Profile and the Enantiomeric Purity. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 50, n. 12, p. 3518-3521, 2002.

SILVA N.; OLIVEIRA, F.; COSTA, L.; BIZZO, H.; OLIVEIRA, R. Caracterização química do óleo essencial da erva cidreira (*Lippia alba* (Mill.) NE Br.) cultivada em Ilhéus na Bahia. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v. 8, n. 3, p. 52-55, 2006.

SMITH W. K.; VOGELMANN, T. C.; DELUCIA, E. H.; BELL, D. T.; SHEPHERD, K. A. Leaf form and photosynthesis. **BioScience**, v. 47, n. 11, p. 785-793, 1997.

SOBRAL M. V.; XAVIER, A. L.; LIMA, T. C.; DE SOUSA, D. P. Antitumor Activity of Monoterpenes Found in Essential Oils. **The Scientific World Journal**, v. 2014, p.1 - 35, 2014.

STANYS V.; WECKMAN, A.; STANIENE, G.; DUCHOVSKIS, P. *In vitro* induction of polyploidy in japanese quince (*Chaenomeles japonica*). **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, v. 84, n. 3, p. 263-268, 2006.

STEFANINI M. B.; RODRIGUES, S. D.; MING, L. C. Ação de fitorreguladores no crescimento da erva-cidreira-brasileira. **Horticultura brasileira**, v. 20, n. 1, p. 18-23, 2002.

TAVARES E. S.; JULIÃO, L. S.; LOPES, D.; BIZZO, H. R.; LAGE, C. L. S.; LEITÃO, S. G. Análise do óleo essencial de folhas de três quimiotipos de *Lippia alba* (Mill.) N. E. Br. (Verbenaceae) cultivados em condições semelhantes. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v. 15, p. 1-5, 2005.

TCHERKEZ G.; CORNIC, G.; BLIGNY, R.; GOUT, E.; GHASHGHAIE, J. *In vivo* respiratory metabolism of illuminated leaves. **Plant Physiology**, v. 138, n. 3, p. 1596-1606, 2005.

TELES S.; PEREIRA, J. A.; SANTOS, C. H. B.; MENEZES, R. V.; MALHEIRO, R.; LUCCHESI, A. M.; SILVA, F. Geographical origin and drying methodology may affect the essential oil of *Lippia alba* (Mill) N.E. Brown. **Industrial Crops and Products**, v. 37, n. 1, p. 247-252, 2012.

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, n. 1, p. 93-105, 2001.

TERBLANCHÉ F. C.; KORNELIUS, G. Essential oil constituents of the genus *Lippia* (Verbenaceae)—a literature review. **Journal of Essential Oil Research**, v. 8, n. 5, p. 471-485, 1996.

TOVAR-MÉNDEZ A.; MIERNYK, J. A.; RANDALL, D. D. Regulation of pyruvate dehydrogenase complex activity in plant cells. **European Journal of Biochemistry**, v. 270, n. 6, p. 1043-1049, 2003.

TUKEY J. W. The Problem of Multiple Comparisons. **Multiple Comparisons**, 1953.

VALENTINI R.; EPRON, D.; DE ANGELIS, P.; MATTEUCCI, G.; DREYER, E. In situ estimation of net CO₂ assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply. **Plant, Cell & Environment**, v. 18, n. 6, p. 631-640, 1995.

VALLADARES F.; NIINEMETS, Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, p. 237-257, 2008.

VARTY N. *Aniba rosodora*. 1998. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1998.RLTS.T33958A68966060.en>>. Acesso em: 29 August 2017.

VENTRELLA M. C. **Produção de folhas, óleo essencial e anatomia foliar quantitativa de *Lippia alba* (Mill.) NE Br.(Verbenaceae) em diferentes níveis de sombreamento e épocas de colheita**. 2000. Dissertação de mestrado - Faculdade de ciências agrônômicas, Universidade Estadual Paulista “Júlio De Mesquita Filho”

VERNON A. J.; ALLISON, J. C. S. A method of calculating net assimilation rate. **Nature**, v. 200, n. 4908, p. 814-814, 1963.

VIANA G. S.; DO VALE, T. G.; RAO, V.; MATOS, F. Analgesic and antiinflammatory effects of two chemotypes of *Lippia alba*: a comparative study. **Pharmaceutical biology**, v. 36, n. 5, p. 347-351, 1998.

VICINI L. F.; SILVEIRA, R. S.; DO VALE, A. A.; DE CAMPOS, J. M. S.; REIS, A. C.; DE OLIVEIRA SANTOS, M.; CAMPOS, V. R.; CARPANEZ, A. G.; GRAZUL, R. M. Citral and linalool content has been correlated to DNA content in *Lippia alba* (Mill.) N.E. Brown (Verbenaceae). **Industrial Crops and Products**, v. 59, p. 14-19, 2014.

VOGEL S. "Sun leaves" and "Shade leaves": differences in convective heat dissipation. **Ecology**, v. 49, n. 6, p. 1203-1204, 1968.

VON CAEMMERER S. **Biochemical models of leaf photosynthesis**. Csiro publishing, 2000.

VOSS I.; SUNIL, B.; SCHEIBE, R.; RAGHAVENDRA, A. S. Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response. **Plant Biology**, v. 15, n. 4, p. 713-722, 2013.

WHITMAN T.; AARSSSEN, L. W. The leaf size/number trade-off in herbaceous angiosperms. **Journal of Plant Ecology**, v. 3, n. 1, p. 49-58, 2010.

WILSON J. W. Observations on net assimilation rates in arctic environments¹: with two figures in the text. **Annals of Botany**, v. 24, n. 3, p. 372-381, 1960.

WINGLER A.; LEA, P. J.; QUICK, W. P.; LEEGOOD, R. C. Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 355, n. 1402, p. 1517, 2000.

WONG S. C.; COWAN, I. R.; FARQUHAR, G. D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. **Nature**, v. 282, n. 5737, p. 424-426, 1979.

YAMAMOTO P. Y.; COLOMBO, C. A.; AZEVEDO FILHO, J. A.; LOURENÇÃO, A. L.; MARQUES, M. O. M.; MORAIS, G. D. D. S.; CHIORATO, A. F.; MARTINS, A. L. M.; SIQUEIRA, W. J. Performance of ginger grass (*Lippia alba*) for traits related to the production of essential oil. **Scientia Agricola**, v. 65, p. 481-489, 2008.