

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS**

**RENITA BETERO CORRÊA FRIGERI**

**RELAÇÃO ENTRE RAIZ E PARTE AÉREA DE  
PLÂNTULAS DE ESPÉCIES ARBÓREAS  
TROPICAIS SOB DIFERENTES NÍVEIS DE  
RADIAÇÃO SOLAR**

**Tese apresentada ao Instituto de  
Biologia para a obtenção do Título de  
Doutor em Biologia Vegetal.**

**Orientador: Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Valio**

**Campinas, 2007**

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

<b>F916r</b>	<p>Frigeri, Renita Betero Corrêa</p> <p>Relação entre raiz e parte aérea de plântulas de espécies arbóreas tropicais sob diferentes níveis de radiação solar / Renita Betero Corrêa Frigeri. – Campinas, SP: [s.n.], 2007.</p> <p>Orientador: Ivany Ferraz Marques Valio.</p> <p>Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.</p> <p>1. Raízes (Botânica) - Fisiologia. 2. Plantas - Assimilação. 3. Ecofisiologia vegetal. I. Valio, Ivany Ferraz Marques. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.</p>
--------------	--

**Título em inglês:** Relation between root and aerial part of seedlings of tropical trees species under different levels of irradiance.

**Palavras-chave em inglês:** Roots (Botany) - Physiology; Plants - Assimilation; Plant ecophysiology.

**Área de concentração:** Biologia Vegetal.

**Titulação:** Doutora em Biologia Vegetal.

**Banca examinadora:** Ivany Ferraz Marques Valio, Marlene Aparecida Schiavinato, Claudia Regina Baptista Haddad, Victor Jose Mendes Cardoso, Ana Maria Magalhães Andrade Lagôa.

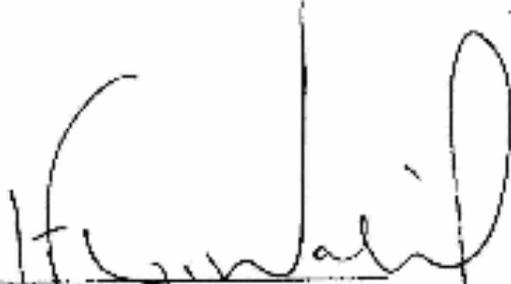
**Data da defesa:** 04/05/2007.

**Programa de Pós-Graduação:** Biologia Vegetal.

Campinas, 20 de Abril de 2007

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Valio (Orientador)



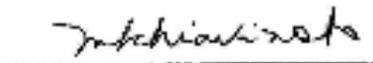
Assinatura

Profa. Dra. Claudia Regina Baptista Haddad



Assinatura

Profa. Dra. Martene Aparecida Schiavinato



Assinatura

Profa. Dra. Ana Maria Magalhães Andrade Lagoa



Assinatura

Prof. Dr. Victor Jose Mendes Cardoso



Assinatura

Prof. Dr. Amauri Alves de Alvarenga

Assinatura

Prof. Dr. Marcelo Carnier Dornelas

Assinatura

Prof. Dr. Jorge Vega

Assinatura

À Porfíria

## AGRADECIMENTOS

Ao Fernando pelo amor, carinho, dedicação e compreensão infinitos.

À minha avó Diva, pela educação, dedicação, amizade e amor.

À minha família, pelo carinho e amor.

Ao professor Ivany, exemplo de dedicação, dignidade e amizade, que serão eternamente lembrados ao longo de minha vida.

Aos professores do Departamento de Fisiologia Vegetal (UNICAMP) pelos conhecimentos transmitidos e apoio oferecido ao longo desta jornada.

Aos professores Cláudia, Marlene e Victor pelas valiosas sugestões durante a pré-banca.

À amiga Jane pelo companheirismo e dedicação durante a etapa final deste trabalho.

À amiga Aline pelo companheirismo.

Aos funcionários e colegas que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho.

À Universidade Estadual de Campinas que proporcionou os meios para a realização do Curso de Pós-Graduação.

À Universidade Federal de Rondônia, pela oportunidade de aperfeiçoamento.

À CAPES, pela concessão da bolsa de estudos.

## SUMÁRIO

Lista de Figuras.....	vii
Lista de Tabelas.....	xi
Resumo .....	xiv
Abstract.....	xvii
1. Introdução .....	1
1.1. Revisão Bibliográfica.....	3
2. Objetivo.....	11
3. Material e Métodos .....	12
3.1. Material vegetal .....	12
3.2. Obtenção das plântulas .....	15
3.3. Condução dos experimentos.....	15
3.4. Análise de crescimento sob diferentes níveis de irradiância.....	16
3.5 Análise estatística .....	22
4. Resultados e Discussão .....	23
4.1. Efeito de diferentes níveis de irradiância sobre o crescimento inicial das plântulas.....	23
4.2. Importância dos cotilédones na alocação de biomassa e crescimento inicial das plântulas.....	55
4.3. Relação teor de amido, razão raiz:parte aérea e crescimento inicial das plântulas.....	76
4.4. Efeitos da remoção de partes apicais caulinares e/ou radiculares das plântulas na razão raiz:parte aérea.....	91
4.5. Efeito de diferentes níveis de irradiância na distribuição de assimilados [ <sup>14</sup> C].....	102
5. Considerações Finais .....	110
6. Literatura Citada .....	113

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Correlação entre TCR e TAL de plântulas de Bauhinia, Dalbergia, Enterolobium, Myroxylon, Piptadenia, Peltophorum, Poecilanthe, Senna, Copaifera, Erythrina, Hymenaea e Schizolobium, mantidas durante 60 dias sob quatro níveis de irradiância: 100% (A), 50 % (B), 18 % (C) e 4 % (D). TCR= taxa de crescimento relativo, TAL= taxa de assimilação líquida..... 42
- Figura 2. Correlação entre TCR e AFE de plântulas de Bauhinia, Dalbergia, Enterolobium, Myroxylon, Piptadenia, Peltophorum, Poecilanthe, Senna, Copaifera, Erythrina, Hymenaea e Schizolobium, mantidas durante 60 dias sob quatro níveis de irradiância: 100% (A), 50 % (B), 18 % (C) e 4 % (D). TCR= taxa de crescimento relativo, AFE= área foliar específica..... 43
- Figura 3. Correlação entre RAF e AFE de plântulas de Bauhinia, Dalbergia, Enterolobium, Myroxylon, Piptadenia, Peltophorum, Poecilanthe, Senna, Copaifera, Erythrina, Hymenaea e Schizolobium, mantidas durante 60 dias sob quatro níveis de irradiância: 100% (A), 50 % (B), 18 % (C) e 4 % (D). RAF= razão de área foliar, AFE= área foliar específica..... 44
- Figura 4. Correlação entre RAF e RMF de plântulas de Bauhinia, Dalbergia, Enterolobium, Myroxylon, Piptadenia, Peltophorum, Poecilanthe, Senna, Copaifera, Erythrina, Hymenaea e Schizolobium, mantidas durante 60 dias sob sob quatro níveis de irradiância: 100% (A), 50 % (B), 18 % (C) e 4 % (D). RAF= razão de área foliar, RMF= razão de massa foliar..... 45
- Figura 5. Alocação de biomassa entre raiz e parte aérea de plântulas mantidas durante sessenta dias sob 2% e 50% da irradiância total. (A) Poecilanthe, (B) Hymenaea, (C) Enterolobium e (D) Erythrina. .... 54
- Figura 6. Matéria seca total de plântulas de espécies arbóreas, mantidas durante 60 dias sob 100% (A), 18% (B) e 4% (C) de irradiância, com e sem a remoção total dos cotilédones. Bau = Bauhinia, Enterol= Enterolobium, Eryt = Erythrina, Sen = Senna, Copa = Copaifera, Poec = Poecilanthe, Hym = Hymenaea..... 58
- Figura 7. Área foliar total de plântulas de espécies arbóreas, mantidas durante 60 dias sob 100% (A), 18% (B) e 4% (C) de irradiância, com e sem a remoção total dos cotilédones. Bau = Bauhinia, Enterol= Enterolobium, Eryt = Erythrina, Sen = Senna, Copa = Copaifera, Poec = Poecilanthe, Hym = Hymenaea. .... 59
- Figura 8. Área foliar específica de plântulas de espécies arbóreas, mantidas durante 60 dias sob 100% (A), 18% (B) e 4% (C) de irradiância, com e sem a remoção total dos cotilédones. Bau = Bauhinia, Enterol= Enterolobium, Eryt = Erythrina, Sen = Senna, Copa = Copaifera, Poec = Poecilanthe, Hym = Hymenaea. .... 60
- Figura 9. Razão de área foliar de plântulas de espécies arbóreas, mantidas durante 60 dias sob 100% (A), 18% (B) e 4% (C) de irradiância, com e sem a remoção total dos

cotilédones. Bau = Bauhinia, Enterol= Enterolobium, Eryt = Erythrina, Sen = Senna, Copa = Copaifera, Poec = Poecilanthe, Hym = Hymenaea. ....	61
Figura 10. Razão raiz:parte aérea de plântulas de espécies arbóreas, mantidas durante 60 dias sob 100% (A), 18% (B) e 4% (C) de irradiância, com e sem a remoção total dos cotilédones. Bau = Bauhinia, Enterol= Enterolobium, Eryt = Erythrina, Sen = Senna, Copa = Copaifera, Poec = Poecilanthe, Hym = Hymenaea. ....	68
Figura 11. Taxa de crescimento relativo (A) e taxa de assimilação líquida (B) de plântulas de Bauhinia, mantidas durante 60 dias sob diferentes irradiâncias, com e sem a remoção total dos cotilédones. ....	69
Figura 12. Taxa de crescimento relativo (A) e taxa de assimilação líquida (B) de plântulas de Enterolobium mantidas durante sessenta dias sob diferentes irradiâncias, com e sem a remoção dos cotilédones. ....	70
Figura 13. Taxa de crescimento relativo (A) e taxa de assimilação líquida (B) de plântulas de Erythrina mantidas durante sessenta dias sob diferentes irradiâncias, com e sem a remoção dos cotilédones. ....	71
Figura 14. Taxa de crescimento relativo (A) e taxa de assimilação líquida (B) de plântulas de Senna mantidas durante sessenta dias sob diferentes irradiâncias, com e sem a remoção dos cotilédones. ....	72
Figura 15. Taxa de crescimento relativo (A) e taxa de assimilação líquida (B) de plântulas de Copaifera mantidas durante sessenta dias sob diferentes irradiâncias, com e sem a remoção dos cotilédones. ....	73
Figura 16. Taxa de crescimento relativo (A) e taxa de assimilação líquida (B) de plântulas de Poecilanthe mantidas durante sessenta dias sob diferentes irradiâncias, com e sem a remoção dos cotilédones. ....	74
Figura 17. Taxa de crescimento relativo (A) e taxa de assimilação líquida (B) de plântulas de Hymenaea mantidas durante sessenta dias sob diferentes irradiâncias, com e sem a remoção dos cotilédones. ....	75
Figura 18. Teor de amido em folhas e raízes de plântulas de Erythrina mantidas durante um mês, a 2 e 50 % da irradiância total. ....	79
Figura 19. Teor de amido em folhas e raízes de plântulas de Enterolobium mantidas durante um mês, a 2 e 50 % da irradiância total. ....	79
Figura 20. Teor de amido em folhas e raízes de plântulas de Peltophorum mantidas durante um mês, a 2 e 50 % da irradiância total. ....	80
Figura 21. Teor de amido em folhas e raízes de plântulas de Hymenaea mantidas durante um mês, a 2 e 50 % da irradiância total. ....	80
Figura 22. Teor de amido em folhas e raízes de plântulas de Poecilanthe mantidas durante um mês a 2 e 50 % da irradiância total. ....	81

Figura 23. Teor de amido em folhas de plântulas de <i>Erythrina</i> mantidas durante um mês a 2 e 50 % da irradiância total. 1- Amostra coletada após 10 horas de iluminação. 2- Amostra coletada após 12 horas de escuro. ....	88
Figura 24. Teor de amido em folhas de plântulas de <i>Enterolobium</i> mantidas durante um mês a 2 e 50 % da irradiância total. 1- Amostra coletada após 10 horas de iluminação. 2- Amostra coletada após 12 horas de escuro. ....	88
Figura 25. Teor de amido em folhas de plântulas de <i>Peltophorum</i> mantidas durante um mês a 2 e 50 % da irradiância total. 1- Amostra coletada após 10 horas de iluminação. 2- Amostra coletada após 12 horas de escuro. ....	89
Figura 26. Teor de amido em folhas de plântulas de <i>Hymenaea</i> mantidas durante um mês a 2 e 50 % da irradiância total. 1- Amostra coletada após 10 horas de iluminação. 2- Amostra coletada após 12 horas de escuro. ....	89
Figura 27. Teor de amido em folhas de plântulas de <i>Poecilanthe</i> mantidas durante um mês a 2 e 50 % da irradiância total. 1- Amostra coletada após 10 horas de iluminação. 2- Amostra coletada após 12 horas de escuro. ....	90
Figura 28. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na matéria seca total de plântulas de <i>Hymenaea</i> (A) e <i>Erythrina</i> (B). Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob 2 e 50 % da irradiância total. ....	94
Figura 29. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na matéria seca total de plântulas de <i>Poecilanthe</i> (A) e <i>Enterolobium</i> (B). Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob 2 e 50 % da irradiância total. ....	95
Figura 30. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na matéria seca total de plântulas de <i>Hymenaea</i> (A) e <i>Erythrina</i> (B). Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob 2 e 50 % da irradiância total. ....	96
Figura 31. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na matéria seca total de plântulas de <i>Poecilanthe</i> (A) e <i>Enterolobium</i> (B). Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob 2 e 50% da irradiância total. ....	97
Figura 32. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na taxa de crescimento relativo de plântulas de <i>Hymenaea</i> (A) e <i>Erythrina</i> (B). Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob 2 e 50 % da irradiância total. ....	100
Figura 33. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na taxa de crescimento relativo de plântulas de <i>Poecilanthe</i> (A) e <i>Enterolobium</i> (B). Após trinta dias foi	

removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob 2 e 50 % da irradiância total. ....	101
Figura 34. Dinâmica da distribuição de assimilados [ <sup>14</sup> C] em plântulas de Enterolobium, 12 h após aplicação de [ <sup>14</sup> C] sacarose à folha apical mais expandida. Plântulas mantidas por trinta dias sob 50 % (A) e 2 % (B) da irradiância. 1- folíolo aplicado, 2- outros folíolos, 3- folhas, 4- epicótilo, 5- hipocótilo e 6- raiz. ....	105
Figura 35. Dinâmica da distribuição de assimilados [ <sup>14</sup> C] em plântulas de Poecilanthe, 12 h após aplicação de [ <sup>14</sup> C] sacarose à folha apical mais expandida. Plântulas mantidas por trinta dias sob 50 % (A) e 2% (B) da irradiância. 1- folíolo aplicado, 2- folhas, 3- epicótilo, 4- hipocótilo e 5- raiz. ....	106
Figura 36. Dinâmica da distribuição de assimilados [ <sup>14</sup> C] em plântulas de Hymenaea, 12 h após aplicação de [ <sup>14</sup> C] sacarose à folha apical mais expandida. Plântulas mantidas por trinta dias sob 50 % (A) e 2% (B) da irradiância. 1- folíolo aplicado, 2- outros folíolos, 3- folhas, 4- epicótilo, 5- hipocótilo e 6- raiz. ....	107
Figura 37. Dinâmica da distribuição de assimilados [ <sup>14</sup> C] em plântulas de Erythrina, 12 h após aplicação de [ <sup>14</sup> C] sacarose à folha apical mais expandida. Plântulas mantidas por trinta dias sob 50 % (A) e 2% (B) da irradiância. 1- folíolo aplicado, 2- outros folíolos, 3- folhas, 4- epicótilo, 5- hipocótilo e 6- raiz. ....	108
Figura 38. Dinâmica da distribuição de assimilados [ <sup>14</sup> C] em plântulas de Enterolobium (A), Poecilanthe (B), Erythrina (C) e Hymenaea (D), 48 h após aplicação de [ <sup>14</sup> C] sacarose à folha apical mais expandida. Plântulas mantidas por trinta dias sob 2 e 50 % da irradiância. 1- folha aplicada, 2- parte aérea, 3- raiz. ....	109

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Espécies e respectivas subfamílias botânicas utilizadas neste trabalho.....	13
Tabela 2. Grupo sucessiona1 e ambiente de ocorrência das espécies estudadas.....	14
Tabela 3. Matéria seca total de plântulas submetidas durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.....	26
Tabela 4. Matéria seca foliar de plântulas submetidas durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.....	27
Tabela 5. Matéria seca do caule de plântulas submetidas durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.....	28
Tabela 6. Matéria seca da raiz de plântulas submetidas durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.....	29
Tabela 7. Área foliar total de plântulas submetidas durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.....	30
Tabela 8. Altura de plântulas submetidas durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.....	31
Tabela 9. Comprimento específico do caule de plântulas submetidas durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.....	32
Tabela 10. Área foliar específica de plântulas submetidas durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.....	33
Tabela 11. Razão de massa foliar de plântulas submetidas durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.....	34
Tabela 12. Razão de área foliar de plântulas submetidas durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.....	35
Tabela 13. Taxa de crescimento relativo de plântulas submetidas durante 60 dias, a diferentes níveis de irradiância.....	40
Tabela 14. Taxa de assimilação líquida de plântulas submetidas durante 60 dias, a diferentes níveis de irradiância.....	41
Tabela 15. Alocação de biomassa para o caule de plântulas mantidas durante sessenta dias, sob diferentes irradiâncias.....	50
Tabela 16. Alocação de biomassa para a raiz de plântulas mantidas durante sessenta dias, sob diferentes irradiâncias.....	51

Tabela 17. Alocação de biomassa para as folhas de plântulas mantidas durante sessenta dias, sob diferentes irradiâncias.....	52
Tabela 18. Razão raiz:parte aérea de plântulas submetidas durante 60 dias, a diferentes níveis de irradiância.....	53
Tabela 19. Alocação de biomassa de plântulas de Bauhinia submetidas durante sessenta dias a diferentes irradiâncias, com (-) e sem (+) a remoção dos cotilédones....	65
Tabela 20. Alocação de biomassa de plântulas de Enterolobium submetidas durante sessenta dias a diferentes irradiâncias, com (-) e sem (+) a remoção dos cotilédones.....	65
Tabela 21. Alocação de biomassa de plântulas de Erythrina submetidas durante sessenta dias a diferentes irradiâncias, com (-) e sem (+) a remoção dos cotilédones.....	65
Tabela 22. Alocação de biomassa de plântulas de Senna submetidas durante sessenta dias a diferentes irradiâncias, com (-) e sem (+) a remoção dos cotilédones.....	66
Tabela 23. Alocação de biomassa de plântulas de Copaifera submetidas durante sessenta dias a diferentes irradiâncias, com (-) e sem (+) a remoção dos cotilédones.....	66
Tabela 24. Alocação de biomassa de plântulas de Poecilanthe submetidas durante sessenta dias a diferentes irradiâncias, com (-) e sem (+) a remoção dos cotilédones.....	66
Tabela 25. Alocação de biomassa de plântulas de Hymenaea submetidas durante sessenta dias a diferentes irradiâncias, com (-) e sem (+) a remoção dos cotilédones.....	67
Tabela 26. Acúmulo relativo de amido (ARA) e assimilação líquida de carbono (ALC) de plântulas de submetidas durante um mês a 2% da irradiância total.....	81
Tabela 27. Acúmulo relativo de amido (ARA) e assimilação líquida de carbono (ALC) de plântulas submetidas durante um mês a 50% da irradiância total.....	82
Tabela 28. Análise de crescimento de plântulas de Erythrina submetidas a diferentes irradiâncias durante um mês.....	82
Tabela 29. Análise de crescimento de plântulas de Enterolobium submetidas a diferentes irradiâncias, durante um mês.....	83
Tabela 30. Análise de crescimento de plântulas de Peltophorum submetidas a diferentes irradiâncias, durante um mês.....	83

Tabela 31. Análise de crescimento de plântulas de <i>Hymenaea</i> submetidas a diferentes irradiâncias, durante um mês.....	84
Tabela 32. Análise de crescimento de plântulas de <i>Poecilanthe</i> submetidas a diferentes irradiâncias, durante um mês.....	84
Tabela 33. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na alocação de biomassa de plântulas de <i>Enterolobium</i> . Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob diferentes níveis de irradiância.....	98
Tabela 34. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na alocação de biomassa de plântulas de <i>Erythrina</i> . Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob diferentes níveis de irradiância.....	98
Tabela 35. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na alocação de biomassa de plântulas de <i>Hymenaea</i> . Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob diferentes níveis de irradiância.....	99
Tabela 36. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na alocação de biomassa de plântulas de <i>Poecilanthe</i> . Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob diferentes níveis de irradiância.....	99

## RESUMO

O crescimento de plântulas de espécies arbóreas tropicais, em ambientes com disponibilidade luminosa contrastante, depende de interações entre características morfológicas e fisiológicas. Dentre as várias alterações morfológicas que ocorrem em condições de baixa irradiância, uma é a razão de crescimento entre a raiz e a parte aérea. A razão raiz:parte aérea de plântulas pode ser indicativa de especialização a diferentes ambientes. No geral, quanto mais sombreado o ambiente, maior a alocação de biomassa para as folhas. O aumento da biomassa da parte aérea (folhas e caules) se faz em detrimento da biomassa das raízes. Com o objetivo de verificar os efeitos de diferentes níveis de irradiância na alocação diferencial de fotossintatos, entre a parte aérea e subterrânea de plântulas de algumas espécies arbóreas tropicais, foram analisados o papel dos cotilédones e da região apical do caule e raiz na alocação, o teor de amido e a translocação de compostos de carbono. Plântulas de *Copaifera langsdorfii*, *Dalbergia nigra*, *Hymenaea courbaril*, *Myroxylon peruiferum*, *Peltophorum dubium* e *Poecilanthe parviflora*, consideradas tolerantes ao sombreamento e *Bauhinia longifolia*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Erythrina speciosa*, *Piptadenia gonoacantha*, *Senna macranthera* e *Schizolobium parahyba*, consideradas pioneiras, foram crescidas por aproximadamente 2 meses sob 4, 18, 50 e 100 % da irradiância total. O acúmulo de biomassa de todas as espécies estudadas aumentou em resposta ao aumento da disponibilidade luminosa, bem como as taxas de crescimento relativo e a assimilação líquida. Verificou-se, em geral, redução na razão raiz: parte aérea das plântulas sob baixa irradiância. Apesar deste padrão geral, as espécies estudadas variaram quanto à razão raiz:parte aérea. Plântulas de espécies consideradas tolerantes ao sombreamento como *Myroxylon peruiferum*, *Poecilanthe parviflora* e *Hymenaea courbaril*

apresentaram pouca alteração na razão raiz:parte aérea entre os diferentes tratamentos. *Bauhinia longifolia*, *Copaifera langsdorfii*, *Erythrina speciosa*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Piptadenia gonoacantha* destacaram-se pelas altas razões raiz:parte aérea sob altas irradiâncias. A remoção dos cotilédones das plântulas, da maioria das espécies estudadas, resultou em redução da biomassa total. No geral, não houve diferença significativa na fração de biomassa alocada ao caule, às raízes e às folhas e na razão raiz:parte aérea, com a remoção dos cotilédones. O acúmulo relativo de amido nas folhas não pareceu associado ao decréscimo na partição de biomassa para as raízes, nas plântulas das espécies analisadas. Plântulas de *Erythrina speciosa*, que pouco diferiram neste aspecto quando mantidas a 2 e 50 % da irradiância, apresentaram a maior alteração na razão raiz:parte aérea. Plântulas de *Poecilanthe parviflora*, que não alteraram significativamente a distribuição de massa seca entre raiz e parte aérea, diferiram significativamente quanto ao acúmulo relativo de amido nas duas irradiâncias. Aparentemente, a remoção parcial dos diferentes órgãos contribuiu pouco para a redução da biomassa total. No geral, as plântulas das espécies analisadas revelaram um crescimento compensatório em resposta à remoção, tanto sob baixa quanto alta irradiância. A razão raiz:parte aérea não foi alterada em relação às plântulas intactas. A avaliação da distribuição de compostos com carbono radioativamente marcados demonstrou que a direção do movimento dos assimilados nas plântulas de *Erythrina speciosa*, *Poecilanthe parviflora* e *Enterolobium contortisiliquum*, após 48 horas de aplicação, deu-se no sentido da folha aplicada para o caule e em menor proporção para a raiz, exceto em plântulas de *Hymenaea courbaril* que retiveram quase a totalidade de assimilados na folha aplicada. No geral, não se observou uma diferença marcante em termos de movimento de assimilados, em plântulas mantidas a 2 e 50 % da irradiância. Em resumo, as espécies consideradas pioneiras apresentaram mudanças

morfológicas e fisiológicas mais amplas, revelando grande plasticidade e habilidade em adaptar-se às variadas intensidades luminosas a que foram submetidas, em relação às espécies secundárias que revelaram baixa plasticidade fenotípica, a qual geralmente está associada à tolerância ao sombreamento. Entretanto, verificou-se a existência de espécies com respostas intermediárias e variáveis em relação aos parâmetros analisados.

## ABSTRACT

The growth of seedlings of rain-forest tree species, in environments with contrasting light availability depends on the interaction between morphological and physiological characteristics. Among the various morphological alterations which occur in low-irradiance conditions, one of them is the ratio of growth between the root and shoot. The root: shoot ratio of seedlings can be suggestive to specialization to different environments. In general, the more shadowed the environment is, bigger is the biomass allocation on the leaves. The increase of biomass on the leaf area (leaves and stalk) occurs due to biomass detriment on the roots. Aiming to verify the different radiation level effects in the differential allocation of photosynthates between the root and the shoot of seedlings from some rain-forest tree species, the role of cotyledons and the apical region in the stalk and root in the allocation, the starch tenor and the translocation of carbon compounds radiolabelled. Seedlings of *Copaifera langsdorfii*, *Dalbergia nigra*, *Hymenaea courbaril*, *Myroxylon peruiferum*, *Peltophorum dubium* e *Poecilanthe parviflora*, considered shade tolerant and *Bauhinia longifolia*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Erythrina speciosa*, *Piptadenia gonoacantha*, *Senna macranthera* e *Schizolobium parahyba*, considered pioneers, were grown for approximately two months under 4, 18, 50 and 100 % of total irradiance. The biomass accumulation increased in all the studied species in response to light availability increase as well as the relative growth rate and net assimilation rate. In general, it was observed a reduction in the root:shoot ratio of seedlings under low irradiance. Despite this general pattern, the studied species varied regarding the root:shoot ratio. Seedlings of species considered shading tolerant as *Myroxylon peruiferum*, *Poecilanthe parviflora* e *Hymenaea courbaril* did not present a significant change in the root: shoot ratio. *Bauhinia*

*longifolia*, *Copaifera langsdorfii*, *Erythrina speciosa*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Piptadenia gonoacantha* contrasted due to high root: shoot ratio under high irradiance. The removal of cotyledons from the seedlings, in most of the studied species, resulted in reduction of the total biomass. Generally, there was not significant difference in the biomass portion allocated in the stalk, in the root and in the leaves and in the root:shoot ratio, with the removal of cotyledons. The accumulation of starch in the leaves did not seem associated to the decrease of biomass partitioning to the seedlings roots in the analyzed species. Seedlings of *Erythrina speciosa* which little differed in this aspect when put under 2 and 50% of irradiance, presented a higher alteration in the root: shoot ratio. Seedlings of *Poecilanthe parviflora*, which did not alter significantly the distribution of dry mass between root and shoot, differed significantly in the relative accumulate of starch in both irradiance. Apparently, the partial removal of these different organs little contributed for the total biomass reduction. In general, the analyzed seedling species, revealed compensatory growth in response to removal, either under low or high irradiance. The root:shoot ratio was not altered compared to the intact seedlings. The analyses of distribution of carbon compounds radioactively marked, showed that the moving direction of the assimilate in the seedlings of *Erythrina speciosa*, *Poecilanthe parviflora* e *Enterolobium contortisiliquum*, after 48 hours of application, occurred in the application leaf to stalk way also in lower portion to the root except in seedlings of *Hymenaea courbaril* which retained almost all the assimilate in the applied leaf. In an overall, a distinct difference was not observed in assimilates flow in seedlings put under 2 to 50 % of irradiance. Altogether, the species considered pioneers presented more ample morphological and physiological changes, revealing great plasticity and ability in adapting to various light intensities which they were submitted. In relation to the secondary species which revealed low phenotypical

plasticity to which is generally associated with shadow tolerating therefore, there was found the existence of species with intermediate variable according to the analyzed parameters.



# 1. INTRODUÇÃO

Plântulas representam o estágio final do processo de recrutamento a partir da semente. O período entre a germinação e o estabelecimento de uma plântula é um dos mais vulneráveis no seu ciclo de vida (Silvertown *et al.*, 1993). A sobrevivência da plântula não exerce apenas uma importância no tamanho, persistência e variabilidade genética da população de plantas mas afeta também a composição das comunidades de plantas já estabelecidas (Kitajima & Fenner, 2000).

Algumas espécies parecem se adaptar a micro habitats específicos e outras, a ambientes mais diversos (Denslow, 1980). Em florestas tropicais úmidas, muitas espécies iniciam seu crescimento em sombreamento, sendo a luz a principal restrição ao crescimento. Baseado em sua germinação e nos requerimentos para o crescimento, as espécies podem ser classificadas em dois grupos: espécies tolerantes ao sombreamento, que podem germinar, crescer e sobreviver em baixa irradiância, e espécies não tolerantes, que necessitam de um ambiente com maior disponibilidade luminosa (Whitmore, 1996). Esses dois grupos parecem ser os extremos de um contínuo de respostas à luz (Osunkoya *et al.*, 1994).

Existe um limitado conhecimento de como as espécies tropicais diferem em suas respostas a mudanças no ambiente luminoso. Pesquisas sobre características ecofisiológicas de espécies tropicais arbóreas têm dado particular atenção ao desempenho das plantas sob condições ambientais contrastantes, especialmente relacionadas à qualidade e quantidade de luz (Bazzaz & Carlson, 1982; Chazdon & Fetcher 1984; Strauss-Debenedett & Bazzaz, 1996).

O crescimento de plântulas arbóreas tropicais, em ambientes específicos e suas habilidades em se adaptar às mudanças naquele ambiente, depende de interações complexas entre atributos morfológicos e fisiológicos. Características morfológicas incluem área,

espessamento, número e arranjo espacial de folhas, biomassa total alocada ao caule, folhas e raízes, massa, altura e densidade do caule. Estes são freqüentemente expressos como razão raiz:parte aérea, massa foliar específica, razão de área foliar e outros parâmetros derivados. Características fisiológicas freqüentemente incluem taxa fotossintética, taxa respiratória, condutância estomática e eficiência do uso da água (Garwood, 1996).

A capacidade de se aclimatar às variações ambientais como, por exemplo, mudanças abruptas da irradiância que ocorrem durante o crescimento, pode ser vantajosa para espécies arbóreas perenes (Canham, 1988; Canham *et al.*, 1990). De modo geral, mudanças no crescimento e alocação de carbono podem afetar a habilidade das plantas em maximizar o ganho de carbono. Assim, muitas pesquisas têm se concentrado nas respostas foliares, sendo poucos os estudos em que se tem examinado a planta como um todo (Naidu & De Lucia, 1997).

Respostas plásticas na morfologia e na fisiologia às variações luminosas podem ser importantes para o desempenho da planta, bem como uma fonte de diferenciação para as espécies ao longo do gradiente luminoso. Tipicamente, espécies tolerantes ao sombreamento exibem menor plasticidade morfológica e fisiológica à luz do que espécies não tolerantes (Strauss-Debenedett & Bazzaz, 1996; Valladares *et al.*, 2000).

Sombreamento causa mudanças, tanto fisiológicas, quanto morfológicas nas plantas (Fetcher, *et al.*, 1987; Strauss-Debenedett & Bazzaz, 1996; Beckage & Clark, 2003). Dentre as várias alterações morfológicas que ocorrem em condições de baixa irradiância, está razão de crescimento da raiz:parte aérea. No geral, quanto mais sombreado o ambiente, maior a alocação de biomassa para as folhas. O aumento da biomassa da parte aérea (folhas e caules) se faz em detrimento da biomassa das raízes (Mori *et al.*, 1980; King, 1990; King 1991; Valio, 2001). Embora este fato seja bastante geral e conhecido, a base fisiológica ainda é ignorada.

A razão raiz:parte aérea de plântulas pode ser indicativa de especialização a diferentes ambientes. Maior razão raiz:parte aérea pode indicar que as plantas são mais capazes de se estabelecer em ambientes secos. Análise de respostas de crescimento de plântulas de florestas tropicais tem revelado maior razão raiz:parte aérea sob condições mais abertas do que no interior sombreado da floresta (Garwood, 1996).

A magnitude das respostas plásticas à luz relacionadas à morfologia da raiz é pobremente entendida. A análise das variações nos padrões de alocação de biomassa entre a raiz e a parte aérea durante o crescimento inicial da plântula pode fornecer informações adicionais sobre o significado das diversas estratégias adotadas durante esta fase crítica.

## **1.1 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

### **Crescimento e respostas plásticas à luz**

No interior de florestas tropicais úmidas, a luz é o recurso mais limitante para o crescimento das plantas (Whitmore, 1996). Em geral, apenas 1-2 % da irradiância que atinge o dossel chega ao interior da floresta e pode chegar a 25 % quando uma clareira é formada por abertura no dossel (Chazdon, 1988).

A abertura de clareiras criadas por quedas de árvores são importantes sítios de estabelecimento e crescimento de espécies arbóreas, em florestas tropicais úmidas. Dentro das novas áreas abertas, novas plantas surgem. Assim, esta é uma fase crítica no ciclo da floresta, porque determina sua futura composição florística (Whitmore, 1989; Balderrama & Chazdon, 2005). Espécies arbóreas podem diferir extensivamente na maneira com que respondem a essas variações de irradiância (Denslow, 1980). Se as espécies estão adaptadas a determinado

ambiente luminoso, terão seu sucesso dependente, entre outros aspectos, do ambiente luminoso (Nicotra, *et al.*, 1999).

Espécies arbóreas tropicais têm sido classificadas em diferentes grupos funcionais, com base nos seus requerimentos luminosos. Espécies pioneiras podem germinar na sombra mas necessitam de um ambiente com disponibilidade luminosa para seu sucesso e sobrevivência, enquanto que espécies não pioneiras por sua vez, são capazes de germinar, estabelecer-se e persistir sob sombreamento (Swaine & Whitmore, 1988). A utilização de plântulas nos estudos de regeneração de florestas e dos mecanismos fisiológicos envolvidos tem contribuído para um desenvolvimento mais rápido das pesquisas nesta área (Whitmore, 1996).

Um relativo grau de plasticidade fenotípica é esperado em plântulas em razão da variedade de condições a que estas são submetidas, durante seu crescimento. Características como extensão do hipocótilo e a razão raiz:parte aérea mostram um considerável grau de flexibilidade (Kitajima & Fenner, 2000). A análise das taxas de crescimento das plântulas ao longo do gradiente luminoso também pode fornecer informações a respeito da plasticidade de suas respostas à luz (Valadares *et al.*, 2000).

Uma das adaptações mais comuns às baixas radiações é a formação de folhas finas com maior área foliar específica (área da folha por unidade de biomassa foliar). Outra importante adaptação é a redução na massa da raiz sob baixa irradiância (Corré, 1983). As plantas têm uma marcante capacidade em coordenar o crescimento de seus órgãos. Como a luz em florestas tropicais é um dos principais fatores a limitar o crescimento, elas tendem a se especializar em determinada faixa de irradiância na qual atinjam melhor desempenho (Denslow, 1980). A taxa de crescimento é produto de um componente morfológico, a razão de

área foliar e um componente fisiológico, a taxa de assimilação líquida (taxa de aquisição de biomassa por unidade de área foliar) (Lambers & Poorter, 1992).

Assim, a magnitude das respostas das plântulas dependerá não apenas do aumento da disponibilidade dos recursos, mas também da habilidade para modificar características fisiológicas e morfológicas que determinam a eficiência do uso dos recursos presentes. Enquanto que o grau de aclimatação de vários processos fisiológicos pode ser grande em espécies que colonizam ambientes abertos, ainda existe uma considerável pressão seletiva para plasticidade arquitetural em espécies arbóreas tolerantes ao sombreamento (Bazzaz & Carlson, 1982).

### **Alocação de biomassa**

Espécies consideradas tolerantes ou não ao sombreamento possuem alguma habilidade para modular a coleta de luz e a assimilação de carbono. Trabalhos recentes têm registrado que espécies com limitada habilidade de ajustamento fotossintético a mudanças na irradiância, são capazes de crescer numa ampla variedade de níveis de irradiância (Osmond, 1987; Osborne *et al.*, 1994). Isto demonstra que, embora processos fotossintéticos sejam importantes para determinar o desempenho da planta, as relações entre performance fotossintética e sucesso em determinado ambiente luminoso são complexas (Osmond, 1987; Montgomery, 2004).

Diferenças nos padrões de alocação de biomassa parecem ser um parâmetro importante para explicar a variabilidade na taxa de crescimento relativo das plantas, porque podem conduzir a diferentes produtividades em plantas com folhas com mesma capacidade fotossintética e podem ser um importante fator a ser considerado na interpretação do significado adaptativo de diferenças no crescimento da planta em irradiâncias contrastantes (Lambers, 1987; Poorter, 1989).

Plasticidade fenotípica fisiológica, pelo menos em resposta ao ambiente luminoso, pode ser maior para espécies iniciais do que para espécies tardias, tolerantes ao sombreamento (Bazzaz & Carlson, 1982). Em geral, plântulas crescidas em baixa irradiância alocam mais biomassa preferencialmente para o caule e folhas do que para as raízes (Kitajima, 1994). Estas características são mais pronunciadas em espécies com crescimento mais rápido e são consideradas como uma resposta adaptativa ao sombreamento porque aumentam a razão fotossintética em relação à respiração, contribuindo para a manutenção de um balanço positivo e para a maximização do crescimento em condição de sombreamento (Lambers & Poorter, 1992).

Alocação diferencial de biomassa tem profundas implicações no crescimento das plantas. Embora existam muitos modelos para descrever as regras de alocação, a hipótese do crescimento balanceado e a alocação alométrica têm tido avanços. Na hipótese do crescimento balanceado, a planta alocará preferencialmente mais recursos para o órgão que esteja coletando os recursos que estão limitando o crescimento. Devido ao fato do carbono ser capturado pelas folhas, enquanto que água e nutrientes são capturados pelas raízes, a alocação de biomassa poderá favorecer as folhas se a luz se tornar mais limitante e poderá favorecer as raízes, se os nutrientes minerais se tornarem limitantes para o crescimento (Grime & Hunt, 1975). A hipótese da alocação alométrica é baseada em uma alocação não linear (alométrica) como uma função do tamanho da planta e não em função de mudanças no suprimento de nutrientes e outros recursos (Müller *et al.*, 2000).

## **Importância das reservas**

A sobrevivência no ambiente sombreado do interior da floresta densa é um fator importante na determinação da abundância e da distribuição de espécies arbóreas. A quantidade total de reservas armazenadas nas sementes e como tais reservas são realocadas para folhas, caules e raízes são positivamente relacionados ao sucesso em ambientes com pouca disponibilidade de recursos. Em ambientes com maiores níveis de irradiância, a quantidade de reservas e a realocação destas, podem ser menos importante para as plântulas (Boot, 1996).

A transferência das reservas armazenadas nos cotilédones e endosperma envolve mudanças estruturais e sínteses metabólicas nos tecidos de armazenamento (Ampofo *et al.*, 1975) que favorecem o crescimento inicial e podem aumentar as chances de sobrevivência (Jurado & Westoby, 1992; Armstrong & Westoby, 1993; Bonfil, 1998). Grandes quantidades de reservas podem permitir o desenvolvimento de um sistema radicular vigoroso, capaz de explorar grandes volumes de solo em locais pobres em nutrientes, ou atingir maior profundidade com maior disponibilidade de água (Foster, 1986). A disponibilização das reservas pode permitir à plântula superar o déficit temporário da síntese de carboidratos, sob baixa disponibilidade luminosa (Leishman & Westoby, 1994). As reservas podem influenciar positivamente não apenas o tamanho final da plântula, como também a taxa de crescimento, uma vez que estas podem ser usadas para o desenvolvimento da área foliar, necessária para atingir o crescimento autotrófico (Merouani *et al.*, 2001; Paz & Martínez-Ramos, 2003).

A duração da dependência das reservas da semente é um importante aspecto da ecologia do estabelecimento da plântula. Inicialmente, as plantas são completamente dependentes das reservas das sementes para todos os recursos, exceto água e tornam-se cada

vez mais dependentes do suprimento dos recursos externos (Fenner, 1987; Hanley *et. al*, 2004). A duração da dependência das reservas entre espécies pode variar em relação a quatro características: massa total da semente, qualidade da semente (concentração de reservas), tipo funcional do cotilédone (se os cotilédones são fotossintéticos ou funcionam como órgãos de reserva) e taxa de crescimento. Estas características são correlacionadas entre si de acordo com a espécie e a estratégia de tolerância ao sombreamento (Kitajima, 2002). Grupos funcionais de plântulas têm sido estabelecidos com base na principal função desempenhada pelos cotilédones. Cotilédones do tipo reserva são considerados uma adaptação à extensão do tempo de sobrevivência em ambientes sombreados. Em contraste, cotilédones fotossintéticos são considerados uma adaptação para explorar aumentos na disponibilidade luminosa através de áreas abertas da floresta (Garwood, 1996).

A transição da dependência das reservas das sementes para o modo de vida autotrófico ocorre gradualmente. Com o desenvolvimento dos órgãos necessários para a obtenção dos recursos, as plântulas passam a depender dos recursos externos. Aquelas com cotilédones do tipo fotossintéticos iniciam sua dependência da disponibilidade de luz mais cedo do que aquelas com cotilédones do tipo reserva, as quais têm que aguardar o surgimento das primeiras folhas verdadeiras para absorver luz. Tais características são importantes para a análise da diferenciação dos diferentes nichos de regeneração entre espécies tropicais arbóreas, em relação ao ambiente luminoso (Kitajima, 1996).

### **Importância das relações fonte e dreno**

Uma planta pode ser considerada como um conjunto de drenos de carboidratos, todos requerendo suprimentos exportados por folhas fonte maduras. De acordo com o grau de

competição por fotossintatos, os drenos podem ser assim classificados: sementes > frutos frescos = ápice do caule e folhas > câmbio > raízes. A força de um dreno, definida como sua habilidade em atrair fotossintatos, é determinada não apenas pelo dreno em si, mas também pela fonte, rota e existência de outros drenos (Minchin *et al.*, 1993). Em muitas plantas, a sacarose é a principal forma de transporte do carbono, conectando os tecidos fonte e dreno, fornecendo energia para o crescimento e desenvolvimento (Koch, 1996)

O interesse na fisiologia do sistema radicular de espécies arbóreas tem crescido muito nos anos recentes, em reconhecimento ao fato de que a relação raiz:parte aérea controla a produtividade ao nível de espécie (Landsberg *et al.*, 2003). Após uma mudança no ambiente, a partição entre raiz e caule se altera, usualmente no sentido de amenizar as conseqüências da mudança. Assim, a transferência para baixa irradiância resulta em um maior crescimento relativo da parte aérea ao passo que a transferência para baixa disponibilidade de nutrientes resulta num maior crescimento relativo da raiz. Ou seja, a atividade da raiz (aquisição de nutrientes ou água) permanece numa proporção constante com a atividade fotossintética da parte aérea, (Brouwer, 1962).

As relações fonte e dreno nas plantas respondem à desfolhação, estresse e à retirada de partes de órgãos como caules e raízes (Loescher *et al.*, 1990). O sistema radicular das plantas arbóreas frequentemente representa uma importante região para armazenamento de reservas e a variação na alocação para as raízes pode representar um mecanismo alternativo na sobrevivência da plântula (Canham *et al.*, 1996).

A sobrevivência das plântulas pode ser fortemente afetada por fatores bióticos e abióticos que causam perdas dos tecidos da parte aérea, da raiz e das reservas armazenadas neles (Canham *et al.*, 1999). Mudanças fisiológicas como a realocação de assimilados dos órgãos de armazenamento e dos sítios de assimilação para meristemas, podem compensar a

perda de tecidos. Estas mudanças podem resultar em menor compensação devido à perda de massa dos órgãos de armazenamento, ou redução das taxas de crescimento em outros drenos. Por outro lado, podem resultar em ganho líquido no crescimento da planta, se acopladas ao aumento do crescimento nos sítios de fixação de carbono (McNaughton, 1983).

As diferentes estratégias adotadas pelas plantas em termos de plasticidade e alocação, em resposta a alterações no ambiente luminoso ainda são pouco entendidas, principalmente em espécies tropicais arbóreas. Com este trabalho espera-se contribuir para o aumento na compreensão das estratégias adotadas durante o estabelecimento inicial de plântulas.

## **2. OBJETIVO**

O presente trabalho teve como objetivo verificar os efeitos de diferentes níveis de irradiância na alocação diferencial de fotossintatos entre a parte aérea e subterrânea de plântulas de algumas espécies arbóreas tropicais. Para atingir este objetivo foram analisados:

- O papel dos cotilédones e da região apical do caule e da raiz;
- O teor de amido e a translocação de compostos de carbono.

### 3. MATERIAL e MÉTODOS

#### 3.1. *Material vegetal*

As espécies estudadas no decorrer deste trabalho, suas respectivas famílias e nomes vulgares mais comuns, estão listadas na tabela 1. A seleção das espécies foi baseada na presumida diferença em relação à tolerância ao sombreamento, incluindo espécies pioneiras como: *Senna macranthera*, não tolerante ao sombreamento e espécies não pioneiras como *Hymenaea courbaril*, tolerante ao sombreamento. Neste trabalho, as espécies serão designadas pelos seus respectivos nomes genéricos.

A tabela 2 relaciona informações sobre a categoria sucessional a que pertencem as espécies e apresenta breve referência sobre a ocorrência de cada uma.

Em razão da enorme biodiversidade das florestas tropicais, a classificação das espécies em categorias sucessionais ainda é alvo de discussões. Embora a classificação de espécies em pioneiras e climácicas imponha uma grande simplificação a qual reduz o conteúdo de informações, ao mesmo tempo revela padrões gerais da dinâmica florestal. As pioneiras em geral são as primeiras a se estabelecerem em determinada área, se desenvolvem em ambientes abertos, clareiras e bordas de matas, ao passo que as climácicas são características dos últimos estádios de sucessão, habitando o interior da floresta (Swaine & Whitmore 1988; Whitmore 1996).

A existência de adaptações a condições ambientais intermediárias permite a inclusão de algumas espécies em categorias sucessionais como secundárias iniciais, na qual estariam as espécies cuja adaptação se aproximaria mais daquela descrita para as pioneiras e, secundárias tardias, aquelas cuja adaptação estaria mais relacionada ao padrão das espécies climácicas (Rodrigues, 1995). Já Gandolfi (1991) não faz referência à categoria climácica, incluindo as espécies em pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias. Em razão de tais

observações, além de ter sido citada a categoria sucessional a que pertencem, procurou-se relacionar também os locais de ocorrências das espécies estudadas.

Tabela 1. Espécies e respectivas subfamílias botânicas utilizadas neste trabalho.

Espécie	Subfamília	Nome vulgar
<i>Bauhinia longifolia</i> (Bongard) Steudel	Caesalpinioideae	unha-de vaca <sup>2</sup>
<i>Copaifera langsdorfii</i> Desf	Caesalpinioideae	copaíba <sup>1</sup>
<i>Dalbergia nigra</i> (Vellozo) Allemão ex Bentham	Papilionoideae	jacarandá-da-bahia <sup>1</sup>
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vellozo) Morong	Mimosoideae	orelha-de-negro <sup>1</sup>
<i>Erythrina speciosa</i> Andrews	Papilionoideae	eritrina candelabro <sup>2</sup>
<i>Hymenaea courbaril</i> Linnaeus var. <i>stilbocarpa</i> (Hayne)	Caesalpinioideae	jatobá <sup>1</sup>
<i>Myroxylon peruiferum</i> L. f.	Papilionoideae	cabreuva <sup>2</sup>
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Martius) Macbride	Mimosoideae	pau-jacaré <sup>1</sup>
<i>Peltophorum dubium</i> (Sprenguel) Taubert	Caesalpinioidea	canafistula <sup>1</sup>
<i>Poecilanthe parviflora</i> Bentham	Papilionoideae	coração-de-negro <sup>1</sup>
<i>Senna macranthera</i> (Collad.) H. S. Irwin & Barneby var. <i>micans</i> (Nees) H. S. Irwin & Barneby	Caesalpinioideae	mandruirana <sup>2</sup>
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vellozo) Blake	Caesalpinioideae	guapuruvu <sup>1</sup>

<sup>1</sup>Carvalho, 1994; <sup>2</sup>Lorenzi 1992

As sementes destas espécies foram coletadas na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP (*Bauhinia*, *Senna*, *Piptadenia* e *Schizolobium*), no campus da Universidade Estadual de Campinas, SP (*Poecilanthe*, *Erythrina* e *Dalbergia*) e adquiridas no Instituto de Pesquisa e Estudos Florestais, Piracicaba, SP (*Hymenaea*, *Peltophorum*, *Myroxylon*, *Copaifera* e *Enterolobium*).

Tabela 2. Grupo sucessional e ambiente de ocorrência das espécies estudadas.

Espécie	Grupo Sucessional	Ocorrência
<i>Bauhinia longifolia</i>	pioneira <sup>2</sup>	habita a floresta semidecídua de altitude <sup>2</sup>
<i>Copaifera langsdorfii</i>	secundária tardia a climácica <sup>1</sup>	comum em vegetação secundária e capoeira <sup>1</sup>
<i>Dalbergia nigra</i>	secundária tardia a climácica <sup>1</sup>	floresta ombrófila densa <sup>1</sup>
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	pioneira ou secundária inicial <sup>1</sup>	comum na vegetação secundária, clareiras e matas degradadas <sup>1</sup>
<i>Erythrina speciosa</i>	pioneira <sup>5</sup>	Comum em florestas de restinga
<i>Hymenaea courbaril</i> var. <i>stilbocarpa</i>	climácica <sup>1</sup>	característica de interior de floresta primária <sup>1</sup>
<i>Myroxylon peruiferum</i>	climácica <sup>3</sup>	encontrada tanto em matas quanto em capoeirões <sup>3</sup>
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	pioneira <sup>1,4</sup>	comum na vegetação secundária como capoeiras e capoeirões e floresta secundária <sup>1</sup>
<i>Peltophorum dubium</i>	secundária inicial <sup>1</sup>	desempenha papel pioneiro em áreas abertas em capoeira e matas degradadas <sup>1</sup>
<i>Poecilanthe parviflora</i>	secundária inicial a tardia <sup>1</sup>	habita principalmente a floresta estacional semidecidual e decidual <sup>1</sup>
<i>Senna macranthera</i> var. <i>micans</i>	pioneira <sup>2</sup>	ocorre na vegetação secundária como capoeirinhas e capoeiras <sup>2</sup>
<i>Schizolobium parahyba</i>	pioneira <sup>1</sup>	comum na vegetação secundária, principalmente matas abertas e capoeiras. Rara na floresta alta e densa <sup>1</sup>

<sup>1</sup>Carvalho, 1994; <sup>2</sup>Lorenzi, 1992; <sup>3</sup>Rodrigues, 1995; <sup>4</sup>Gandolfi, 1991 ; <sup>5</sup>Souza & Lorenzi, 2005

### *3.2. Obtenção das plântulas*

Plântulas foram obtidas a partir de sementes, as quais foram postas a germinar em bandejas plásticas (40 x 25 x 7,5 cm) preenchidas totalmente com vermiculita, mantidas sobre bancadas, em casa de vegetação do Departamento de Fisiologia Vegetal, IB, na Universidade Estadual de Campinas. As sementes de *Erythrina* e *Schizolobium* foram previamente escarificadas com lixa e esmeril, respectivamente. As sementes de *Hymenaea*, *Peltophorum*, *Enterolobium* e *Senna* foram escarificadas quimicamente (ácido sulfúrico concentrado) por 60, 45, 60 e 15 minutos, respectivamente.

Após a germinação, as plântulas foram transplantadas em vasos plásticos (750 mL) contendo terra e areia na proporção 1:1 e transferidas para as respectivas condições experimentais.

### *3.3. Condução dos experimentos*

As plântulas transferidas para vasos plásticos foram mantidas sob 2, 4, 18 e 50% da irradiância, bem como sob irradiação solar plena. Para submeter as plântulas aos diferentes níveis de irradiância, foram instaladas em área aberta bancadas distando um metro do solo. Sobre estas, instalaram-se armações de madeira de um metro de altura para sustentação de telas sombrite, as quais foram sobrepostas até que se obtivesse o nível de irradiância desejado. Os diferentes níveis de sombreamento, sob os sombrites, foram determinados utilizando-se um sensor linear quântico LI-COR (191-AS) acoplado a um datalogger LI-1000.

A cada sete dias, as plântulas receberam 50 mL de solução nutritiva de Hoagland & Arnon (1938) por vaso. Aspersores automáticos proporcionaram irrigação por dois minutos,

três vezes ao dia. Semanalmente, os vasos foram trocados de lugar entre si, nas bancadas, de modo a aumentar o efeito da casualidade (Hulbert, 1984).

### *3.4. Análise de crescimento sob diferentes níveis de irradiância*

Avaliou-se o crescimento inicial das plântulas nos seguintes tratamentos: plântulas intactas, plântulas em que os cotilédones foram removidos e plântulas cuja parte da região apical caulinar e/ou radicular foram removidos.

#### *3.4.1. Análise de crescimento de plântulas intactas*

Para se investigar o efeito de diferentes níveis de irradiância no crescimento inicial as plântulas das espécies citadas na tabela 2 foram mantidas sob 4, 18, 50 e 100% da irradiância solar plena, por sessenta dias. Após este período, as plântulas das diferentes espécies foram transferidas para laboratório onde tiveram as folhas destacadas e a área foliar unitária e total determinadas utilizando-se um medidor foliar eletrônico LICOR SI 3100 ajustado quando necessário para medição de folhas pequenas. Em plântulas de espécies com folhas subdivididas em folíolos e foliólulos como *Peltophorum* e *Enterolobium*, destacaram-se os mesmos e a área foliar foi obtida pela média dos mesmos. As folhas foram depositadas em estufa para secagem, a 80 °C, por no mínimo 48 h. Em seguida, as plântulas foram mantidas sob água corrente até que todo o substrato se desprendesse das raízes. Durante a lavagem, uma peneira foi colocada sob cada vaso para impedir que qualquer pedaço de raiz ou outra parte da plântula se perdesse. Após a lavagem, as plântulas foram separadas em caule + pecíolos e raízes. A matéria seca foi determinada conforme descrição acima. Com os dados de matéria

seca de raízes e parte aérea (folhas, caule + pecíolos), foi determinada a razão raiz:parte aérea. Foram utilizadas 15 plântulas por espécie em cada condição de irradiância.

### 3.4.2. *Análise de crescimento de plântulas cujos cotilédones foram removidos*

Para se verificar os efeitos da remoção dos cotilédones no crescimento, plântulas de Bauhina, Copaifera, Enterolobium, Erythrina, Hymenaea, Poecilanthe e Senna foram submetidas durante sessenta dias a 4, 18 e 100% da irradiância total. Os cotilédones das plântulas foram retirados com auxílio de bisturi, assim que surgiu o primeiro par de folhas. Decorridos sessenta dias, as plântulas foram retiradas dos sombrites e processadas no laboratório, como no item anterior (3.4.1). Dos dados de área foliar total e unitária, matéria seca da parte aérea (folhas, caule + pecíolos) e raízes, foram calculadas as taxas de crescimento, segundo Hunt (1982). A taxa média de crescimento relativo (TCR) refere-se ao incremento de matéria seca por unidade de tempo.  $TCR = (LnM_2 - LnM_1) / (t_2 - t_1)$ . A taxa média de assimilação líquida (TAL) expressa a eficiência fotossintética em termos de incremento de matéria seca total produzida pela área foliar, por unidade de tempo.  $TAL = [(LnA_2 - LnA_1) / (A_2 - A_1)] \times [(M_2 - M_1) / t_2 - t_1]$ . A razão de área foliar (RAF), que expressa a área foliar utilizada para produzir uma unidade de massa de matéria seca total, foi obtida pela relação entre área foliar e a massa seca total da planta. A área foliar específica (AFE), que expressa a área foliar fotossinteticamente ativa para produzir uma unidade de matéria seca foliar foi obtida pela relação entre área e massa seca foliar. A razão de massa foliar (RMF), (RMC) e (RMR) representam a fração de biomassa total alocada às folhas, ao caule e às raízes, respectivamente e foram obtidas mediante a relação entre a massa foliar e a massa seca total da plântula, entre a massa seca caulinar e a massa seca total e pela relação entre a massa seca radicular e a massa seca total da plântula, respectivamente. O índice de

comprimento específico foi obtido pela relação entre altura e massa seca do caule. Foram utilizadas 12 plântulas por espécie, por tratamento.

Onde:  $M$  = matéria seca (g),  $A$  = área foliar ( $\text{cm}^2$ )  $M_1$  = matéria seca total no tempo  $t_1$  (g),  $M_2$  = matéria seca total no tempo  $t_2$  (g),  $A_1$  = área foliar no tempo  $t_1$  ( $\text{cm}^2$ ),  $A_2$  = área foliar no tempo  $t_2$  ( $\text{cm}^2$ ),  $t_1$  = tempo da primeira coleta (dias),  $t_2$  = tempo da segunda coleta (dias),  $Ln$  = logaritmo natural.

### 3.4.3. Avaliação da remoção das partes apicais caulinares e/ou radiculares das plântulas

Os efeitos da remoção do ápice caulinar e/ou radicular foram avaliados em plântulas de *Enterolobium*, *Erythrina*, *Hymenaea* e *Poecilanthe*, mantidas durante sessenta dias sob 2 e 50 % da irradiância total. Inicialmente, as plântulas permaneceram por 30 dias sob as respectivas condições experimentais, ao fim dos quais tiveram aproximadamente um terço de seu ápice do caule e/ou da raiz retirados com auxílio de bisturi e/ou estilete. Plântulas intactas foram mantidas como controle. No tratamento em que foi retirado a parte apical do sistema radicular, as plântulas tiveram a base do pote plástico cortado a cerca de dois centímetros (*Hymenaea* e *Erythrina*) e a cerca de três centímetros (*Enterolobium* e *Poecilanthe*) e após a remoção, o restante do pote foi inserido em novo pote contendo solo na mesma proporção do conteúdo removido. As plântulas foram mantidas nas respectivas condições experimentais por mais trinta dias. Ao término dos 30 e 60 dias, as plântulas foram retiradas dos sombrites e conduzidas ao laboratório onde foram processadas como no item anterior. No início dos tratamentos ( $T_0$ ) e após 30 e 60 dias (coletas 1 e 2, respectivamente) foram coletados dados de: área foliar e matéria seca da parte aérea (folhas, caule + pecíolos) e das raízes. Com esses dados foram calculadas: matéria seca total, razão raiz:parte aérea e percentagem de alocação

de biomassa para as diferentes partes da planta. Foram utilizadas 12 plântulas por espécie, por tratamento.

#### 3.4.4. Dosagem de amido

O teor de amido foi avaliado em plântulas de *Enterolobium*, *Erythrina*, *Hymenaea*, *Poecilanthe* e *Peltophorum* submetidas durante trinta e cinco dias a 2 e 50 % da irradiância total. O teor de amido nas folhas foi determinado em duas etapas: na primeira etapa, a coleta de material vegetal foi realizada às 17 horas (dia de céu claro). Após esta primeira coleta, as plântulas foram transferidas para câmara escura e permaneceram nesta condição por 12 horas. Após este período de escuro, outra coleta de material vegetal para dosagem de amido (segunda etapa) foi realizada. Na primeira etapa, foram retirados discos foliares do folíolo central da folha apical mais expandida em *Erythrina*. Em *Hymenaea* e *Poecilanthe* do folíolo esquerdo da folha apical mais expandida. Em *Enterolobium* e *Peltophorum* retiraram-se foliólolos do folíolo mediano da folha apical mais expandida. Na segunda etapa, foram retirados discos foliares do folíolo direito da folha apical mais expandida em *Erythrina*, *Hymenaea* e *Poecilanthe*. Nas plântulas de *Enterolobium* e *Peltophorum* retiraram-se foliólolos do folíolo mediano oposto ao da primeira coleta. Cada replicação foi composta por discos foliares e/ou foliólolos de quatro plântulas por espécie. Foram utilizadas três repetições por amostra. O material vegetal foi pesado, macerado em almofariz e em seqüência foram acrescentados 5 mL de etanol 80 % a quente e centrifugado a 3000 g por 10 minutos. O resíduo foi lavado com solução etanólica mais três vezes. Em seguida às extrações alcoólicas, o resíduo foi tratado com ácido perclórico a 30 %, acrescentada água destilada e centrifugado a 3000 g por 10 min. Os sobrenadantes obtidos foram utilizados para quantificação de amido com antrona, pelo método de McCready *et al.* (1950). Para se determinar uma possível relação entre o acúmulo

de amido e as alterações na razão raiz:parte aérea das plântulas sob diferentes irradiâncias, determinou-se a assimilação líquida de carbono (ALC), obtida mediante a razão entre a matéria seca total da planta e a matéria seca foliar, e relacionou-se ao acúmulo relativo de amido (ARA), obtido pela razão entre o teor de amido da folha e a assimilação líquida de carbono (Huber,1983).

#### 3.4.5. Distribuição de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ]

Para se avaliar a distribuição de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] em plântulas sob diferentes níveis de irradiância foram realizadas aplicações de [ $^{14}\text{C}$ ] sacarose e a distribuição de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] avaliada após dois diferentes períodos de aplicação: 12 e 48 horas.

#### **Fornecimento de sacarose**

Foram utilizadas plântulas de *Erythrina*, *Hymenaea*, *Poecilanthe* e *Enterolobium* que permaneceram durante trinta dias sob 2 e 50 % da irradiância solar. Para a avaliação da translocação de compostos de carbono, 10  $\mu\text{L}$  de [ $^{14}\text{C}$ ]sacarose (atividade específica = 615 mCi/mmol) foram fornecidos às plântulas mediante ligeira raspagem da epiderme foliar superior, com auxílio de um bisturi, no folíolo mediano de *Erythrina*, folíolo direito de *Hymenaea* e no folíololo do folíolo mediano da folha de *Enterolobium*. Para todas as espécies foram escolhidas as folhas apicais mais expandidas. As coletas foram efetuadas 12 e 48 horas após as aplicações de [ $^{14}\text{C}$ ]sacarose. Cinco replicações de plântulas, por espécie, foram utilizadas. Duas plantas não tratadas, por espécie, foram coletadas como controle.

No experimento no qual se avaliou a distribuição de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] após 12 horas da aplicação de [ $^{14}\text{C}$ ]sacarose, as plântulas das diferentes espécies foram divididas em dois grupos; A e B. No grupo A, as plântulas receberam [ $^{14}\text{C}$ ]sacarose às 17 horas e imediatamente após a aplicação foram transferidas para câmara escura, na qual permaneceram por cerca de 12 horas. Após este período de escuro foram retiradas, lavadas e separadas em diferentes partes para posterior análise. No Grupo B, as plântulas foram submetidas previamente ao escuro, onde permaneceram por cerca de 12 horas. Após este período de escuro, foram retiradas e receberam [ $^{14}\text{C}$ ]sacarose. Após a aplicação da [ $^{14}\text{C}$ ]sacarose foram imediatamente transferidas para os respectivos sombrites, ali permanecendo até as 17 horas, quando então foram submetidas à lavagem e separadas em diferentes partes para análise.

### **Processamento do material coletado**

As plântulas coletadas após 12 h de aplicação de [ $^{14}\text{C}$ ] sacarose foram separadas nas seguintes partes: folíolo aplicado, folíolos, outras folhas, epicótilo, hipocótilo e raiz. Aquelas cuja coleta ocorreu após 48 h de aplicação, foram separadas em folha aplicada, restante da parte aérea (folhas, caule + pecíolos) e raízes. O material foi seco em estufa a 80 °C por 48 h e em seguida reduzido a pó.

### **Determinação da radioatividade**

As amostras secas pulverizadas – 1 a 10 mg – foram misturadas a 5 mL de solução de cintilação e a radioatividade determinada por um contador de cintilação líquida BECKMAN LS 6000 TA. Foram utilizadas duas repetições por amostra. A solução de cintilação consistiu em 1L de tolueno: 5g PPO (2,5-diphenyloxazole scintillation grade): 100mg de POPOP {1,4-bis-[2-(4-methyl-5-phenyloxazolyl)]-benzene scintillation grade}. A

correção do “quenching” ocasionado pela cor das amostras foi feita adicionando-se 10 µL da solução de [<sup>14</sup>C] sacarose, de leitura da radioatividade previamente determinada, em frascos contendo amostras-controle não radioativas. Com este procedimento pôde-se calcular a percentagem de eficiência de leitura em cada caso e a posterior correção dos valores.

### 3.5. Análise estatística

O delineamento experimental foi o inteiramente casualizado. Os dados primários (altura, número de folhas, matéria seca de caule, folhas e raízes, etc.) e as variáveis deles obtidas, foram transformados em logarítmo natural antes das análises (Poorter, 1999). Dados resultantes da interação entre dois ou mais fatores (presença ou ausência de cotilédones e diferentes radiações) foram submetidos à análise fatorial e as diferenças entre as médias, comparadas pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade (Pimentel-Gomes, 1990). Para os dados de conteúdo de amido utilizou-se análise de variância, seguida de comparação entre as médias pelo teste de Tukey. Os resultados de percentagem de radioatividade total foram transformados em arco-seno da raiz quadrada de p, onde p= percentagem de radioatividade total e as diferenças entre as médias comparadas pelo teste Tukey.

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1. Efeito de diferentes níveis de irradiância sobre o crescimento inicial das plântulas

#### **Aquisição de biomassa, tamanho e morfologia**

No geral, as plântulas apresentaram maiores valores de biomassa total (tabela 3) sob irradiâncias intermediárias, ou seja, 50 e 18 % da irradiância total. Com a redução da irradiância para apenas 4% irradiância total, observou-se redução da biomassa total, na maioria das espécies. Este mesmo padrão de resposta foi observado quando da análise em separado da matéria seca das diversas partes das plântulas. Neste caso, a matéria seca da folha (tabela 4), a matéria seca do caule (tabela 5) e a matéria seca da raiz (tabela 6) também apresentaram menores valores de biomassa sob maior sombreamento.

Observou-se aumento progressivo da área foliar total das plântulas com aumento do sombreamento (tabela 7). Copaifera e Myroxylon foram exceções, pois não apresentaram alteração significativa da área foliar total sob os diferentes níveis de sombreamento. Bauhinia, Dalbergia, Enterolobium, Erythrina, Piptadenia, Senna e Schizolobium apresentaram elevada área foliar sob o maior nível de sombreamento, em relação aos demais níveis, quando comparadas às demais espécies analisadas. Plântulas de Hymenaea, embora tenham apresentado diferença estatística significativa quando submetidas à irradiância solar plena e ao maior nível de sombreamento, entre os outros níveis de irradiância esta diferença não foi observada. A altura do caule em geral foi maior sob o maior sombreamento. Entretanto, nos demais níveis, as diferenças nas respostas absolutas ao sombreamento não foram significativas (tabela 8). Não foi observada diferença significativa entre os maiores níveis de irradiância (50

e 100 %). As plântulas sob menor irradiância apresentaram maior comprimento específico do caule (tabela 9), o que evidenciou um comprimento do caule maior naquelas mantidas sob baixa irradiância (4%) comparadas às mantidas em maiores irradiâncias.

No geral, a AFE, a RMF e a RAF aumentaram com o aumento do sombreamento (tabelas 10, 11 e 12, respectivamente). A maior variação nestes parâmetros, nos diferentes sombreamentos, foi observada nas espécies consideradas não tolerantes à sombra, como *Bauhinia*, *Erythrina*, *Schizolobium* e *Piptadenia*, enquanto que para espécies consideradas tolerantes como *Hymenaea* e *Poecilanthe*, esta variação foi bem menor.

A redução observada na matéria seca total e nas partes (raízes, caules e folhas) das plântulas sob maior sombreamento e o aumento significativo de massa seca com o aumento da irradiância, revelaram estreita relação entre a disponibilidade luminosa e a aquisição de biomassa pelas plântulas. Estudos conduzidos com plântulas de diversas espécies arbóreas (King, 1994; Niinemets, 1998; Einig *et al.*, 1999, Beon & Bartsch, 2003; Souza & Valio, 2003) revelaram dados consistentes com os encontrados neste trabalho. A aquisição de biomassa é geralmente proporcional à radiação fotossinteticamente ativa absorvida pelas plantas, além da sua eficiência na utilização da luz, a qual é influenciada pelas diferenças genéticas e morfológicas entre as várias espécies. Baixa irradiância é limitante para a fotossíntese foliar por ser um dos fatores a limitar a regeneração da enzima RUBISCO (Wahid *et al.*, 1997).

Uma maior área foliar em resposta à irradiância decrescente é uma das principais alterações observadas na morfologia foliar. Folhas crescidas sob sombreamento, freqüentemente apresentam área efetivamente maior do que aquelas que se desenvolvem sob maior irradiância. Esta resposta plástica resulta em uma maior área foliar para interceptação

luminosa e é um parâmetro decisivo na habilidade das plântulas para competirem sob baixa irradiância (Niinemets, 1998). Plantas crescendo sob baixa irradiância geralmente apresentam maior área foliar e folhas mais finas em razão da redução das camadas celulares do mesofilo (Lambers & Poorter, 1992).

Sob baixa irradiância o investimento em altura das plantas e o comprimento específico do caule foram maiores. Frequentemente tem sido sugerido que tais respostas seriam mais comuns às espécies pioneiras, as quais crescendo em ambientes sombreados, adotariam a estratégia de manutenção de um maior crescimento em altura no sentido de saírem da zona de sombreamento (Lupke, 1998). Entretanto, neste estudo, tanto espécies tolerantes quanto não tolerantes mostraram tal plasticidade. Um aumento na interceptação de luz, mediado por uma resposta plástica em altura, poderia permitir às plântulas um aumento na taxa de crescimento até que atingissem valores próximos ou acima do ponto de compensação luminoso (Poorter, 1999).

No geral, houve aumento na AFE, RMF e RAF sob a menor irradiância, entretanto, as respostas variaram pouco entre os demais níveis de sombreamento. Aumentos nestes parâmetros, sob redução da irradiância, têm sido registrados em diversos estudos conduzidos com plântulas de diversas espécies arbóreas (Veenendaal *et al.*, 1996; Poorter, 1999). As respostas das plantas à luz são governadas pela disponibilidade deste recurso. Matéria seca é adquirida mediante interceptação de luz, fixação de carbono e investimento em folhas as quais então adquirem mais matéria seca. Sob baixa irradiância as plântulas geralmente aumentam a alocação de biomassa para as folhas, formam folhas finas, em razão da redução das camadas celulares do mesofilo e com maior área foliar específica resultando em aumento na razão de área foliar maximizando a interceptação luminosa (Lambers & Poorter, 1992). O aumento

nestes parâmetros tem sido freqüentemente referido à adaptação ao sombreamento por espécies intolerantes crescendo sob baixas irradiâncias (Reich *et al.*, 1998), muitas vezes ausente naquelas espécies arbóreas tolerantes ao sombreamento (Veenendaal *et al.*, 1996). Acredita-se que tais respostas em conjunto poderiam aumentar a razão fotossíntese/respiração da planta como um todo, contribuindo para a manutenção de um balanço positivo de carbono e maximização do crescimento sob sombreamento (Kitajima, 1994; Souza & Valio, 2003).

Tabela 3. Matéria seca total de plântulas submetidas, durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.

Espécie	Matéria seca total (mg)			
	Irradiância (%)			
	100	50	18	4
Bauhinia	441,8 ± 111 b	543,0 ± 103 ab	562,7 ± 143 a	245,2 ± 48 c
Copaifera	705,5 ± 147 a	876,2 ± 159 a	718,9 ± 149 a	268,8 ± 43 b
Dalbergia	174,4 ± 8 a	168,7 ± 50 a	215,3 ± 65 a	115,0 ± 26 b
Enterolobium	894,3 ± 146 b	974,4 ± 201 a	1034,7 ± 176 a	469,4 ± 101 c
Erythrina	1476,7 ± 321 b	1977,1 ± 532 a	1943,4 ± 418 ab	624,7 ± 148 c
Hymenaea	6179,2 ± 1026 b	7122,3 ± 1008 a	6009,6 ± 1125 b	2603,2 ± 649 c
Myroxylon	576,9 ± 139 ab	737,9 ± 171 a	510,4 ± 116 b	253,9 ± 75 c
Peltophorum	379,8 ± 66 a	412,8 ± 68 a	345,4 ± 77 a	97,0 ± 24 b
Piptadenia	268,0 ± 73 a	244,2 ± 277 ab	252,1 ± 80 a	152,1 ± 40 b
Poecilanthe	249,7 ± 76 ab	326,2 ± 87 a	297,3 ± 64 a	180,6 ± 40 b
Schizolobium	3684,7 ± 816 a	4371,6 ± 823 a	3877,5 ± 535 a	1205,8 ± 195b
Senna	114,7 ± 30 b	168,9 ± 49 a	154,4 ± 40 a	72,8 ± 14 c

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey.

Tabela 4. Matéria seca foliar de plântulas submetidas, durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.

Espécie	Matéria seca folha (mg)			
	Irradiância (%)			
	100	50	18	4
Bauhinia	153,0 ± 36 b	196,2± 32 a	205,6 ± 53 a	132,2 ± 23 b
Copaifera	202,6 ± 46 a	228,0± 50 a	246,0 ± 66 a	129,9 ± 26 b
Dalbergia	38,5 ± 8 c	42,5 ± 12 bc	73,1 ± 26 a	59,5 ± 13 ab
Enterolobium	277,6 ± 52 b	342,2 ± 90 a	374,5 ± 60 a	248,3 ± 55 b
Erythrina	280,8 ± 68 b	429,9 ± 130 a	491, 2 ± 95 a	292,3 ± 58 b
Hymenaea	2465,1 ± 367 b	2877,4± 466 a	2619,6 ± 522 ab	1360,5 ± 405 c
Myroxylon	224,3 ± 44 b	293,8 ± 76 a	211,9 ± 49 b	125,3 ± 35 c
Peltophorum	101,4 ± 30 a	196,2 ± 16 a	111,0 ± 26 a	57,3 ± 23 b
Piptadenia	74,4 ± 20 b	85,8 ± 23 ab	104,6 ± 34 a	90,6 ± 26 ab
Poecilanthé	86,8 ± 86ab	107,4 ± 31 ab	112,0 ± 26 a	78,5 ± 20 b
Schizolobium	784,4 ± 114 b	1057,3 ± 204 a	1130,5 ± 185 a	679,6 ± 101 b
Senna	43,8 ± 17 b	67,7 ± 23 a	66,2 ± 17 a	47,4 ± 12 b

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey .

Tabela 5. Matéria seca do caule de plântulas submetidas, durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.

Espécie	Matéria seca caule (mg)							
	Irradiância (%)							
	100		50		18		4	
Bauhinia	81,6	± 26 bc	103,3	± 23 b	135,6	± 34 a	69,4	± 17 c
Copaifera	157,2	± 37 a	149,6	± 27 a	141,1	± 38 a	52,2	± 12 b
Dalbergia	48,6	± 14 ab	44,7	± 11 ab	54,8	± 13 a	26,6	± 8 b
Enterolobium	197,5	± 42 b	258,8	± 53 a	269,4	± 62 a	129,4	± 40 c
Erythrina	447,4	± 103 b	582,2	± 137 a	652,6	± 130 a	197,6	± 46 c
Hymenaea	2071,4	± 411b	2517,6	± 434 a	2026,6	± 510 b	717,3	± 143 c
Myroxylon	176,0	± 47 a	215,7	± 55 a	172,3	± 40 a	70,2	± 22 b
Peltophorum	117,6	± 28 ab	140,5	± 27 a	113,5	± 28 b	23,8	± 6 c
Piptadenia	56,3	± 11b c	57,4	± 16 ab	65,5	± 21 a	36,8	± 11 c
Poecilanthé	77,9	± 21b c	116,4	± 31 a	98,8	± 20 ab	54,6	± 12 c
Schizolobium	1513,6	± 338 a	1699,3	± 429 a	1610,0	± 268 a	366,5	± 66 b
Senna	25,3	± 5 a	29,7	± 7 a	28,6	± 6 a	13,0	± 2 b

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey .

Tabela 6. Matéria seca da raiz de plântulas submetidas, durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.

Espécie	Matéria seca raiz (mg)			
	Irradiância (%)			
	100	50	18	4
Bauhinia	206,8 ± 61 a	243,4 ± 73 a	221,4 ± 60 a	43,6 ± 10 b
Copaifera	345,6 ± 119 b	477,4 ± 125 a	331,7 ± 86 b	86,7 ± 18 c
Dalbergia	84,2 ± 222 a	81,5 ± 26 a	87,3 ± 24 a	28,8 ± 8 b
Enterolobium	419,1 ± 79 a	373,4 ± 77 a	390,7 ± 86 a	91,6 ± 21 b
Erythrina	831,6 ± 249 a	964,9 ± 272 a	799,5 ± 261a	134,8 ± 41 b
Hymenaea	1642,6 ± 338 ab	1727,2 ± 394 a	1363,0 ± 322 b	525,3 ± 161 c
Myroxylon	176,6 ± 46 ab	228,4 ± 61 a	126,2 ± 35 b	58,4 ± 16 c
Peltophorum	143,3 ± 37 ab	169,4 ± 41 a	120,8 ± 30 b	15,8 ± 4 c
Piptadenia	137,2 ± 42 a	100,9 ± 33 a	81,9 ± 30 ab	24,6 ± 7 b
Pocilanthe	85,0 ± 25 ab	102,0 ± 30 a	86,5 ± 22 a	47,4 ± 15 b
Schizolobium	1386,6 ± 372 a	1699,3 ± 313 a	1147,3 ± 234 b	159,6 ± 39 c
Senna	42,4 ± 13 b	71,4 ± 20 a	59,5 ± 15 ab	12,4 ± 2 c

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey.

Tabela 7. Área foliar total de plântulas submetidas, durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.

Espécie	Área foliar total (cm <sup>2</sup> )
	Irradiância (%)

	100	50	18	4
Bauhinia	25,8 ± 6 d	41,3 ± 7 c	58,4 ± 12 b	87,1 ± 14 a
Copaifera	25,3 ± 6 ab	28,0 ± 6 ab	30,6 ± 8 a	24,2 ± 5 b
Dalbergia	7,4 ± 2 c	11,0 ± 3 c	20,7 ± 7 b	29,0 ± 8 a
Enterolobium	30,6 ± 8 c	36,4 ± 9 c	61,8 ± 15 b	130,4 ± 27 a
Erythrina	68,4 ± 18 c	121,2 ± 29 b	207,0 ± 38 a	221,0 ± 43 a
Hymenaea	264,5 ± 47 b	326,5 ± 60 a	361,9 ± 83 a	309,6 ± 80 a
Myroxylon	26,5 ± 4 b	41,1 ± 8 a	34,6 ± 7 ab	32,4 ± 9 ab
Peltophorum	11,7 ± 2 b	12,3 ± 2 b	22,3 ± 4 a	28,8 ± 9 a
Piptadenia	5,9 ± 1 c	8,6 ± 4 c	15,6 ± 6 b	30,6 ± 9 a
Poecilanthé	12,0 ± 4 c	16,6 ± 5 bc	19,1 ± 5 ab	25,1 ± 8 a
Schizolobium	135,6 ± 28 c	189,7 ± 31 b	245,2 ± 41 b	314,8 ± 49 a
Senna	6,9 ± 2 c	11,8 ± 3 bc	13,7 ± 4 b	21,4 ± 6 a

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey .

Tabela 8. Altura de plântulas submetidas, durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.

Espécie	Altura (cm)			
	Irradiância (%)			
	100	50	18	4
Bauhinia	6,47 ± 0,8 c	6,67 ± 1,2 c	8,99 ± 1,7 b	14,33 ± 2,5 a
Copaifera	7,96 ± 1,5 a	6,35 ± 0,6 a	7,87 ± 1,4 a	6,30 ± 1,2 a
Dalbergia	7,99 ± 1,0 b	9,98 ± 2,9 b	10,84 ± 3,5 a	9,77 ± 1,6 b
Enterolobium	9,81 ± 1,0 b	10,07 ± 1,1 b	10,99 ± 0,9 b	13,24 ± 2,1 a
Erythrina	8,04 ± 1,0 c	8,25 ± 1,1 c	11,16 ± 2,0 b	14,65 ± 2,8 a
Hymenaea	29,27 ± 4,8 b	34,47 ± 5,8 ab	39,13 ± 8,5 a	30,77 ± 4,5 b
Myroxylon	9,62 ± 1,1 a	10,71 ± 2,1 a	10,48 ± 1,2 a	10,37 ± 2,4 a
Peltophorum	6,61 ± 1,0 a	7,50 ± 0,7 a	7,29 ± 0,9 a	6,93 ± 1,3 a
Piptadenia	7,62 ± 1,1 a	7,57 ± 1,5 a	8,60 ± 1,7 a	7,75 ± 1,2 a
Poecilanthé	6,86 ± 1,1 b	8,00 ± 1,5 b	10,29 ± 1,3 a	7,40 ± 1,0 b
Schizolobium	19,78 ± 1,5 b	20,95 ± 2,2 b	26,58 ± 2,1 a	26,12 ± 3,4 a
Senna	3,60 ± 0,4 b	3,70 ± 0,6 b	3,83 ± 0,4 b	4,17 ± 0,6 a

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey.

Tabela 9. Comprimento específico do caule de plântulas submetidas, durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.

Espécie	Comprimento específico do caule (cm g <sup>-1</sup> )			
	Irradiância (%)			
	100	50	18	4
Bauhinia	88 ± 33 b	66 ± 14 b	69 ± 16 b	212 ± 35 a
Copaifera	56 ± 14 b	43 ± 7 b	58 ± 16 b	126 ± 28 a
Dalbergia	172 ± 36 c	237 ± 49 bc	204 ± 43 b	397 ± 70 a
Enterolobium	52 ± 10 b	41 ± 9 b	43 ± 10 b	112 ± 31 a
Erythrina	19 ± 6 b	15 ± 4 b	17 ± 3 b	78 ± 20 a
Hymenaea	14 ± 3 c	13 ± 3 c	19 ± 2 b	44 ± 8 a
Myroxylon	60 ± 20 b	51 ± 7 b	62 ± 10 b	168 ± 30 a
Peltophorum	58 ± 13 b	54 ± 9 b	67 ± 17 b	337 ± 112 a
Piptadenia	139 ± 27 b	144 ± 49 b	141 ± 36 b	233 ± 54 a
Poecilanthe	105 ± 35 ab	75 ± 26 b	113 ± 37 ab	151 ± 47 a
Schizolobium	13 ± 3 b	12 ± 3 b	17 ± 4 b	73 ± 13 a

Senna	151 ± 40 b	125 ± 20 b	137 ± 24 b	327 ± 58 a
-------	------------	------------	------------	------------

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey.

Tabela 10. Área foliar específica de plântulas submetidas, durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.

Espécie	Área foliar específica (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )			
	Irradiância (%)			
	100	50	18	4
Bauhinia	160 ± 19 c	211 ± 18 c	290 ± 56 b	660 ± 92 a
Copaifera	126 ± 13 b	120 ± 15 b	120 ± 17 b	187 ± 27 a
Dalbergia	181 ± 25 b	258 ± 63 b	280 ± 42 b	500 ± 55 a
Enterolobium	112 ± 29 c	110 ± 39 c	160 ± 25 b	529 ± 45 a
Erythrina	254 ± 29 c	270 ± 42 c	430 ± 51 b	765 ± 43 a
Hymenaea	116 ± 9 c	110 ± 10 c	144 ± 24 b	238 ± 25 a
Myroxylon	122 ± 15 c	120 ± 9 c	160 ± 20 b	271 ± 23 a
Peltophorum	120 ± 26 c	121 ± 17 c	203 ± 25 b	500 ± 95 a
Piptadenia	90 ± 20 c	101 ± 20 c	160 ± 48 b	350 ± 76 a
Poecilanthé	143 ± 19 c	162 ± 9 c	170 ± 16 b	320 ± 39 a

Schizolobium	180 ± 47 c	180 ± 30 bc	220 ± 32 b	460 ± 43 a
Senna	160 ± 22 b	170 ± 22 b	206 ± 38 b	450 ± 98 a

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey.

Tabela 11. Razão de massa foliar de plântulas submetidas, durante dois meses, a diferentes irradiâncias.

Espécie	Irradiância (%)			
	100	50	18	4
Bauhinia	0,35 ± 0,02 b	0,37 ± 0,02 b	0,36 ± 0,05 b	0,54 ± 0,03 a
Copaifera	0,29 ± 0,04 bc	0,27 ± 0,03 c	0,34 ± 0,04 b	0,49 ± 0,05 a
Dalbergia	0,23 ± 0,05 c	0,25 ± 0,03 c	0,34 ± 0,03 b	0,52 ± 0,07 a
Enterolobium	0,31 ± 0,07 c	0,35 ± 0,04 b	0,36 ± 0,03 b	0,54 ± 0,06 a
Erythrina	0,19 ± 0,05 c	0,22 ± 0,03 bc	0,25 ± 0,03 b	0,48 ± 0,04 a
Hymenaea	0,40 ± 0,03 b	0,40 ± 0,04 b	0,44 ± 0,04 b	0,52 ± 0,08 a
Myroxylon	0,39 ± 0,06 b	0,39 ± 0,08 b	0,42 ± 0,05 b	0,49 ± 0,05 a
Peltophorum	0,29 ± 0,03 bc	0,25 ± 0,03 c	0,32 ± 0,03 b	0,59 ± 0,04 a
Piptadenia	0,28 ± 0,04 c	0,35 ± 0,06 b	0,41 ± 0,07 b	0,60 ± 0,07 a
Poecilanthe	0,35 ± 0,05 b	0,33 ± 0,07 b	0,38 ± 0,03 ab	0,45 ± 0,08 a

Schizolobium	0,20 ± 0,02 d	0,24 ± 0,03 c	0,30 ± 0,03 b	0,57 ± 0,02 a
Senna	0,39 ± 0,06 b	0,40 ± 0,05 b	0,43 ± 0,04 b	0,65 ± 0,06 a

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey.

Tabela 12. Razão de área foliar de plântulas submetidas, durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.

Espécie	Razão de área foliar (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )			
	Irradiância (%)			
	100	50	18	4
Bauhinia	58 ± 6 c	76 ± 8 c	105 ± 17 b	360 ± 57 a
Copaifera	36 ± 6 b	33 ± 10 b	43 ± 8 b	91 ± 20 a
Dalbergia	42 ± 11 c	64 ± 14 b	97 ± 19 b	254 ± 52 a
Enterolobium	34 ± 9 b	37 ± 8 b	59 ± 8 b	283 ± 38 a
Erythrina	45 ± 9 c	63 ± 12 c	109 ± 21 b	361 ± 41 a
Hymenaea	42 ± 4 b	45 ± 4 b	59 ± 8 a	119 ± 16 a
Myroxylon	47 ± 7 b	55 ± 5 b	68 ± 5 b	131 ± 17 a
Peltophorum	34 ± 7 c	29 ± 3 c	65 ± 9 b	296 ± 61 a
Piptadenia	22 ± 4 c	35 ± 9 c	63 ± 19 b	209 ± 42 a
Poecilanthe	49 ± 9 c	52 ± 10 c	64 ± 7 b	143 ± 39 a

Schizolobium	37 ± 5 c	44 ± 9 c	62 ± 8 b	262 ± 29 a
Senna	61 ± 13 b	69 ± 12 b	88 ± 18 b	291 ± 74 a

---

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey.

### **Resposta de crescimento à luz**

Para a maioria das espécies, a taxa de crescimento relativo (TCR), tabela 13, e a taxa de assimilação líquida (TAL), tabela 14, aumentaram com aumento da irradiância. Algumas atingiram seus ótimos em irradiâncias intermediárias (50 e 18 %), abaixo dos quais, em geral, declinaram. Espécies que atingiram maior taxa de crescimento relativo sob altas irradiâncias também o fizeram sob baixa irradiância (Peltophorum, Bauhinia, Erythrina e Enterolobium). Ao contrário do esperado, algumas espécies pioneiras como Senna, Erythrina e Bauhinia apresentaram redução na TCR sob irradiância solar plena.

Tanto em baixa quanto em alta irradiância, as espécies consideradas pioneiras apresentaram TCR mais altas do que as não pioneiras. Peltophorum apresentou uma TCR duas vezes maior do que a maioria das espécies não pioneiras sob níveis de irradiância intermediários. Peltophorum, Piptadenia, Bauhinia, Schizolobium, Copaifera e Enterolobium

apresentaram as maiores taxas de assimilação líquida dentre as espécies estudadas, enquanto que *Myroxylon* apresentou a menor TAL.

Verificou-se uma significativa correlação positiva entre a variação interespecífica na TCR e na TAL (figura 1) sob níveis de irradiância mais altos. Entretanto, sob níveis de irradiância mais baixos, esta correlação foi gradualmente desaparecendo. A variação interespecífica na TCR não se mostrou correlacionada à AFE (figura 2) em altas irradiâncias. No entanto, esta correlação tornou-se gradualmente mais forte sob baixas irradiâncias. No menor nível de irradiância a RAF foi positivamente correlacionada com AFE (figura 3) bem como à RMF (figura 4).

Foi observada redução na TCR e na TAL das espécies com redução da irradiância. Geralmente espera-se que plantas tenham maiores taxas de crescimento com o aumento da irradiância. Portanto, a redução nas TCR sob baixa irradiância era esperada. Um aumento na TCR em função da luz, segundo Poorter & Nagel (2000), seria causado por um aumento na taxa de assimilação líquida. A maioria das espécies atingiu seu ótimo de crescimento nos níveis de irradiância intermediários. Loach (1970) também verificou maior taxa de crescimento relativo de plântulas de espécies arbóreas sob níveis de irradiância intermediários (44% da irradiância total). Veenendal *et al.* (1996) verificaram que, dentre 15 espécies tropicais, aquelas tolerantes ao sombreamento apresentaram maiores TCR entre 16 e 27 % da irradiância plena. Valladares *et al.* (2000), também observaram maior TCR das plântulas sob níveis de irradiância intermediários.

No geral, sob irradiância plena, verificou-se uma redução na TCR das plântulas das espécies estudadas. Altas irradiâncias podem provocar danos irreversíveis ao sistema fotossintético ou conduzir ao fechamento estomático, à perda de turgor e, não raro, ao murchamento foliar (Oberbauer, 1985). Além disso, altas irradiâncias promovem uma maior

alocação de biomassa para raízes, para compensar a perda d'água pela transpiração. Conseqüentemente, menos biomassa poderia ser investida em material foliar, o que reduziria o ganho fotossintético e, por conseguinte causaria menor TCR (Korner, 1991).

Verificou-se que tanto em baixa quanto em alta irradiância, as espécies consideradas pioneiras apresentaram TCR mais altas do que as não pioneiras. Semelhante resposta foi observada por Reich *et al.* (1998), Poorter (1999) e Souza & Valio (2003) em estudos conduzidos com plântulas de diversas espécies tropicais arbóreas, submetidas a diferentes irradiâncias. Entretanto, ainda existem controvérsias a respeito de espécies pioneiras apresentarem melhores performances sob baixas irradiâncias que as tolerantes. Agyeman (1994, citado por Poorter, 1999) verificou que plântulas de espécies arbóreas pioneiras apresentaram maiores TCR em alta irradiância e mostraram crescimento negativo em baixa irradiância, enquanto que as espécies tolerantes ao sombreamento mantiveram taxas de crescimento positivas. De acordo com Poorter (1999), mesmo existindo algumas exceções, parece que espécies não tolerantes ao sombreamento sempre crescem melhor que as tolerantes, e que o comportamento das espécies tolerantes talvez não esteja relacionado ao crescimento, mas sim à persistência no ambiente sombreado adotado pelas mesmas.

Foi observada ampla variação na TCR e na TAL entre as espécies. Em estudo comparativo sobre o crescimento de plântulas de 12 espécies arbóreas, Osunkoya *et al.* (1994) verificaram diferenças interespecíficas nas TCR das plântulas. Grime & Hunt (1975) verificaram a existência de grandes diferenças nas TCR de espécies herbáceas (anuais e perenes) e em plântulas de espécies arbóreas, crescidas sob condições ambientais idênticas. Segundo os mesmos, quando o ambiente externo é constante, diferenças interespecíficas nas TCR se devem a diferenças na morfologia e fisiologia das plantas. Tais variações em espécies arbóreas têm sido relacionadas às suas estratégias de ocupação em ambientes com diferentes

disponibilidades luminosas (Bazzaz, 1979; Kitajima, 1994). Como a TCR é um parâmetro composto (Poorter & Remkes, 1990), respostas de crescimento das plantas à luz podem ser explicadas em termos de variações nos componentes da TCR. A TCR pode ser decomposta em um componente morfológico, a razão de área foliar (RAF), e em um componente fisiológico, a taxa de assimilação líquida (TAL). A TAL é o resultado líquido entre o ganho de carbono (fotossíntese) e a perda de carbono (respiração, exsudação, volatilização) expressa por unidade de área foliar. A RAF é a razão entre a área foliar e a massa total da planta. A RAF é um parâmetro composto (Poorter & Remkes, 1990) determinado, entre outros, pela alocação (RMF) e pela morfologia foliar (AFE).

É comum às plantas, ao longo do seu crescimento, experimentarem diferentes irradiâncias e, como o crescimento é fundamental para a sobrevivência e a reprodução, pode ser vantajoso para uma planta que seu crescimento seja mantido em diferentes irradiâncias. Conforme se pode verificar na figura 2, a correlação interespecífica entre a TCR e a AFE decresce e, entre a TCR e TAL (figura 1) aumenta com o aumento da irradiância. Como ambos, TAL e AFE, mudaram em importância nas diferentes irradiâncias, tal variação pode ter permitido que a TCR fosse mantida em razão desta variação compensatória entre essas variáveis.

Em geral, a AFE está mais fortemente associada à TCR quando as plantas crescem sob baixas radiações, enquanto que a TAL é mais fortemente associada à TCR quando as plantas crescem sob altas radiações, embora haja exceções neste padrão (Shipley, 2002). Poorter (1999) também verificou resposta semelhante em estudo conduzido com plântulas de quinze espécies tropicais arbóreas crescidas sob diferentes níveis de irradiância. Uma das razões para esse tipo de resposta estaria no fato de a TCR mudar muito pouco após a irradiância atingir valores em torno de 50 % da irradiância total enquanto que a AFE e TAL, continuariam variando com o aumento da irradiância (Poorter & Van der Werf, 1998).

No que se refere à razão de área foliar (RAF), o componente morfológico da TCR, não se verificou uma correlação interespecífica entre este componente e a TCR, como aquela verificada para o componente fisiológico (TAL), nos diferentes níveis de irradiância. Entretanto, correlações positivas foram encontradas entre os componentes da RAF isto é, AFE (figura 3) e RMF (figura 4), à baixa irradiância, indicando que tais componentes foram importantes para as respostas morfológicas apresentadas pelas plântulas. Os resultados sugerem que sob altas irradiâncias, as diferenças interespecíficas nas TCR ocorreram principalmente devido a TAL, enquanto que em baixas irradiâncias, o componente morfológico foi mais determinante, ou seja, os diferentes componentes da TCR assumem importância diferenciada de acordo com o nível de sombreamento.

A plasticidade nestes parâmetros de crescimento, em condições ambientais variáveis, é particularmente importante na natureza, visto que, limitações intraespecíficas nesta plasticidade afetariam o sucesso relativo das espécies ao longo do gradiente luminoso (Shiple, 2002).

No geral, este estudo parece estar consistente com a noção de que espécies adaptadas à ambientes com maiores disponibilidades luminosas parecem ter alto potencial para captura de recursos em relação àquelas encontradas em ambientes onde este recurso é mais restrito. Em resumo, os componentes de crescimento TAL, AFE, RAF, RMF nestas plântulas de espécies arbóreas, parecem mutuamente coordenados com a TCR permitindo a existência de um certo padrão de resposta das mesmas no sentido de atingirem seu ótimo de crescimento.

Tabela 13. Taxa de crescimento relativo de plântulas mantidas, durante 60 dias, sob diferentes níveis de irradiância.

Espécie	Taxa de crescimento relativo (mg g <sup>-1</sup> dia <sup>-1</sup> )			
	Irradiância (%)			
	100	50	18	4
Bauhinia	0,048 ± 0,006 a	0,052 ± 0,003 a	0,052 ± 0,006 a	0,038 ± 0,004 b
Copaifera	0,036 ± 0,006 a	0,040 ± 0,007 a	0,036 ± 0,009 a	0,018 ± 0,006 b
Dalbergia	0,035 ± 0,007 ab	0,033 ± 0,008 ab	0,039 ± 0,008 a	0,028 ± 0,006 b
Enterolobium	0,043 ± 0,007 a	0,044 ± 0,004 a	0,045 ± 0,004 a	0,031 ± 0,004 b
Erythrina	0,046 ± 0,009 a	0,050 ± 0,009 a	0,051 ± 0,008 a	0,030 ± 0,007 b
Hymenaea	0,026 ± 0,004 a	0,028 ± 0,003 a	0,025 ± 0,003 a	0,010 ± 0,006 b
Myroxylon	0,021 ± 0,003 a	0,026 ± 0,004 a	0,019 ± 0,005 a	0,006 ± 0,001 b
Peltophorum	0,057 ± 0,005 a	0,060 ± 0,005 a	0,057 ± 0,009 a	0,032 ± 0,005 b
Piptadenia	0,041 ± 0,005 a	0,039 ± 0,005 a	0,040 ± 0,008 a	0,030 ± 0,008 b
Poecilanthe	0,031 ± 0,008 ab	0,036 ± 0,005 a	0,035 ± 0,005 a	0,026 ± 0,005 b
Schizolobium	0,032 ± 0,004 a	0,035 ± 0,002 a	0,033 ± 0,003 a	0,012 ± 0,002 b
Senna	0,026 ± 0,007 ab	0,034 ± 0,007 a	0,033 ± 0,007 a	0,019 ± 0,006 b

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey.

Tabela 14. Taxa de assimilação líquida de plântulas mantidas, durante 60 dias, sob diferentes níveis de irradiância.

Espécie	Taxa de assimilação líquida (mg cm <sup>-2</sup> dia <sup>-1</sup> )			
	Irradiância (%)			
	100	50	18	4
Bauhinia	0,53 ± 0,09 a	0,50 ± 0,07 a	0,41 ± 0,06 a	0,12 ± 0,02 b
Copaifera	0,80 ± 0,2 ab	0,98 ± 0,3 a	0,72 ± 0,2 b	0,22 ± 0,03 c
Dalbergia	0,54 ± 0,1 a	0,40 ± 0,1 b	0,36 ± 0,1 b	0,13 ± 0,03 c
Enterolobium	0,81 ± 0,1 a	0,79 ± 0,1 b	0,61 ± 0,1 b	0,14 ± 0,04 c
Erythrina	0,66 ± 0,1 a	0,60 ± 0,1 a	0,41 ± 0,1 b	0,10 ± 0,03 c
Hymenaea	0,55 ± 0,09 a	0,57 ± 0,05 a	0,43 ± 0,07 b	0,10 ± 0,04 c
Myroxylon	0,36 ± 0,09 a	0,39 ± 0,1 a	0,25 ± 0,08 b	0,05 ± 0,02 c
Peltophorum	1,10 ± 0,24 a	1,12 ± 0,21 a	0,70 ± 0,12 b	0,14 ± 0,04 c
Piptadenia	1,02 ± 0,22 a	0,78 ± 0,1 b	0,53 ± 0,1 c	0,19 ± 0,07 c
Poecilanthe	0,36 ± 0,1 ab	0,43 ± 0,09 a	0,35 ± 0,04 ab	0,17 ± 0,06 c
Schizolobium	0,81 ± 0,1 a	0,84 ± 0,2 a	0,60 ± 0,1 b	0,08 ± 0,02 c

---

Senna	$0,35 \pm 0,1$ a	$0,43 \pm 0,09$ a	$0,35 \pm 0,07$ a	$0,09 \pm 0,03$ b
-------	------------------	-------------------	-------------------	-------------------

---

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey.

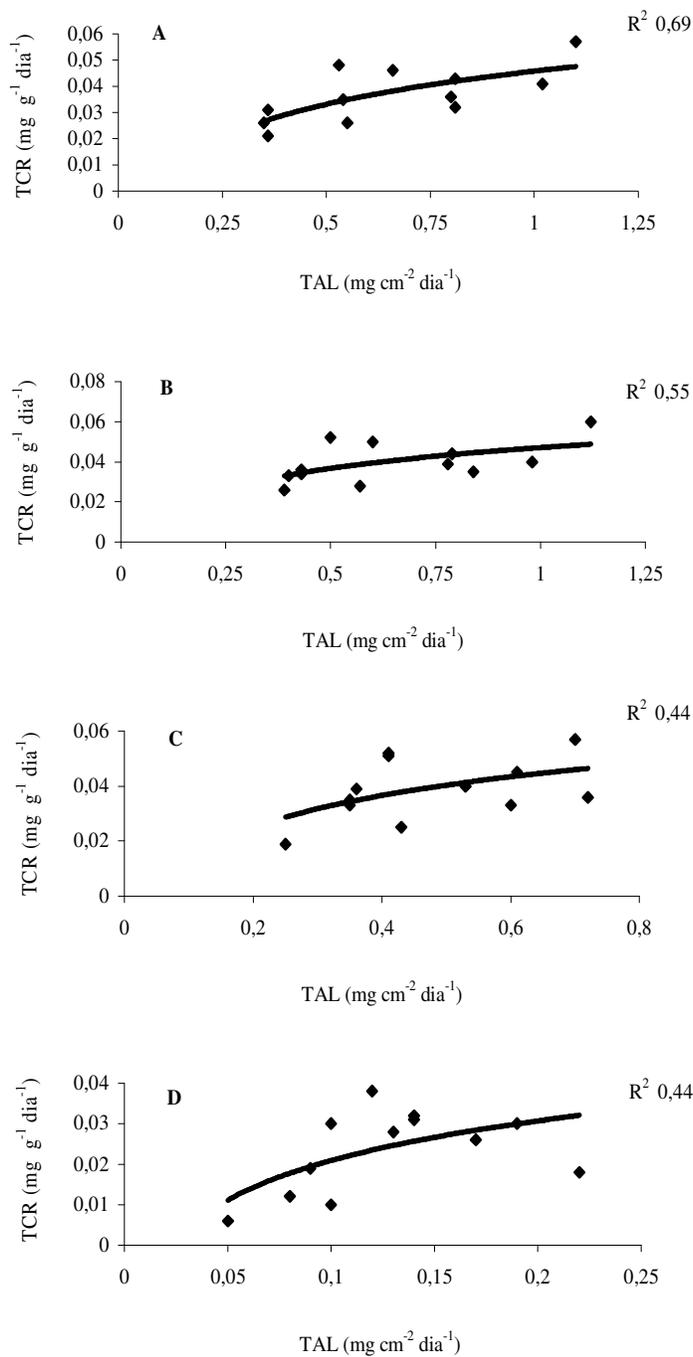


Figura 1. Correlação entre TCR e TAL de plântulas de Bauhinia, Copaifera, Dalbergia, Enterolobium, Erythrina, Hymenaea, Myroxylon, Peltophorum, Piptadenia, Poecilanthe, Schizolobium e Senna, mantidas durante 60 dias sob quatro níveis de irradiância: 100% (A), 50% (B), 18% (C) e 4% (D). TCR= taxa de crescimento relativo, TAL= taxa de assimilação líquida.

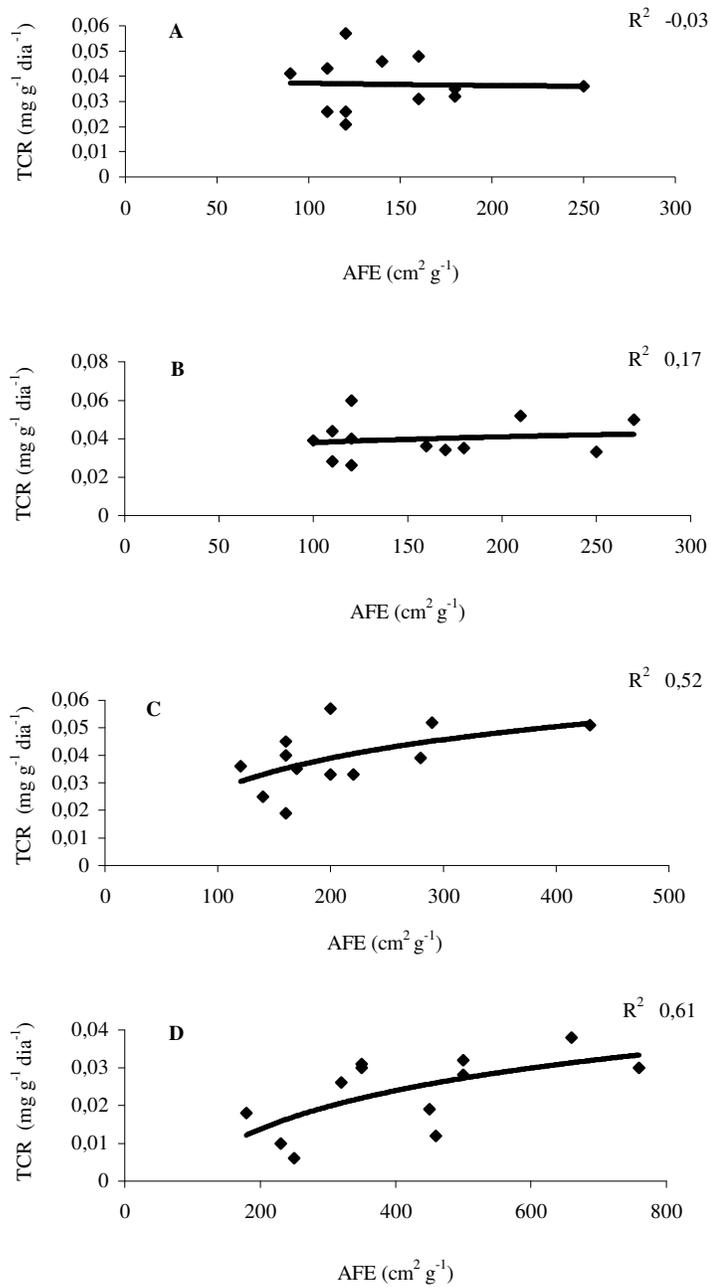


Figura 2. Correlação entre TCR e AFE de plântulas de Bauhinia, Copaifera, Dalbergia, Enterolobium, Erythrina, Hymenaea, Myroxylon, Peltophorum, Piptadenia, Poecilanthe, Schizolobium e Senna, mantidas durante 60 dias sob quatro níveis de irradiância: 100% (A), 50 % (B), 18% (C) e 4% (D). TCR= taxa de crescimento relativo, AFE= área foliar específica.

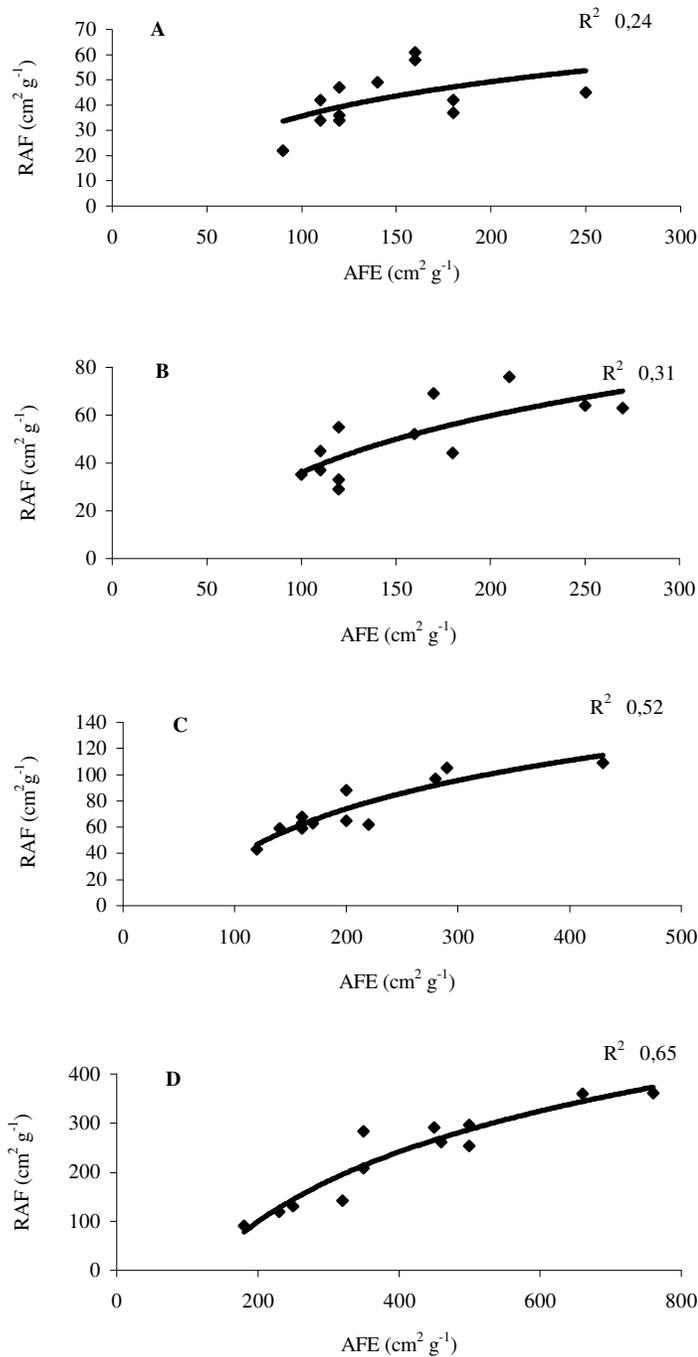


Figura 3. Correlação entre RAF e AFE de plântulas de Bauhinia, Copaifera, Dalbergia, Enterolobium, Erythrina, Hymenaea, Myroxylon, Peltophorum, Piptadenia, Poecilanthe, Schizolobium e Senna, mantidas durante 60 dias sob quatro níveis de irradiância: 100% (A), 50 % (B), 18 % (C) e 4 % (D). RAF= razão de área foliar, AFE= área foliar específica.

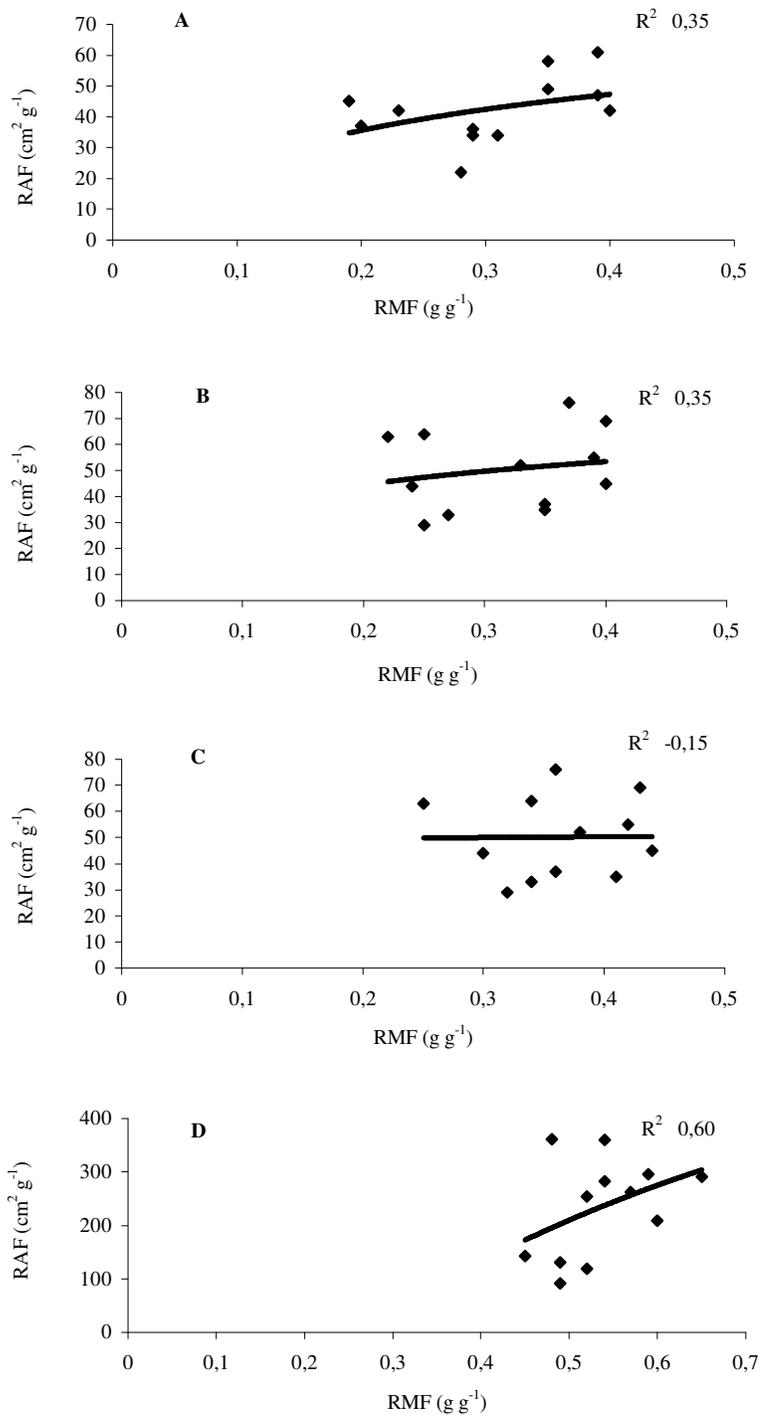


Figura 4. Correlação entre RAF e RMF de plântulas de Bauhinia, Copaifera, Dalbergia, Enterolobium, Erythrina, Hymenaea, Myroxylon, Peltophorum, Piptadenia, Poecilanthe, Schizolobium e Senna, mantidas durante 60 dias sob quatro níveis de irradiância: 100% (A), 50 % (B), 18 % (C) e 4 % (D). RAF= razão de área foliar, RMF= razão de massa foliar.

## **Alocação de biomassa, razão raiz:parte aérea**

A fração de biomassa alocada para o caule (RMC), para a raiz (RMR) e para as folhas (RMF) variou conforme a irradiância (tabelas 15, 16 e 17, respectivamente). Em todos os casos, a fração de biomassa alocada às folhas foi significativamente maior sob baixa irradiância. Sob altas irradiâncias, a fração de biomassa alocada às raízes foi maior em espécies iniciais como *Erythrina*, *Piptadenia*, *Senna*, *Schizolobium* e *Peltophorum*, e também em *Dalbergia*, uma espécie tardia. Dentre as espécies avaliadas, *Bauhinia*, *Erythrina*, *Enterolobium*, *Peltophorum*, *Schizolobium* e *Piptadenia* se destacaram pela ampla alteração na alocação para a raiz nos extremos de sombreamento. Não se verificou alteração pronunciada no padrão de alocação para o caule, nos extremos de sombreamento, entre as espécies.

Verificou-se, em geral, redução na razão raiz:parte aérea das plântulas sob baixa irradiância (tabela 18 e figura 5). *Myroxylon* e *Poecilanthe* não apresentaram alteração na razão raiz:parte aérea. *Bauhinia*, *Copaifera*, *Erythrina*, *Enterolobium* e *Piptadenia* destacaram-se pelas altas razões raiz: parte aérea sob altas irradiâncias. Em *Hymenaea*, apesar de ter sido observada diferença estatisticamente significativa entre os extremos de sombreamento, não foi observada alteração marcante na razão raiz:parte aérea entre as irradiâncias intermediárias.

A alocação de biomassa, em geral, mostrou-se semelhante entre as espécies. Entretanto, as espécies pioneiras foram mais plásticas em sua alocação para as folhas sob baixa irradiância do que as tolerantes. Maior alocação de biomassa para folhas, sob baixa irradiância, tem sido relatada em diversos estudos (King, 1994; Valladares *et al.*, 2000; Shipley & Meziane, 2002). O ganho líquido de carbono e a alocação de fotossintatos são cruciais para a ecologia das plantas e para se entender a persistência destas no interior da floresta (Canham *et al.*, 1990). A alocação indica a quantidade de biomassa que está presente

em vários órgãos, em relação à massa total da planta (Lambers & Poorter, 1992; Poorter & Nagel, 2000). A plasticidade durante o desenvolvimento das plantas permite às mesmas alterar o investimento na alocação dos recursos. Tem sido freqüente a observação de que a alocação para as folhas aumenta em baixa luminosidade. Uma vez que a plântula torna-se dependente da luz como sua principal fonte de energia, rápido crescimento é atingido mediante uma maior alocação de carbono para as folhas as quais darão retorno futuro na aquisição de carbono (Kitajima & Fenner, 2000).

O mecanismo que controla a partição de biomassa entre a parte aérea e a raiz foi postulado por Brouwer (1983), através do modelo denominado equilíbrio funcional. De acordo com este princípio, o crescimento da raiz estaria sob controle de fotoassimilados e o crescimento da parte aérea limitado pelos nutrientes disponíveis para a raiz (Thornley, 1995). Segundo este modelo, as plantas direcionariam a alocação de biomassa para a parte aérea se o ganho de carbono fosse limitado por baixa disponibilidade de recursos tais como, luz e CO<sub>2</sub> ou para as raízes, sob limitação de nutrientes minerais e água (Poorter & Nagell, 2000). Altas irradiâncias implicam em maiores taxas fotossintéticas por unidade de massa foliar e, conseqüentemente, maior taxa de absorção de água em razão do aumento na transpiração, bem como uma maior necessidade de absorção de nutrientes em razão de o crescimento ser estimulado. Conseqüentemente, segundo o modelo do equilíbrio funcional, espera-se que, sob altas irradiâncias, a alocação de biomassa para as folhas decresça e a alocação para as raízes aumente.

Os dados obtidos parecem estar em acordo com o modelo citado no parágrafo anterior. Neste trabalho, o modelo de alocação referido se aplica à alocação de biomassa para a parte aérea. Uma análise mais detalhada dos resultados revelou que esta mudança na alocação deve-se principalmente à alteração na alocação de folhas e raízes, já que a alocação para o

caule permaneceu praticamente constante nas diferentes irradiâncias. Tal padrão de alocação sugere uma tendência ao “equilíbrio funcional” ou seja, as plântulas investiriam mais nas folhas sob baixa irradiância, órgão que causaria maior limitação ao crescimento sob esta condição limitante. As espécies consideradas tolerantes mostraram pouca plasticidade no que se refere à alocação, entretanto, plântulas de *Dalbergia* mostraram-se bem mais plásticas, revelando um padrão de alocação semelhante ao observado nas espécies não tolerantes, o que pode sugerir uma maior habilidade em responder às variações na irradiância durante o estabelecimento inicial desta espécie.

Na maioria das espécies estudadas, baixas irradiâncias causaram redução na razão raiz:parte aérea das plântulas. Geralmente sob baixa irradiância, o crescimento das raízes é reduzido em maior proporção que o crescimento da parte aérea ocasionando um decréscimo na razão raiz: parte aérea (Urbas & Zobel, 2000; Hebert *et al.*, 2001). Vários autores (Osunkoya *et al.*, 1994; Kitajima, 1996; Huante & Rincón, 1998; Lei & Lechowicz, 1998) têm registrado redução na razão raiz:parte aérea de plântulas de diversas espécies arbóreas crescidas sob baixas irradiâncias. Os dados obtidos confirmam estas observações prévias. Por outro lado, mudanças na razão raiz:parte aérea de plântulas submetidas à maior irradiância poderiam ser causadas por aumento na demanda por água (Naidu & DeLucia, 1997). Considerando que durante a condução dos experimentos nem água ou nutrientes minerais foram limitantes, a redução observada na razão raiz:parte aérea em algumas das espécies analisadas poderia ser causada por um efeito de competição por luz. É importante considerar que a partição de biomassa não pode ser considerada uma constante entre espécies, porém, de modo geral, as espécies reduziram a razão raiz:parte aérea sob sombreamento.

Espécies como *Poecilanthe* e *Myroxylon* que não apresentaram alteração significativa na razão raiz:parte aérea sob sombreamento, e mesmo *Hymenaea*, que apresentou resposta

menos pronunciada, são consideradas tolerantes ao sombreamento. Vários estudos têm revelado que espécies tolerantes ao sombreamento apresentam respostas menos flexíveis do que as não tolerantes (Chazdon, 1992; Osunkoya *et al.*, 1994). Valladares *et al.*, (2000) verificaram que espécies não tolerantes ao sombreamento foram mais plásticas em sua razão raiz:parte aérea do que as tolerantes. Segundo estes autores, em situações ambientais extremas, tais respostas plásticas poderiam não ser a melhor opção para o estabelecimento da plântula. Nessa situação, as plantas tendem a apresentar padrões conservativos envolvendo crescimento. É comum plântulas de espécies arbóreas experimentarem repetidas alterações na irradiância, ao longo do seu crescimento. O ajustamento à baixa irradiância pode ser mais difícil do que à alta irradiância em razão da limitação à incorporação de carbono, o que dificulta a construção de novas folhas. Este provável custo de adaptação, novamente ao sombreamento, talvez possa ser uma das razões pelas quais algumas espécies assumam uma “estratégia pessimista” de limitada plasticidade fenotípica, enquanto outras podem adotar uma “estratégia otimista” revelando maior plasticidade (Kohyama, 1987).

A alocação das reservas, para a raiz ou para a parte aérea está relacionada à limitação na disponibilidade de recursos. Como a luz foi o fator decisivo para que a razão raiz:parte aérea se alterasse, à medida que as plântulas foram crescendo sob baixa irradiância, as reservas existentes foram sendo direcionadas com o objetivo de minimizar as perdas respiratórias de carbono ou seja, aumentando a alocação para as folhas e decrescendo a alocação para as raízes. Esta estratégia de alocação para as folhas demonstra grande capacidade de adaptação a ambientes extremos, o que poderia permitir às plântulas manterem uma taxa de crescimento nestas condições, ou sobreviverem a longos períodos sob baixa disponibilidade de luz. A determinação do padrão de alocação dos recursos entre os componentes raiz e parte aérea é essencial para fundamentar as causas da alocação diferencial desses recursos durante o

crescimento inicial das plântulas. A questão central que surge é o que determina esta maior alocação para a parte aérea, observada sob menor irradiância.

Alocação e translocação de fotoassimilados são fatores importantes na determinação das habilidades de sobrevivência e estabelecimento em ambientes com pouca disponibilidade de recursos. Neste sentido, a avaliação da importância das reservas, da translocação de fotoassimilados e a importância dos drenos nos padrões de alocação, podem fornecer informações a respeito dos processos fisiológicos envolvidos no estabelecimento inicial das plântulas.

Tabela 15. Alocação de biomassa para o caule (RMC) de plântulas mantidas, durante sessenta dias, sob diferentes irradiâncias.

Espécie	Irradiância (%)			
	100	50	18	4
Bauhinia	0,18 ± 0,04 c	0,19 ± 0,03 c	0,24 ± 0,02 b	0,28 ± 0,02 a
Copaifera	0,24 ± 0,1 a	0,17 ± 0,05 a	0,20 ± 0,04 a	0,19 ± 0,04 a
Dalbergia	0,28 ± 0,08 a	0,26 ± 0,04 a	0,26 ± 0,03 a	0,23 ± 0,05 a
Enterolobium	0,22 ± 0,03 b	0,26 ± 0,03 a	0,26 ± 0,03 a	0,27 ± 0,04 a
Erythrina	0,29 ± 0,04 b	0,29 ± 0,03 b	0,34 ± 0,03 a	0,31 ± 0,03 ab
Hymenaea	0,33 ± 0,02 a	0,36 ± 0,03 a	0,33 ± 0,03 a	0,28 ± 0,02 b
Myroxylon	0,30 ± 0,05 a	0,29 ± 0,04 a	0,33 ± 0,02 a	0,28 ± 0,06 a
Peltophorum	0,34 ± 0,09 a	0,34 ± 0,04 a	0,33 ± 0,02 a	0,24 ± 0,03 b
Piptadenia	0,22 ± 0,03 b	0,23 ± 0,04 ab	0,26 ± 0,04 a	0,24 ± 0,03 ab
Poecilanthé	0,31 ± 0,09 a	0,35 ± 0,04 a	0,33 ± 0,02 a	0,30 ± 0,03 a
Schizolobium	0,42 ± 0,06 a	0,39 ± 0,03 a	0,41 ± 0,03 a	0,30 ± 0,03 b
Senna	0,24 ± 0,04 a	0,18 ± 0,03 b	0,19 ± 0,02 b	0,18 ± 0,02 b

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey.

Tabela 16. Alocação de biomassa para as raízes (RMR) de plântulas mantidas, durante sessenta dias, sob diferentes irradiâncias.

Espécie	Irradiância (%)			
	100	50	18	4
Bauhinia	0,47 ± 0,05 a	0,44 ± 0,07 ab	0,39 ± 0,05 b	0,18 ± 0,02 c
Copaifera	0,48 ± 0,1 a	0,57 ± 0,2 a	0,46 ± 0,08 a	0,32 ± 0,03 b
Dalbergia	0,49 ± 0,04 a	0,49 ± 0,05 a	0,40 ± 0,04 b	0,25 ± 0,04 c
Enterolobium	0,47 ± 0,05 a	0,39 ± 0,04 b	0,38 ± 0,04 b	0,19 ± 0,03 c
Erythrina	0,52 ± 0,07 a	0,49 ± 0,04 a	0,40 ± 0,07 b	0,21 ± 0,03 c
Hymenaea	0,26 ± 0,02 a	0,24 ± 0,03 ab	0,23 ± 0,04 b	0,20 ± 0,02 c
Myroxylon	0,30 ± 0,06 a	0,31 ± 0,07 a	0,25 ± 0,03 ab	0,23 ± 0,07 b
Peltophorum	0,41 ± 0,1 a	0,41 ± 0,06 a	0,35 ± 0,04 b	0,17 ± 0,07 c
Piptadenia	0,50 ± 0,06 a	0,42 ± 0,08 b	0,33 ± 0,06 c	0,16 ± 0,04 d
Poecilanthe	0,34 ± 0,06 a	0,31 ± 0,03 a	0,29 ± 0,07 a	0,25 ± 0,1 a
Schizolobium	0,38 ± 0,05 a	0,37 ± 0,03 a	0,29 ± 0,03 b	0,13 ± 0,01 c
Senna	0,37 ± 0,05 a	0,42 ± 0,04 a	0,38 ± 0,04 a	0,17 ± 0,04 b

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey.

Tabela 17. Alocação de biomassa para as folhas (RMF) de plântulas mantidas, durante sessenta dias, sob diferentes irradiâncias.

Espécie	Irradiância (%)			
	100	50	18	4
Bauhinia	0,35 ± 0,02 b	0,37 ± 0,02 b	0,36 ± 0,05 b	0,54 ± 0,03 a
Copaifera	0,29 ± 0,04 bc	0,27 ± 0,03 c	0,34 ± 0,04 b	0,49 ± 0,05 a
Dalbergia	0,23 ± 0,05 c	0,25 ± 0,03 c	0,34 ± 0,03 b	0,52 ± 0,07 a
Enterolobium	0,31 ± 0,07 c	0,35 ± 0,04 b	0,36 ± 0,03 b	0,54 ± 0,06 a
Erythrina	0,19 ± 0,05 c	0,22 ± 0,03 bc	0,25 ± 0,03 b	0,48 ± 0,04 a
Hymenaea	0,40 ± 0,03 b	0,40 ± 0,04 b	0,44 ± 0,04 b	0,52 ± 0,08 a
Myroxylon	0,39 ± 0,06 b	0,39 ± 0,08 b	0,42 ± 0,05 b	0,49 ± 0,05 a
Peltophorum	0,29 ± 0,03 bc	0,25 ± 0,03 c	0,32 ± 0,03 b	0,59 ± 0,04 a
Piptadenia	0,28 ± 0,04 c	0,35 ± 0,06 b	0,41 ± 0,07 b	0,60 ± 0,07 a
Poecilanthe	0,35 ± 0,05 b	0,33 ± 0,07 b	0,38 ± 0,03 ab	0,45 ± 0,08 a
Schizolobium	0,20 ± 0,02 d	0,24 ± 0,03 c	0,30 ± 0,03 b	0,57 ± 0,02 a
Senna	0,39 ± 0,06 b	0,40 ± 0,05 b	0,43 ± 0,04 b	0,65 ± 0,06 a

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey.

Tabela 18. Razão raiz:parte aérea de plântulas submetidas, durante dois meses, a diferentes níveis de irradiância.

Espécie	Razão raiz:parte aérea			
	Irradiância (%)			
	100	50	18	4
Bauhinia	0,90 ± 0,1 a	0,81 ± 0,2 b	0,66 ± 0,1 b	0,21 ± 0,03 c
Copaifera	1,03 ± 0,4 ab	1,28 ± 0,3 a	0,90 ± 0,3 b	0,48 ± 0,08 c
Dalbergia	0,97 ± 0,1 a	0,93 ± 0,2 a	0,69 ± 0,1 b	0,34 ± 0,09 c
Enterolobium	1,20 ± 0,3 a	0,63 ± 0,1 b	0,61 ± 0,1 b	0,24 ± 0,06 c
Erythrina	1,15 ± 0,3 a	0,96 ± 0,2 a	0,69 ± 0,1 b	0,26 ± 0,05 c
Hymenaea	0,36 ± 0,04 a	0,32 ± 0,06 a	0,30 ± 0,07 ab	0,25 ± 0,03 b
Myroxylon	0,45 ± 0,1 a	0,47 ± 0,1 a	0,33 ± 0,06 a	0,31 ± 0,1 a
Peltophorum	0,79 ± 0,4 a	0,71 ± 0,1 a	0,54 ± 0,1 a	0,20 ± 0,05 b
Piptadenia	1,05 ± 0,3 a	0,76 ± 0,2 b	0,50 ± 0,1 b	0,19 ± 0,05 c
Poecilanthé	0,54 ± 0,1 a	0,46 ± 0,1 a	0,43 ± 0,1 a	0,37 ± 0,02 a
Schizolobium	0,55 ± 0,1 a	0,60 ± 0,09 a	0,42 ± 0,06 b	0,15 ± 0,02 c
Senna	0,73 ± 0,1 a	0,62 ± 0,1 a	0,61 ± 0,1 a	0,21 ± 0,07 b

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey.

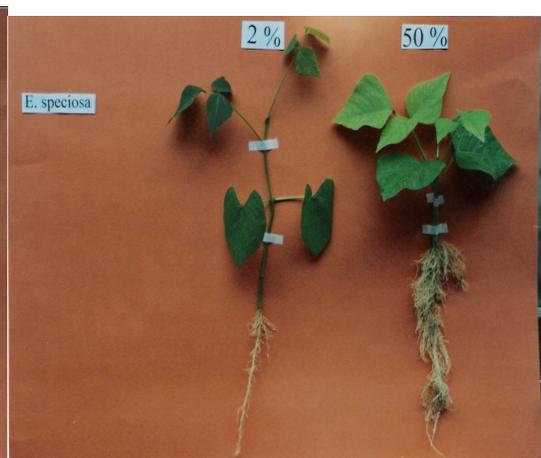
**A****B****C****D**

Figura 5. Alocação de biomassa entre raiz e parte aérea de plântulas mantidas durante sessenta dias sob 2% e 50% da irradiância total. (A) Poecilanthe, (B) Hymenaea, (C) Enterolobium e (D) Erythrina.

#### 4.2. Importância dos cotilédones na alocação de biomassa e crescimento inicial das plântulas

##### **Aquisição de biomassa e morfologia**

Ambos, irradiância e remoção dos cotilédones afetaram a aquisição de biomassa total das plântulas (figura 6). A maior aquisição de biomassa total ocorreu sob as maiores irradiâncias tanto em plântulas intactas, quanto naquelas cujos cotilédones foram removidos. Dentre as espécies avaliadas, apenas *Bauhinia* e *Poecilanthe* apresentaram diferença significativa no acúmulo de biomassa total, com a remoção dos cotilédones, nos três níveis de irradiância testados. Plântulas de *Senna* não diferiram significativamente na aquisição de biomassa total, com a remoção dos cotilédones. Nas demais espécies, em apenas um ou no máximo dois níveis de sombreamento foi verificada diferença significativa. Excetuando-se *Erythrina*, plântulas das demais espécies apresentaram significativa redução da área foliar total quando submetidas à remoção dos cotilédones (figura 7). Tal redução foi mais acentuada em 4 % da irradiância total. No geral, nas espécies avaliadas, a área foliar específica (AFE) e a razão de área foliar (RAF) não se alteraram com a remoção dos cotilédones (figuras 8 e 9, respectivamente).

Diversos estudos têm demonstrado que a remoção parcial ou total dos cotilédones pode reduzir o acúmulo de biomassa total ou mesmo causar a morte de plântulas (Muligan & Patrick, 1985; Armstrong & Westoby, 1993; Bonfil, 1998). A disponibilidade de uma quantidade extra de recursos estocados nos cotilédones é considerada um fator que contribui para o aumento das chances das jovens plântulas se estabelecerem com sucesso em ambientes como o interior da floresta (Garcia - Cebrián *et al.*, 2003). Parece amplamente aceito que espécies com maiores reservas podem oferecer ampla quantidade de metabólitos para o crescimento inicial, aumentando assim as chances de sobrevivência, além de permitir que as

plântulas suportem os déficits na síntese de carboidratos sob baixas irradiâncias (Armstrong & Westoby, 1993; Santos & Buckeridge, 2004).

A remoção dos cotilédones das plântulas na maioria das espécies estudadas resultou em redução da biomassa total. Esta redução era, de certa forma, esperada, uma vez que a maior parte dos carboidratos usados no crescimento inicial das plântulas, são fornecidos pelas reservas existentes nas sementes e pelos cotilédones, até que as folhas estejam suficientemente expandidas para sintetizar e exportar carboidratos (Kozlowski, 1992). Segundo Howe & Richer (1982), Kitajima (1992) e Cornelissen *et al.*, (1996), uma significativa proporção da biomassa inicial das plântulas pode ser atribuída mais às suas reservas, do que aos recursos adquiridos autotroficamente.

Plântulas de *Erythrina* e *Senna* mostraram certa independência dos mesmos para se estabelecerem. A aparente independência dos cotilédones, em plântulas de *Erythrina* e *Senna* sugere que a transferência das reservas para as plântulas de tais espécies ocorra de maneira muito rápida. Alguns cotilédones podem não ser usados continuamente para o crescimento até a expansão das primeiras folhas, após o que, a remoção dos mesmos não tem efeito sobre o crescimento das plântulas (Sonesson, 1994). A retirada dos cotilédones de plântulas de *Qualea cordata* dez dias após a embebição, resultou em morte das plântulas. Entretanto, a remoção aos vinte e aos trinta dias após embebição teve pouco efeito (Aveiro & Felipe, 1992). Garcia-Cebrián *et al.* (2003) observaram declínio da influência dos cotilédones na massa seca total de plântulas de *Quercus robur* sete dias após a emergência do caule. Sonesson (1994) e Anderson & Frost (1996) não observaram efeito negativo sobre o crescimento de plântulas de *Q. robur* com a remoção dos cotilédones.

Em geral, a área foliar total das plântulas das espécies estudadas foi afetada pela remoção dos cotilédones. Isto sugere que as reservas nos cotilédones foram necessárias para formar certo tamanho e número mínimo de folhas. Durante os períodos em que a plântula está desenvolvendo órgãos tais como folhas e raízes, para a aquisição dos recursos de modo autotrófico, ela depende largamente das reservas da semente (Kitajima, 1992; Cornelissen *et al.*, 1996). Embora a biomassa das plântulas tenha sido reduzida com a remoção dos cotilédones, os parâmetros AFE e RAF não se alteraram significativamente.

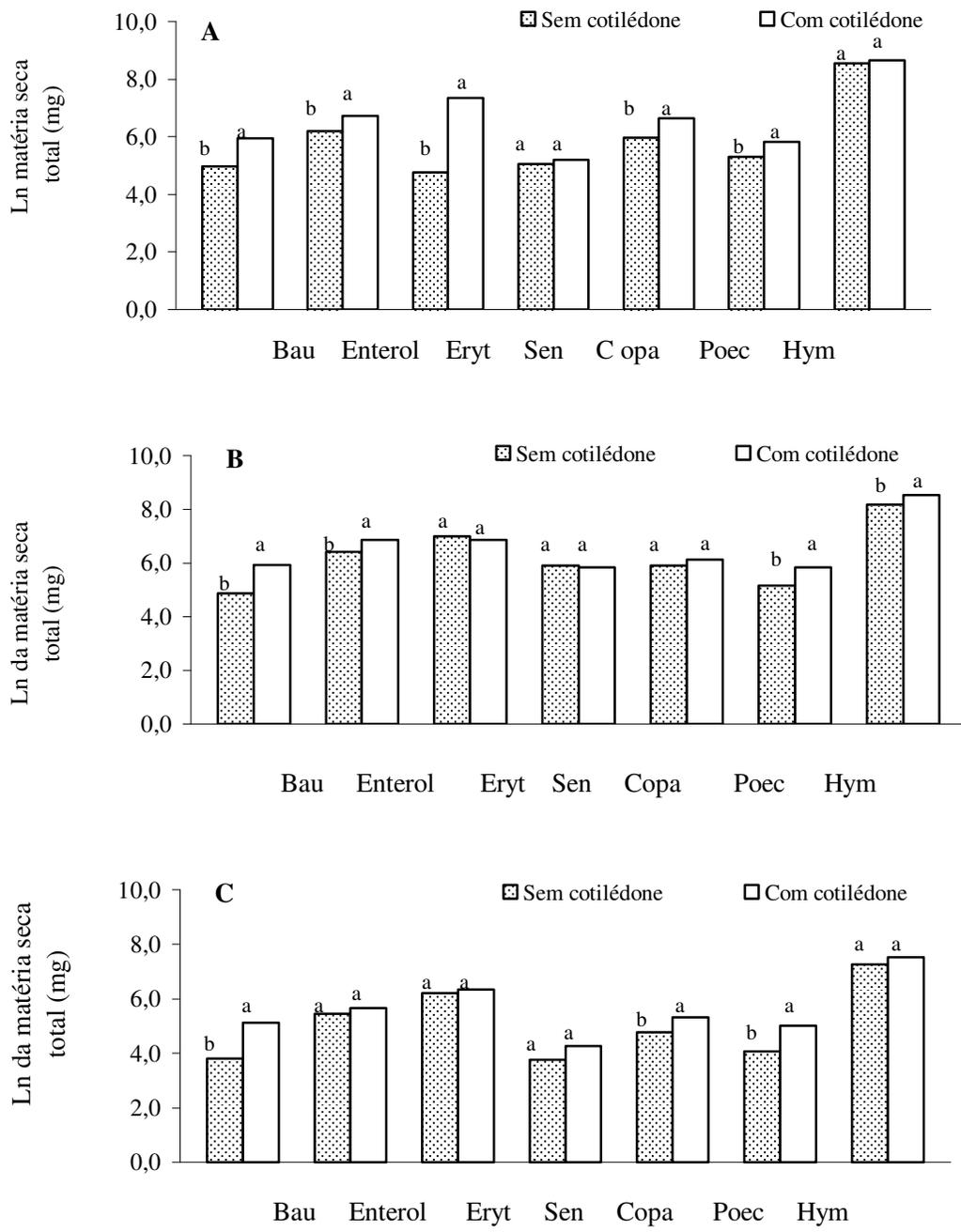


Figura 6. Matéria seca total de plântulas de espécies arbóreas, mantidas durante 60 dias sob 100% (A), 18% (B) e 4% (C) de irradiância, com e sem a remoção total dos cotilédones. Bau = Bauhinia, Enterol= Enterolobium, Eryt = Erythrina, Sen = Senna, Copa = Copaifera, Poec = Poecilanthe, Hym = Hymenaea.

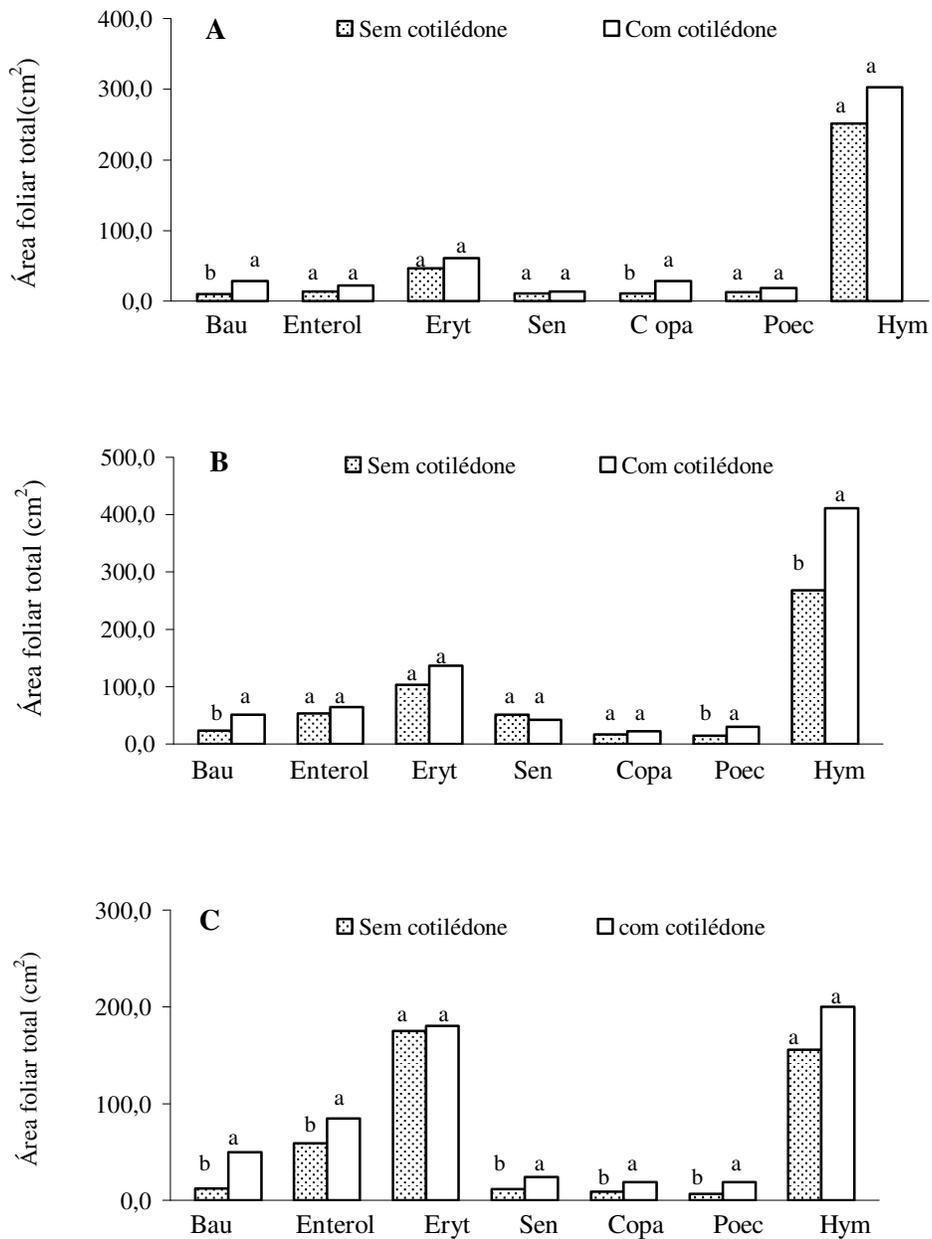


Figura 7. Área foliar total de plântulas de espécies arbóreas, mantidas durante 60 dias sob 100% (A), 18% (B) e 4% (C) de irradiância, com e sem a remoção total dos cotilédones. Bau = Bauhinia, Enterol= Enterolobium, Eryt = Erythrina, Sen = Senna, Copa = Copaifera, Poec = Poecilanthe, Hym = Hymenaea.

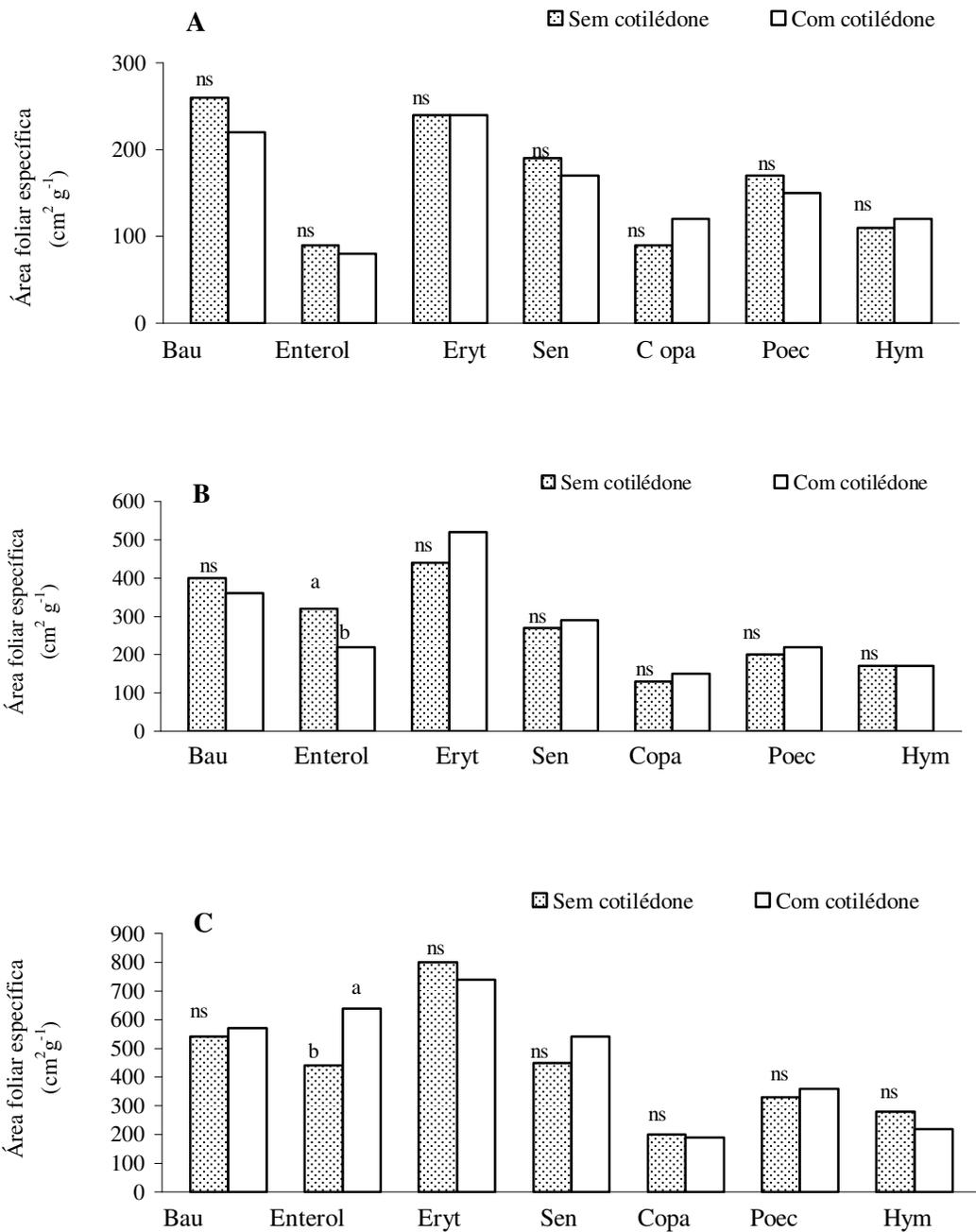


Figura 8. Área foliar específica de plântulas de espécies arbóreas, mantidas durante 60 dias sob 100% (A), 18% (B) e 4% (C) de irradiância, com e sem a remoção total dos cotilédones. Bau = Bauhinia, Enterol= Enterolobium, Eryt = Erythrina, Sen = Senna, Copa = Copaifera, Poec = Poecilanthe, Hym = Hymenaea.

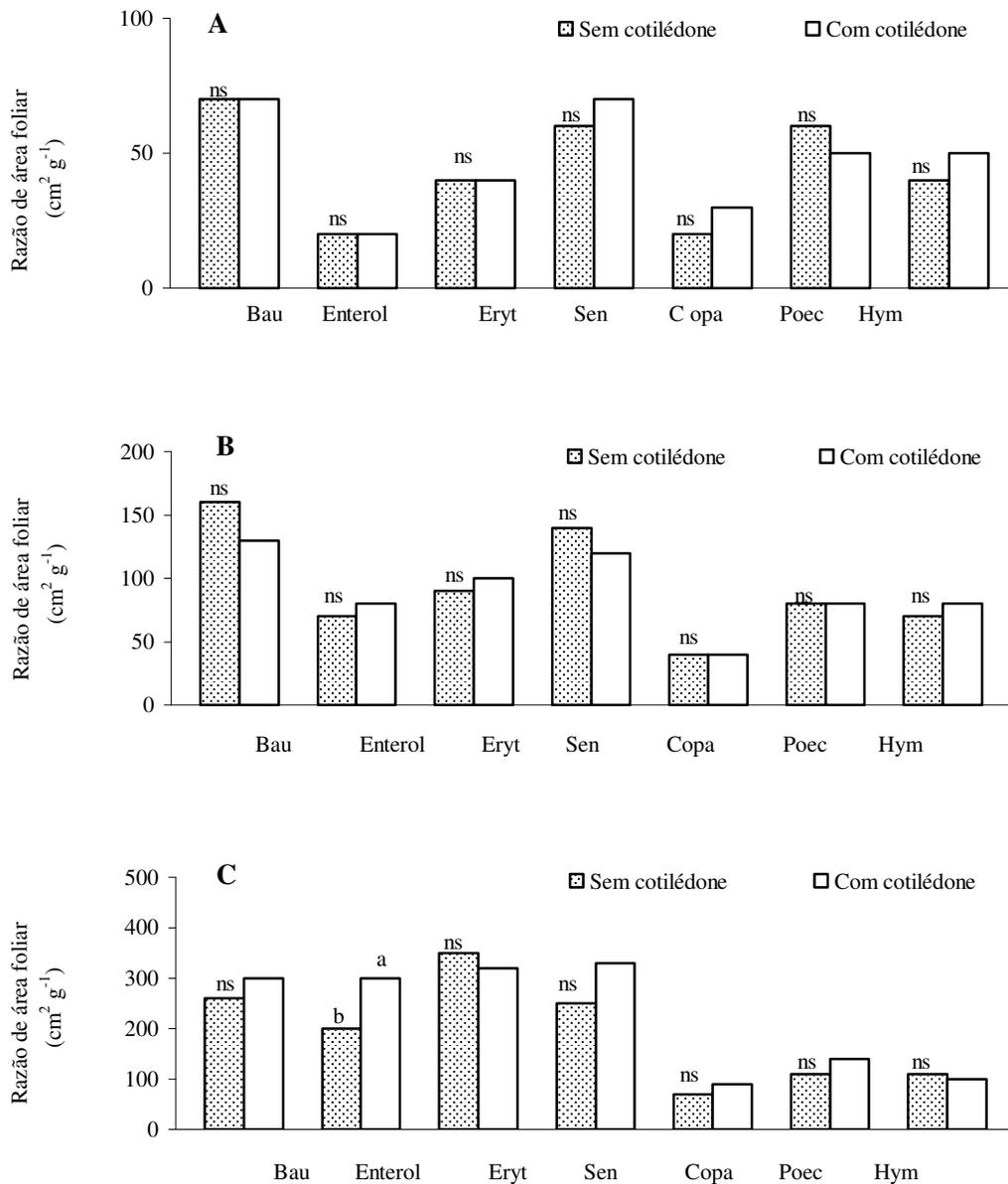


Figura 9. Razão de área foliar de plântulas de espécies arbóreas, mantidas durante 60 dias sob 100% (A), 18% (B) e 4% (C) de irradiância, com e sem a remoção total dos cotilédones. Bau = Bauhinia, Enterol= Enterolobium, Eryt = Erythrina, Sen = Senna, Copa = Copaifera, Poec = Poecilanthe, Hym = Hymenaea.

## **Alocação de biomassa, razão raiz:parte aérea e parâmetros de crescimento**

Com a remoção dos cotilédones em geral, não houve diferença significativa na fração de biomassa alocada ao caule (RMC), às raízes (RMR) e às folhas (RMF) (tabelas 19 a 25) e na razão raiz:parte aérea (figura 10) das plântulas. Com exceção de plântulas de *Erythrina* e de *Senna* e *Hymenaea* a 100 % da irradiância, a taxa de crescimento relativo (TCR) das demais plântulas submetidas à remoção dos cotilédones foi significativamente menor do que das intactas (figuras 11 A a 17 A). A taxa de assimilação líquida (11 B a 17 B) foi afetada significativamente na maioria das espécies sob um ou no máximo dois níveis de sombreamento. Apenas entre as plântulas de *Bauhinia* e *Poecilanthe* houve redução significativa nos três níveis de irradiância.

O crescimento inicial das plântulas pode ser diretamente dependente da quantidade e da utilização das reservas (Foster, 1986; Westoby *et al.*, 1992). Investigações a respeito da alocação das reservas têm buscado entender as estratégias de sobrevivência durante o estabelecimento inicial das plântulas (Osunkoya *et al.*, 1994). A quantidade total de reservas e o modo como são utilizadas influencia o tamanho inicial das plântulas e pode estar relacionada à maior sobrevivência em condições de sombreamento. Embora alterações nos padrões de alocação possam ser importantes em determinar a habilidade de sobrevivência no interior da floresta (Kitajima, 1996), algumas espécies arbóreas tropicais perdem seus cotilédones sem aparentemente ter feito uso deles (Kitajima & Ferner, 2000).

A remoção dos cotilédones, embora tenha influenciado o acúmulo de biomassa total das plântulas, não alterou sua distribuição. Com a presença ou não dos cotilédones, as plântulas alocaram mais biomassa para as raízes nos maiores níveis de irradiância. Com a redução da irradiância para 4%, esta relação se inverteu na maioria das espécies. De acordo

com Givinish (1998), plantas em ambientes sombreados alocariam relativamente mais biomassa para a parte aérea (caules e folhas) do que para raízes. Maior investimento na parte aérea poderia aumentar a proporção fotossíntese/respiração, contribuindo para a manutenção de um balanço positivo de carbono e otimização do crescimento sob menor irradiância (Silvestrine, 2000).

Harmer (1990) sugeriu que a presença dos cotilédones em plântulas de *Quercus robur* poderia influenciar a relação entre a raiz e a parte aérea. Entretanto, tal influência não foi observada por Sonesson (1994) em plântulas dessa espécie. Anderson & Frost (1996) verificaram em plântulas de *Q. robur* que a biomassa alocada ao caule, folhas e raízes não se alterou com a remoção dos cotilédones.

Variações de crescimento entre raiz e parte aérea refletem diferenças nas relações de alocação. As biomassas aérea e radicular são variáveis importantes na avaliação da capacidade das plantas se aclimatarem a ambientes extremos. Mesmo com a retirada dos cotilédones, o padrão de alocação observado foi semelhante ao dos experimentos realizados com plântulas intactas, que direcionaram maior investimento para as folhas, órgão que causaria maior limitação ao crescimento sob baixa irradiância. Embora a remoção dos cotilédones não tenha contribuído para alterações na razão raiz:parte aérea, as reservas existentes nos mesmos foram fundamentais para sustentar o crescimento sob baixa irradiância e para o ganho de carbono em geral, pois a remoção dos mesmos causou significativa redução da área foliar total nesta condição limitante.

A redução na taxa de crescimento relativo (TCR) das plântulas, com a remoção dos cotilédones, poderia ser atribuída à redução na área foliar total. Plântulas de *Erythrina* e de *Senna* (apenas nos maiores níveis de irradiância), nas quais não houve redução da área foliar total, com a retirada dos cotilédones, também não se observou redução na TCR com a

remoção dos mesmos. Isto sugere que as reservas contidas nos cotilédones foram limitantes para o crescimento absoluto mas, não necessariamente para sua dimensão relativa, uma vez que a taxa de assimilação líquida (TAL) não foi afetada significativamente na maioria das espécies. Plântulas de Bauhinia, entretanto, revelaram maior dependência dos cotilédones, pois reduziram grandemente tanto a TCR, quanto a área foliar total e a TAL, nos três níveis de irradiância aos quais foram submetidas.

Considerando as respostas das plântulas durante o experimento, a luz foi o fator decisivo para que a razão raiz:parte aérea se alterasse. À medida que as plântulas mantidas sob baixa irradiância foram crescendo, as reservas existentes foram sendo direcionadas para as folhas em detrimento das raízes. Espécies com grande quantidade de reserva tendem a se estabelecer em amplas condições ambientais, enquanto que as espécies com poucas reservas são mais dependentes das alterações ambientais (Burke & Grime, 1996). No entanto, o modo como tais reservas são utilizadas, ainda não está completamente estabelecido.

A contribuição direta dos cotilédones, para o acúmulo de biomassa observado, pode permitir maior chance de sobrevivência, mesmo que não se tenha estabelecido com o experimento realizado uma influência direta dos mesmos nos padrões de alocação das plântulas.

Tabela 19. Alocação de biomassa de plântulas de Bauhinia submetidas durante sessenta dias a diferentes irradiâncias, com (-) e sem (+) a remoção dos cotilédones.

Irradiância (%)	100		18		4	
	-	+	-	+	-	+
Cotilédones						
alocação folha (%)	27,9 b	34,5 a	42,1 ns	38,3	48,8 ns	52,7
alocação caule (%)	15,7 ns	16,8	20,7 ns	15,9	25,4 ns	19,5
alocação raiz (%)	56,4 ns	48,7	37,2 b	45,8 a	25,8 ns	27,9

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey. ns= não significativo

Tabela 20. Alocação de biomassa de plântulas de Enterolobium submetidas durante sessenta dias a diferentes irradiâncias, com (-) e sem (+) a remoção dos cotilédones.

Irradiância (%)	100		18		4	
	-	+	-	+	-	+
Cotilédones						
alocação folha (%)	31,7 ns	33,9	29,1 ns	34,7	58,7 a	47,8 b
alocação caule (%)	23,5 ns	21,1	28,0 ns	27,5	23,9 b	30,6 a
alocação raiz (%)	44,8 ns	45,0	42,9 a	37,8 b	17,4 ns	21,6

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey. ns= não significativo

Tabela 21. Alocação de biomassa de plântulas de Erythrina submetidas durante sessenta dias a diferentes irradiâncias, com (-) e sem (+) a remoção dos cotilédones.

Irradiância (%)	100		18		4	
	-	+	-	+	-	+
Cotilédones						
alocação folha (%)	17,2 ns	15,9	21,7 ns	34,5	44,3 ns	43,2
alocação caule (%)	29,9 ns	28,2	27,1 ns	27,7	25,2 ns	26,4
alocação raiz (%)	52,9 ns	55,9	51,2 a	37,8 b	30,5 ns	30,4

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey. ns= não significativo

Tabela 22. Alocação de biomassa de plântulas de Senna submetidas durante sessenta dias a diferentes irradiâncias, com (-) e sem (+) a remoção dos cotilédones.

Irradiância (%)	100		18		4	
Cotilédones	-	+	-	+	-	+
alocação folha (%)	35,6 ns	41,9	52,0 ns	45,1	56,8 ns	62,4
alocação caule (%)	26,9 ns	24,1	17,4 ns	18,2	24,4 ns	20,5
alocação raiz (%)	37,5 ns	34,0	30,6 b	36,8 a	18,8 ns	17,1

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey. ns= não significativo

Tabela 23. Alocação de biomassa de plântulas de Copaifera submetidas durante sessenta dias a diferentes irradiâncias, com (-) e sem (+) a remoção dos cotilédones.

Irradiância (%)	100		18		4	
Cotilédones	-	+	-	+	-	+
Alocação folha (%)	29,1 ns	31,6	33,6 ns	32,5	39,4 b	49,6 a
Alocação caule (%)	22,5 ns	19,6	24,8 ns	23,5	29,2 ns	25,0
Alocação raiz (%)	48,4 ns	48,8	41,6 ns	44,0	30,4 ns	25,4

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey. ns= não significativo

Tabela 24. Alocação de biomassa de plântulas de Poecilanthe submetidas durante sessenta dias a diferentes irradiâncias, com (-) e sem (+) a remoção dos cotilédones.

Irradiância (%)	100		18		4	
Cotilédones	-	+	-	+	-	+
Alocação folha (%)	36,5 ns	37,8	39,7 ns	38,4	34,7 ns	41,2
Alocação caule (%)	36,6 ns	35,6	36,7 ns	36,7	37,3 ns	33,0
Alocação raiz (%)	26,9 ns	26,6	23,6 ns	24,9	28,0 ns	25,8

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey. ns= não significativo

Tabela 25. Alocação de biomassa de plântulas de *Hymenaea* submetidas durante sessenta dias sob diferentes irradiâncias, com (-) e sem (+) a remoção dos cotilédones.

Irradiância (%)	100		18		4	
Cotilédones	-	+	-	+	-	+
% alocação folha	41,6 ns	43,0	45,6 ns	45,7	43,2 b	48,2 a
% alocação caule	29,6 ns	31,2	30,2 ns	31,2	34,2 a	28,1 b
% alocação raiz	28,8 ns	25,8	24,2 ns	23,1	22,6 ns	23,7

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% pelo teste Tukey. ns= não significativo

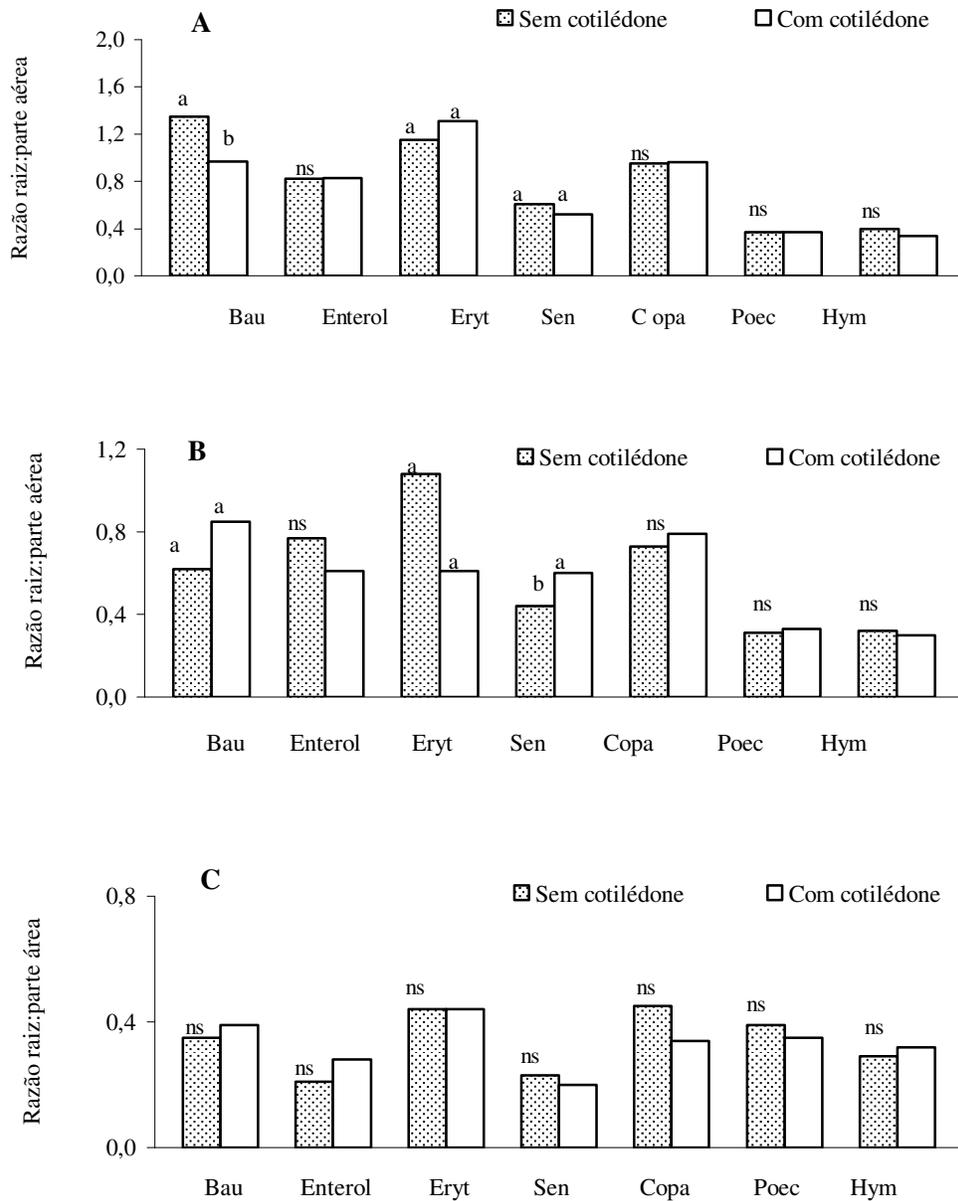


Figura 10. Razão raiz:parte aérea de plântulas de espécies arbóreas, mantidas durante 60 dias sob 100% (A), 18% (B) e 4% (C) de irradiância, com e sem a remoção total dos cotilédones. Bau = Bauhinia, Enterol= Enterolobium, Eryt = Erythrina, Sen = Senna, Copa = Copaifera, Poec = Poecilanthe, Hym = Hymenaea.

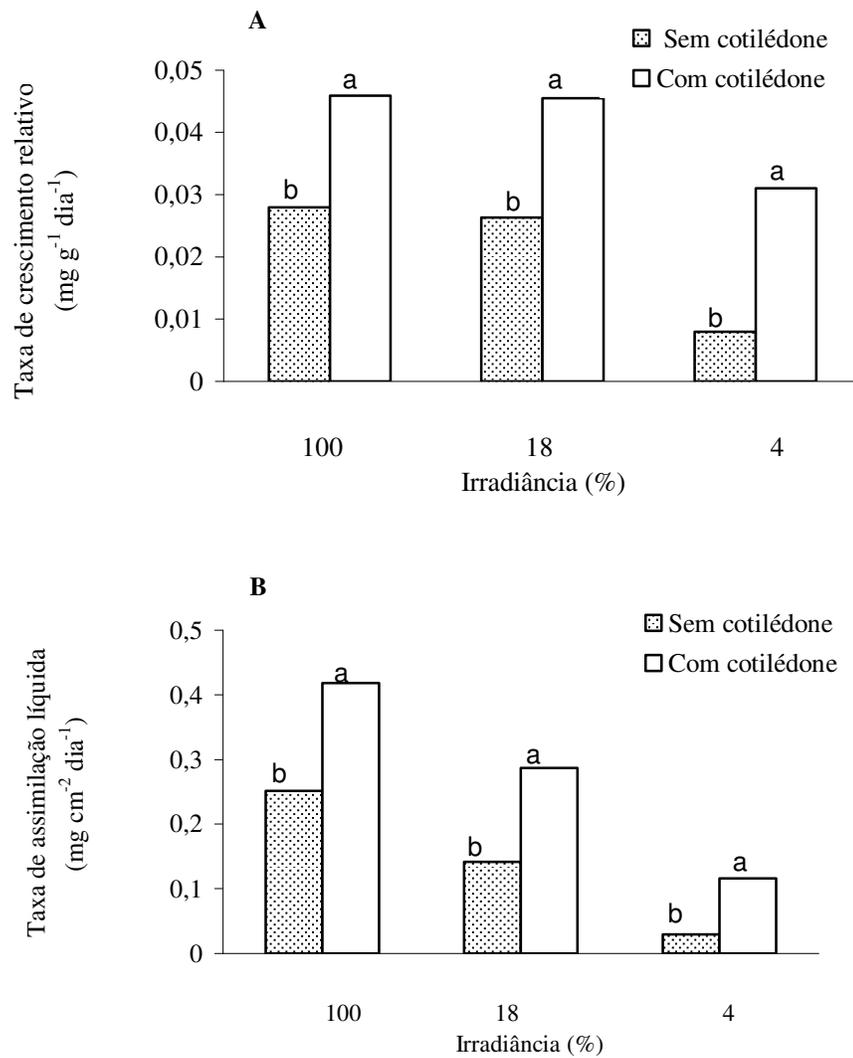


Figura 11. Taxa de crescimento relativo (A) e taxa de assimilação líquida (B) de plântulas de Bauhinia, mantidas durante 60 dias sob diferentes irradiâncias, com e sem a remoção total dos cotilédones.

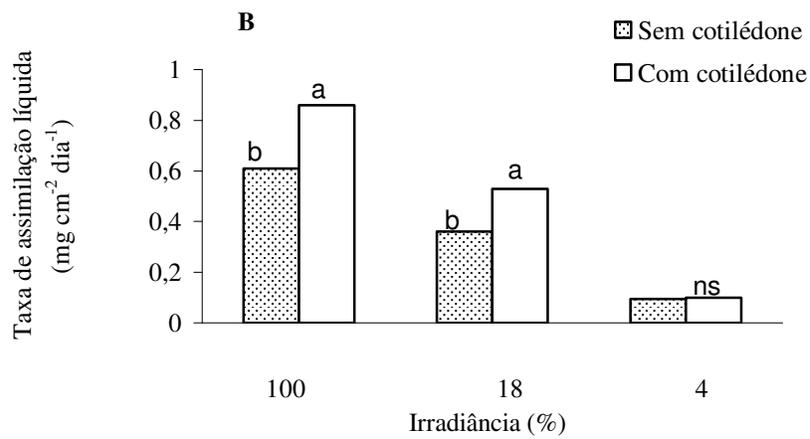
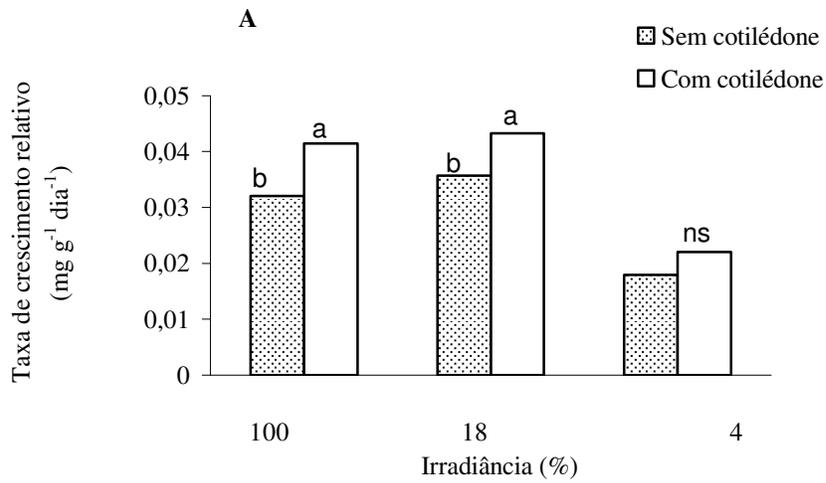


Figura 12. Taxa de crescimento relativo (A) e taxa de assimilação líquida (B) de plântulas de *Enterolobium* mantidas durante sessenta dias sob diferentes irradiâncias, com e sem a remoção dos cotilédones.

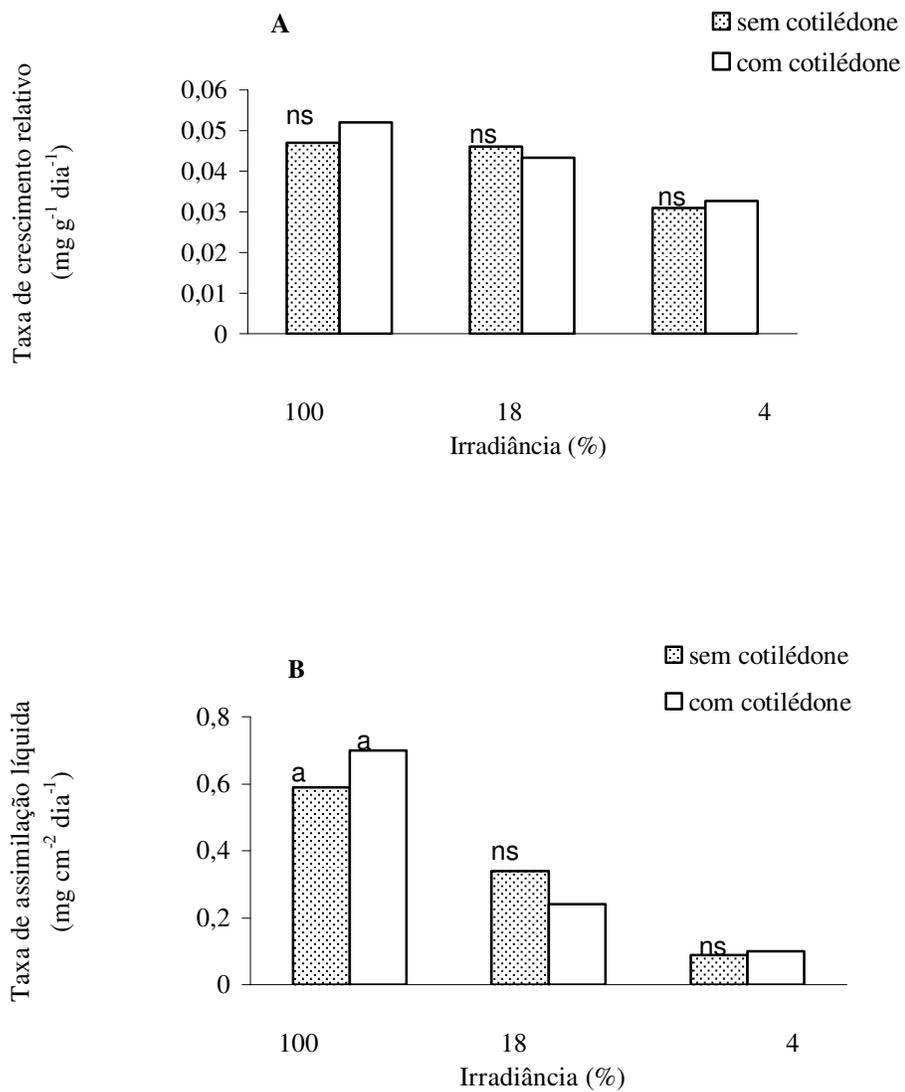


Figura 13. Taxa de crescimento relativo (A) e taxa de assimilação líquida (B) de plântulas de *Erythrina* mantidas durante sessenta dias sob diferentes irradiâncias, com e sem a remoção dos cotilédones.

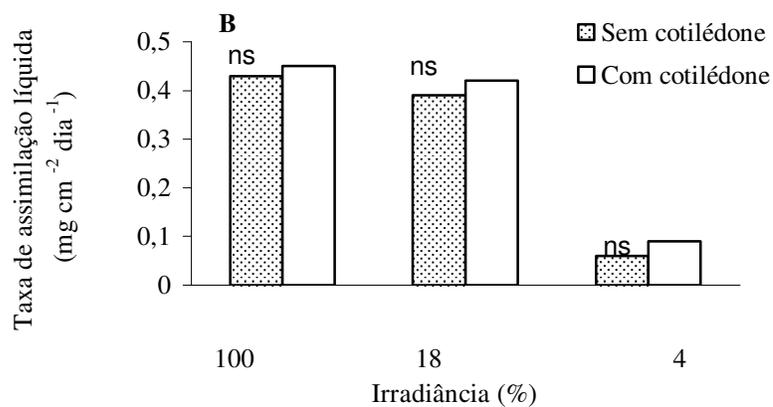
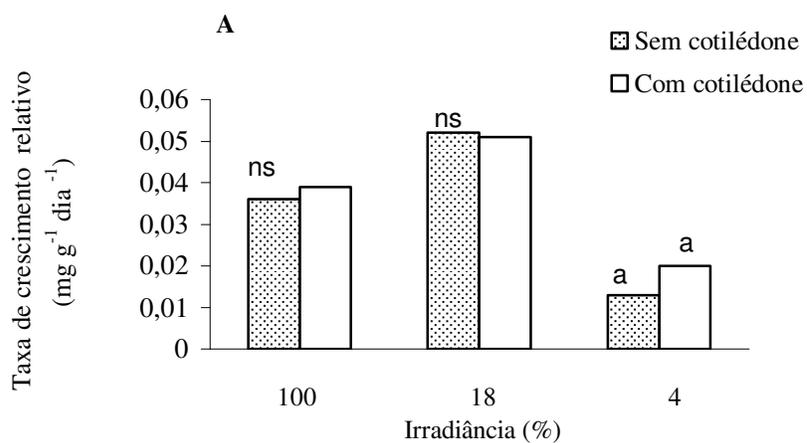


Figura 14. Taxa de crescimento relativo (A) e taxa de assimilação líquida (B) de plântulas de Senna mantidas durante sessenta dias sob diferentes irradiâncias, com e sem a remoção dos cotilédones.

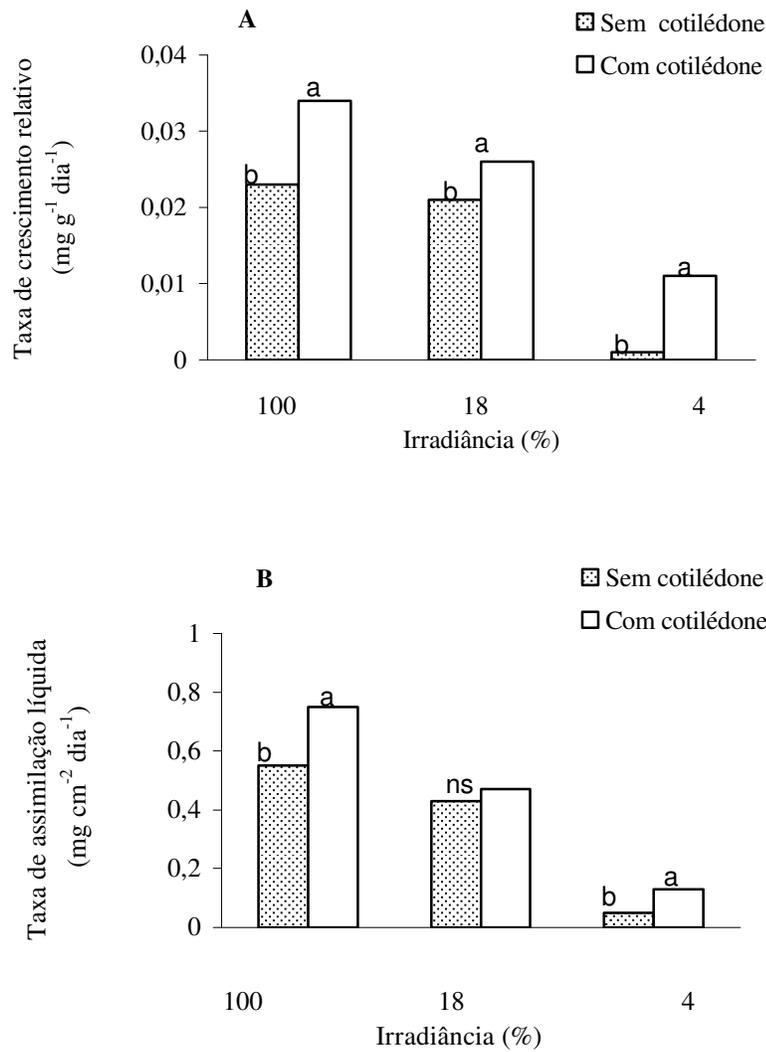


Figura 15. Taxa de crescimento relativo (A) e taxa de assimilação líquida (B) de plântulas de *Copaifera* mantidas durante sessenta dias sob diferentes irradiâncias, com e sem a remoção dos cotilédones.

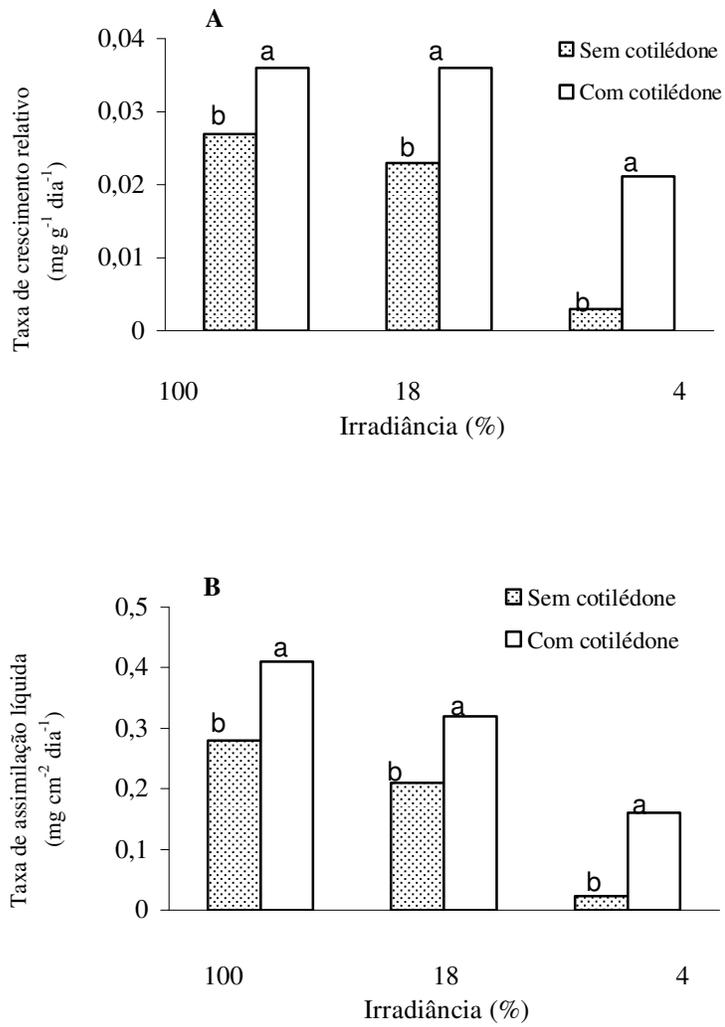


Figura 16. Taxa de crescimento relativo (A) e taxa de assimilação líquida (B) de plântulas de *Poecilanthe* mantidas durante sessenta dias sob diferentes irradiâncias, com e sem a remoção dos cotilédones.

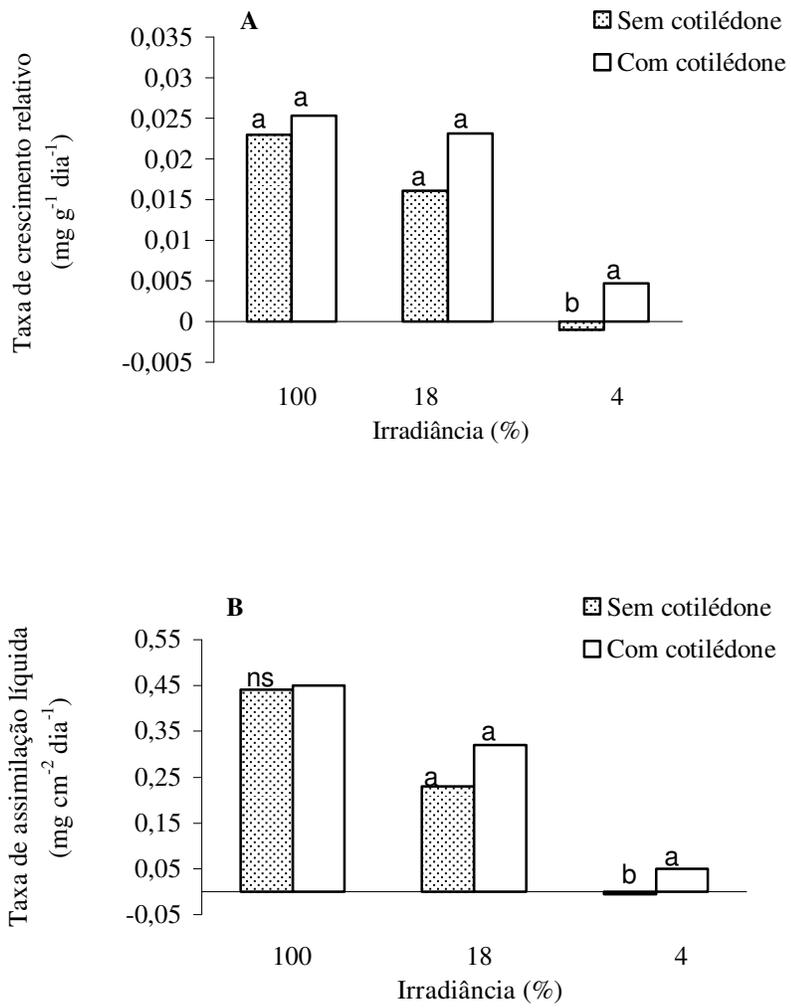


Figura 17. Taxa de crescimento relativo (A) e taxa de assimilação líquida (B) de plântulas de *Hymenaea* mantidas durante sessenta dias sob diferentes irradiâncias, com e sem a remoção dos cotilédones.

#### *4.3. Relação teor de amido, razão raiz: parte aérea e crescimento inicial das plântulas*

##### **Teor de amido sob diferentes irradiâncias**

Nas figuras 18 a 22 podem ser observadas as variações no teor de amido das plântulas mantidas sob diferentes níveis de irradiância. Os dados revelaram um apreciável teor de amido nas folhas das plântulas mantidas sob 50% da irradiância em contraste com aquelas mantidas sob 2% da irradiância, exceto nas de *Erythrina*. Nas raízes, em geral, a variação no teor de amido, nas duas irradiâncias, foi menos marcante do que nas folhas. De acordo com os dados obtidos, as raízes não parecem ser órgãos de estocagem nessas plântulas. Pelo presente estudo elas parecem funcionar como drenos com relação à alocação de carbono. Em todas as espécies avaliadas, o acúmulo relativo de amido nas folhas foi menor nas plântulas mantidas sob a menor irradiância e a assimilação líquida de carbono entre as espécies foi semelhante nos dois níveis de irradiância (tabelas 26 e 27). As plântulas das espécies avaliadas diferiram entre si na partição de matéria seca entre raiz e parte aérea, nas duas irradiâncias (tabelas 28 a 32). Verificou-se que plântulas de *Hymenaea* e *Poecilanthe* apresentaram a menor variação na distribuição de biomassa entre raiz e parte aérea, quando mantidas nas diferentes irradiâncias.

De acordo com os resultados, o acúmulo relativo de amido nas folhas não parece associado ao decréscimo na partição de biomassa para as raízes, uma vez que plântulas de *Erythrina*, que pouco diferiram neste aspecto quando mantidas a 2 e 50 % da irradiância plena, apresentaram a maior alteração na razão raiz:parte aérea dentre as cinco espécies avaliadas. No entanto, plântulas de *Poecilanthe*, que não alteraram significativamente a distribuição de massa seca entre raiz e parte aérea quando submetidas às diferentes irradiâncias, diferiram significativamente quanto ao acúmulo relativo de amido nas folhas, nas duas irradiâncias.

De acordo com Thornley (1972), o efeito de altas irradiâncias na razão raiz:parte aérea poderia ser acompanhado por um aumento no “pool” de carboidratos especialmente na raiz. Contudo, nas espécies avaliadas neste estudo, não se registrou alteração significativa no teor de amido na raiz. Nas folhas houve diferença na maioria das espécies. Atkinson (1984) verificou aumento no “pool” de carboidratos nas folhas, mas não em raízes de plântulas de *Betula pubescens*. Lambers & Posthumus (1980) observaram redução na razão raiz:parte aérea em plântulas de *Plantago lanceolata* mantidas sob sombreamento, mas nenhuma diferença no teor de carboidratos. Para Canhan *et al.* (1999), a alocação diferencial de biomassa para as raízes poderia representar um mecanismo alternativo para sobrevivência das plântulas de espécies arbóreas. Kobe (1997) propôs que a variação na alocação dos carboidratos de reserva aumentaria as chances de sobrevivência de plântulas de Pinus, bétula e carvalho sob baixas condições luminosas. Valladares *et al.* (2000) sugerem que uma maior resposta plástica possa ser parte de um complexo de respostas adaptativas em ambientes favoráveis, mas não em desfavoráveis. Em ambientes desfavoráveis, como o interior sombreado de uma floresta tropical úmida, uma resposta plástica mais ampla poderia aumentar o risco de um balanço negativo de carbono devido ao aumento nos custos para manutenção de novos tecidos, o que talvez possa explicar a estratégia mais conservadora, adotada pelas plântulas de *Poecilanthe* e *Hymenaea*.

Trabalhos nos quais as plântulas de espécies arbóreas tropicais foram mantidas crescendo sob condições contrastantes de luminosidade como os de Kitajima (1994) e Huante & Rincón, (1998) também registraram grande plasticidade na alocação para as raízes em espécies não tolerantes ao sombreamento, como se registrou neste estudo em plântulas de *Erythrina*. Huber (1983) sugeriu uma possível relação entre a maior formação de amido e a distribuição de massa seca entre raiz:parte aérea, ao verificar que, em geral, o aumento na

partição de fotossintatos a amido foi inversamente relacionado à massa seca da raiz e, assim, à alocação total de carbono para as raízes de plantas de soja, amendoim e tabaco. De acordo com o mesmo, uma explicação plausível para esta relação seria a de que os carboidratos de reserva das folhas fonte seriam utilizados primariamente para o crescimento da parte aérea no escuro, contribuindo para uma redução na razão raiz:parte aérea.

Em geral, estudos sobre a estratégia adaptativa para recrutamento, sob diferentes ambientes luminosos, se detêm nas respostas da parte aérea. Este trabalho demonstra que a alocação de biomassa para as raízes pode também ser um componente importante dentro das estratégias adaptativas para o estabelecimento inicial em ambientes abertos e sombreados, entretanto, não se verificou uma relação direta entre o teor de amido e a alteração na razão raiz:parte área durante esta análise.

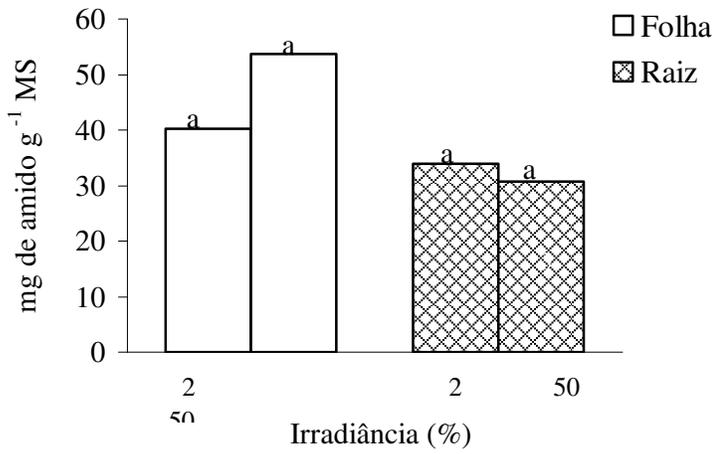


Figura 18. Teor de amido em folhas e raízes de plântulas de Erythrina, mantidas durante um mês, a 2 e 50 % da irradiância total.

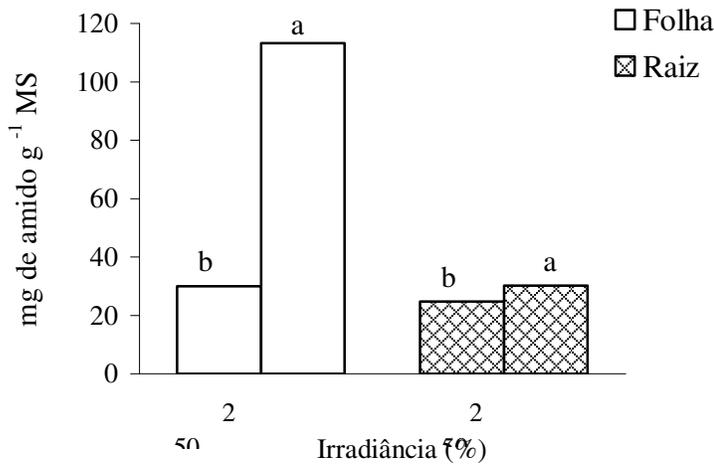


Figura 19. Teor de amido em folhas e raízes de plântulas de Enterolobium, mantidas durante um mês, a 2 e 50 % da irradiância total.

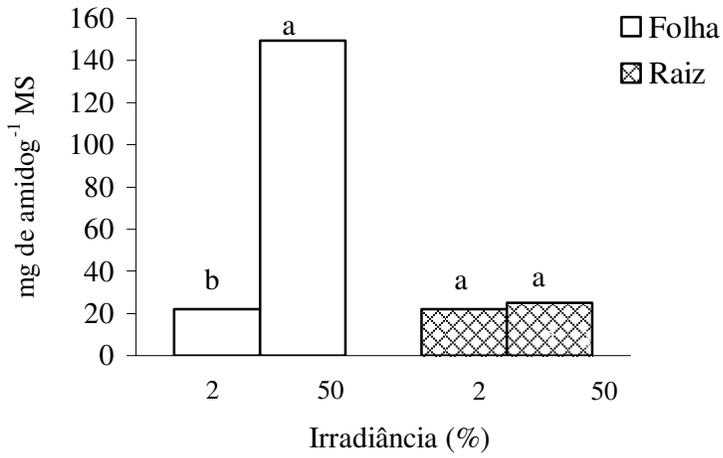


Figura 20. Teor de amido em folhas e raízes de plântulas de *Peltophorum* mantidas durante um mês, a 2 e 50 % da irradiância total.

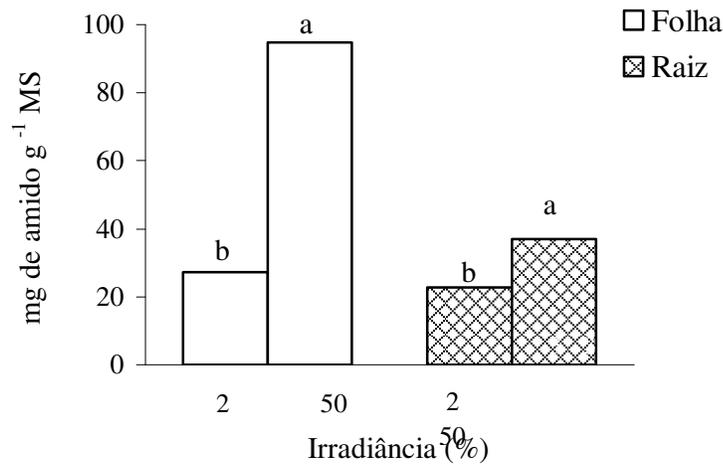


Figura 21. Teor de amido em folhas e raízes de plântulas de *Hymenaea*, mantidas durante um mês, a 2 e 50 % da irradiância total.

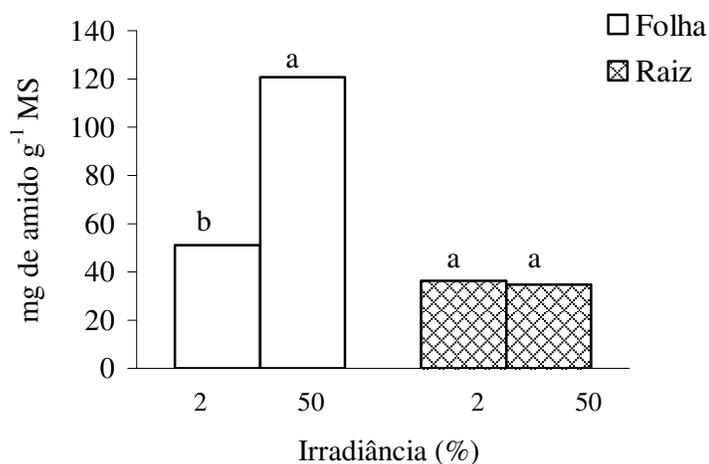


Figura 22. Teor de amido em folhas e raízes de plântulas de Poecilanthe, mantidas durante um mês, a 2 e 50 % da irradiância total.

Tabela 26. Acúmulo relativo de amido (ARA) e assimilação líquida de carbono (ALC) de plântulas submetidas durante um mês a 2% da irradiância total.

Irradiância	2%	
	ARA	ALC
Erythrina	19,1	2,09
Enterolobium	13,6	2,20
Peltophorum	9,1	2,06
Hymenaea	14,2	2,47
Poecilanthe	18,2	2,74

Tabela 27. Acúmulo relativo de amido (ARA) e assimilação líquida de carbono (ALC) de plântulas submetidas durante um mês a 50% da irradiância total.

Irradiância	50%	
	ARA	ALC
Erythrina	21,8	2,52
Enterolobium	49,8	2,21
Peltophorum	55,4	2,71
Hymenaea	47,5	2,02
Poecilanthé	55,6	2,16

Tabela 28. Análise de crescimento de plântulas de Erythrina submetidas a diferentes irradiâncias durante um mês.

Irradiância (%)	2	50
Massa seca raiz (mg)	54,25 b	598,50 a
Matéria seca aérea (mg)	331,33 b	976,92 a
Matéria seca total (mg)	385,58 b	1575,42 a
Razão raiz:parte aérea	0,16 b	0,62 a
% alocação parte aérea	86 a	62 b
% alocação raiz	14 b	38 a

Médias seguidas de mesma letra, na mesma linha, não diferem entre si ao nível de significância de 5% pelo teste Tukey.

Tabela 29. Análise de crescimento de plântulas de *Enterolobium* submetidas a diferentes irradiâncias, durante um mês.

Irradiância (%)	2	50
Matéria seca raiz (mg)	16,42 b	166,08 a
Matéria seca aérea (mg)	92,50 b	348,50 a
Matéria seca total (mg)	108,92 b	514,58 a
Razão raiz:parte aérea	0,18 b	0,47 a
% alocação parte aérea	85 a	68 b
% alocação raiz	15 b	32 a

Médias seguidas de mesma letra, na mesma linha, não diferem entre si ao nível de significância de 5% pelo teste Tukey.

Tabela 30. Análise de crescimento de plântulas de *Peltophorum* submetidas a diferentes irradiâncias, durante um mês.

Irradiância (%)	2	50
Matéria seca raiz (mg)	10 b	33 a
Matéria seca aérea (mg)	38,75 b	110,50 a
Matéria seca total (mg)	48,75 b	143,50 a
Razão raiz:parte aérea	0,27 ns	0,30
% alocação parte aérea	79 ns	77
% alocação raiz	21 ns	23

Médias seguidas de mesma letra, na mesma linha, não diferem entre si ao nível de significância de 5% pelo teste Tukey.

Tabela 31. Análise de crescimento de plântulas de *Hymenaea* submetidas a diferentes irradiâncias, durante um mês.

Irradiância (%)	2	50
Matéria seca raiz (mg)	336,17 b	831,92 a
Matéria seca aérea (mg)	1673,33 b	2815,58 a
Matéria seca total (mg)	2009,50 b	3647,50 a
Razão raiz:parte aérea	0,20 b	0,30 a
% alocação parte aérea	83 a	77 b
% alocação raiz	17 b	23 a

Médias seguidas de mesma letra, na mesma linha, não diferem entre si ao nível de significância de 5% pelo teste Tukey.

Tabela 32. Análise de crescimento de plântulas de *Poecilanthe* submetidas a diferentes irradiâncias, durante um mês.

Irradiância (%)	2	50
Matéria seca raiz (mg)	25 b	48,08 a
Matéria seca aérea (mg)	134,75 b	204,08 a
Matéria seca total (mg)	159,75 b	252,17 a
Razão raiz:parte aérea	0,23 ns	0,25
% alocação parte aérea	82 ns	80
% alocação raiz	18 ns	20

Médias seguidas de mesma letra, na mesma linha, não diferem entre si ao nível de Significância de 5% pelo teste Tukey. ns= não significativo.

### **Teor de amido após 12 horas de escuro**

As maiores variações nos teores de amido nas coletas realizadas após período de 10 horas de iluminação seguida de transferência para o escuro foram observadas em folhas de plântulas de *Erythrina* e *Peltophorum*, mantidas sob baixa irradiância, nas quais o conteúdo de amido foi reduzido em cerca de 50%, depois de 12 horas de escuro, como consequência da mobilização das reservas (figuras 23 a 27). Nas demais espécies, não houve redução significativa após o período de escuro.

Plantas geralmente retêm parte do carbono fixado nas folhas, fornecendo um estoque temporário para mobilização no escuro (Fondy & Geiger, 1982). Comumente, o fotossintato poderá ser armazenado como amido no cloroplasto ou como sacarose no vacúolo (Gerhardt & Heldt, 1984, Smith *et al.*, 2005). No escuro, além de ser usado para respiração (Fondy & Geiger, 1982), o amido fornece esqueletos carbônicos para formação e exportação continuada de sacarose (Gordon *et al.*, 1980). Conseqüentemente, a translocação de sacarose continua no escuro, a taxas que podem variar de 25 a 50% daquelas na luz e provavelmente, continua até que as reservas sejam exauridas (Ho, 1978; Geiger, 1979). Como um componente do “status” de carboidratos nas plantas, o amido é um fator importante na regulação de numerosos processos endógenos. Estudos em mutantes de *Arabidopsis*, com o metabolismo do amido alterado, verificaram mudanças no tamanho do “pool” de metabólitos chave envolvidos na

tradução de sinais (Zeeman & ap Rees, 1999), e maior teor de açúcares solúveis nas folhas das plantas mutantes em comparação com as do tipo selvagem (Caspar *et al.*, 1985). Este alto teor de açúcares solúveis pode ocasionar uma resposta inapropriada, devido à falsa sensação de um alto status de carboidratos, que pode ter efeitos adversos na capacidade fotossintética e sobre outros aspectos do metabolismo de carbono (Caspar *et al.*, 1985). O amido não é translocado no floema, mas o tamanho do “pool” de estocagem de amido é importante para a manutenção da taxa de exportação durante o escuro (Komor, 2000). A redução do teor de amido estocado como carbono assimilado, durante o período de escuro, foi bastante evidente nas plântulas de *Erythrina* e *Peltophorum*, e representa uma eficiência na translocação de fotoassimilados acumulados nas folhas. As demais espécies parecem assumir um controle mais rígido sobre o “pool” de exportação de forma, talvez, a garantir um nível ótimo de carboidratos acumulados na folha em ambientes sombreados para manutenção da parte aérea. Machado *et al.* (1989) verificaram em plantas jovens de cacau, menor redução no teor de amido naquelas submetidas previamente a 48 horas de escuro, quando comparadas às submetidas ao ciclo normal de dia e noite, e sugeriram que o contínuo acúmulo de fotoassimilados durante o dia, com menor perda à noite nas plantas submetidas à escuridão, pode ser um artifício da própria folha para recuperar a perda de carboidratos durante a escuridão prolongada a que foi submetida. Stitt *et al.* (1985) verificaram redução de 20% do conteúdo de amido em folhas de espinafre após 3 horas de transferência para escuro, enquanto que, em folhas de *Beta vulgaris* a mobilização do amido iniciou-se após 75 minutos de escuro (Fondy & Geiger, 1982). Estudos com radioisótopos mostraram que a mobilização do amido complementa ou substitui a sacarose sintetizada via fotossíntese e mantém um suprimento de carbono para os drenos durante a noite (Geiger & Batey, 1967) e durante o dia sob baixa disponibilidade luminosa (Fondy *et al.*, 1989). O decréscimo no acúmulo de amido poderia resultar de um aumento na taxa de degradação ou de um decréscimo na taxa de síntese (Li *et al.*, 1992). Schulze *et al.* (1991)

observaram que o ajustamento da razão raiz:parte aérea à baixa disponibilidade luminosa foi acompanhado por mudanças no nível de amido, mas não foi mediada pela alteração na partição de carbono entre amido e sacarose nas folhas fonte de *Arabidopsis thaliana*. Caspar *et al.* (1985) sugerem que mudanças na síntese e degradação do amido afetam a taxa de crescimento da planta, possivelmente atuando com parte importante da regulação de processos relacionados ao status de carboidratos. Fondy e Geiger (1982) observaram que folhas em expansão receberam quantidades similares de carbono durante um ciclo diurno, mesmo que a exportação de carbono a partir das folhas fonte tenha decrescido no escuro. Huber (1983) verificou em plantas de soja que o caule e folhas em expansão aumentaram em massa seca na mesma taxa durante o dia e a noite, enquanto que a taxa de crescimento da raiz aumentou durante o dia, mas decresceu durante a noite. Desta forma, sugeriu que alguns órgãos deveriam receber proporcionalmente menos carbono no escuro. Várias razões existiriam para a alocação preferencial de carbono para o crescimento do caule no escuro. A partição de carbono entre partes da planta é influenciada pela atividade relativa dos diferentes drenos competindo entre si (Gifford & Evans, 1981). Folhas em desenvolvimento são drenos fortes de carbono à noite por causa do aumento do turgor celular o que cria um grande potencial para a expansão celular (Bunce, 1978). Caules em crescimento podem receber uma maior proporção de carbono liberado durante a mobilização do amido porque estão mais próximos dos sítios de mobilização (Huber, 1983). Os resultados obtidos sugerem que o amido mobilizado durante o período de escuro, a partir das folhas fonte, das plântulas de *Erythrina* e *Peltophorum* foi exportado eficientemente sob menor disponibilidade luminosa. Isto talvez possa ter contribuído de algum modo para uma maior resposta plástica no sentido de um maior desenvolvimento da parte aérea, embora os resultados obtidos neste estudo não estabeleçam uma relação direta entre acúmulo de amido nas folhas e alocação diferencial de carbono entre a raiz e parte aérea.

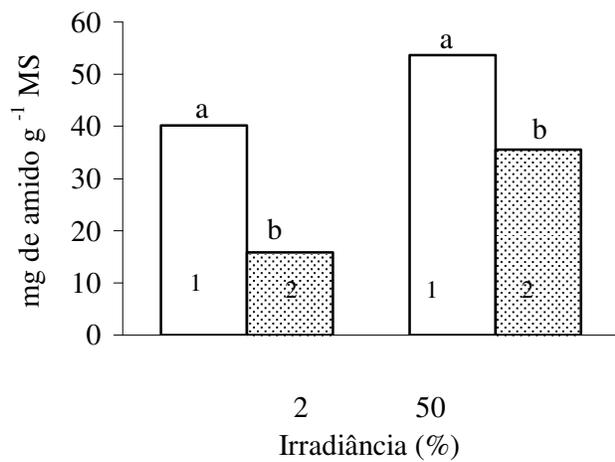


Figura 23. Teor de amido em folhas de plântulas de Erythrina, mantidas durante um mês sob 2 e 50 % da irradiância total. 1- Amostra coletada após 10 horas de iluminação. 2- Amostra coletada após 12 horas de escuro.

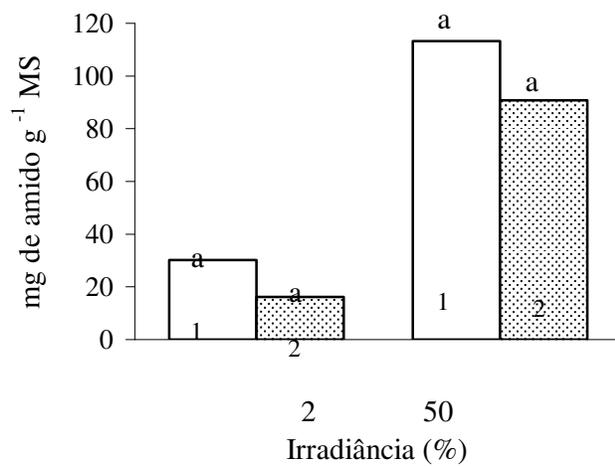


Figura 24. Teor de amido em folhas de plântulas de *Enterolobium*, mantidas durante um mês sob 2 e 50 % da irradiância total. 1- Amostra coletada após 10 horas de iluminação. 2- Amostra coletada após 12 horas de escuro.

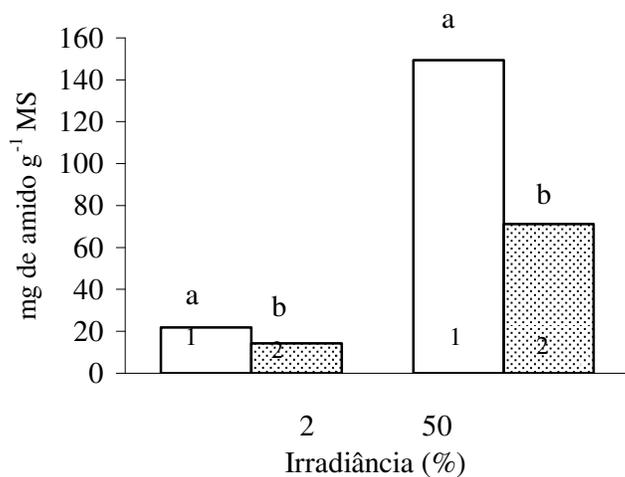


Figura 25. Teor de amido em folhas de plântulas de *Peltophorum*, mantidas durante um mês sob 2 e 50 % da irradiância total. 1- Amostra coletada após 10 horas de iluminação. 2- Amostra coletada após 12 horas de escuro.

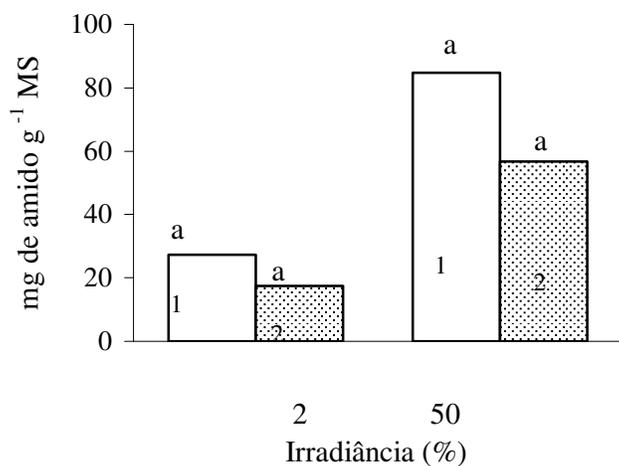


Figura 26. Teor de amido em folhas de plântulas de *Hymenaea*, mantidas durante um mês sob 2 e 50 % da irradiância total. 1- Amostra coletada após 10 horas de iluminação. 2- Amostra coletada após 12 horas de escuro.

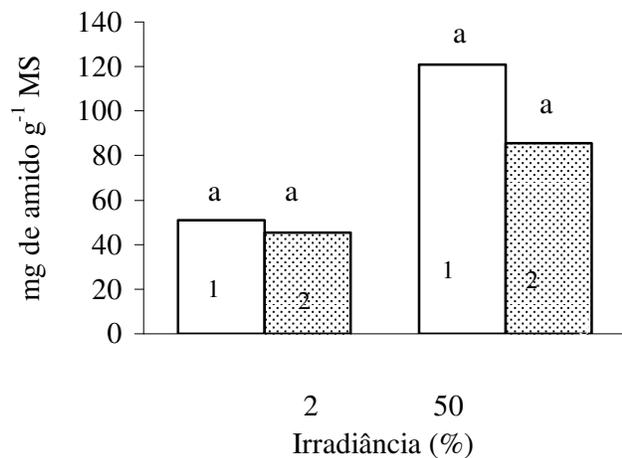


Figura 27. Teor de amido em folhas de plântulas de *Poecilanthe*, mantidas durante um mês sob 2 e 50 % da irradiância total. 1- Amostra coletada após 10 horas de iluminação. 2- Amostra coletada após 12 horas de escuro.

#### *4.4. Efeitos da remoção das partes apicais caulinares e/ou radiculares na razão raiz: parte aérea*

Observam-se nas figuras 28 a 29, os efeitos da remoção de cerca de um terço dos caules de cerca de um terço da raízes e de ambos simultaneamente, na matéria seca total de plântulas mantidas sob diferentes níveis de irradiância. Aparentemente, a remoção parcial dos diferentes órgãos contribuiu pouco para a redução da biomassa total. No geral, as plântulas revelaram um crescimento compensatório em resposta à remoção, tanto sob baixa quanto sob alta irradiância. A razão raiz:parte aérea não foi alterada em relação às plântulas intactas (figuras 30 a 31). Dentre as plântulas das espécies avaliadas, as de *Enterolobium* apresentaram resposta compensatória semelhante ao controle no tratamento em que parte do caule foi retirado. No geral, a remoção de um terço da raiz não alterou significativamente a alocação de biomassa para folhas, caules e raízes, em nenhum dos dois níveis de irradiância (tabelas 33 a 36). A taxa de crescimento relativo das plântulas submetidas à retirada simultânea de parte do caule e da raiz foram menores que as do controle, na maioria das espécies (figuras 32 a 33).

O desenvolvimento de muitas plantas é plástico, o que permite a elas adaptarem-se a seus respectivos habitats e a explorar seus recursos eficientemente (Sultan, 1987; Silvertown & Gordon, 1989). Os mecanismos que podem contribuir para o crescimento compensatório das plantas são complexos e inter-relacionados e podem ser divididos em mecanismos intrínsecos e extrínsecos. Os mecanismos intrínsecos envolvem modificações no metabolismo e os extrínsecos, modificações do ambiente que são favoráveis ao crescimento. Dentre os mecanismos intrínsecos, a realocação de assimilados dos órgãos de armazenamento para meristemas e sítios de assimilação pode compensar a perda de tecidos (Mc Naughton, 1983). Respostas plásticas na alocação entre raiz e parte aérea, como as registradas neste trabalho, em plântulas de *Erythrina* e *Enterolobium*, têm sido consideradas essenciais para adaptação e são

freqüentemente observadas em experimentos em potes como os realizados por Brower (1983). Entretanto, um aumento na alocação para a parte aérea, adotada por tais espécies quando expostas à baixa irradiância, poderia comprometer sua capacidade competitiva para aquisição de nutrientes, quando subitamente expostas a altas irradiâncias, como no surgimento de uma clareira.

A remoção de fontes e drenos de uma planta tem diferentes efeitos porque suas respostas não são reguladas por um sistema centralizado, mas são o resultado das interação entre os diversos drenos. A resposta das plantas pode depender da importância relativa das partes no papel funcional do órgão danificado por exemplo, danos a um dreno forte ou a fontes que alimentam um dreno, além da extensão da biomassa removida (Honkanem *et al.*, 1994). A preservação da razão raiz:parte aérea tem um significado funcional, pois as raízes são drenos importantes de fotoassimilados, os quais estimulam a atividade das mesmas, e estas, por sua vez, estimulam o crescimento da parte aérea, por incrementar o suprimento de nutrientes e água, enquanto que a restrição do crescimento radicular resulta na inibição do crescimento da parte aérea (Kharkina *et al.*, 1999). A distribuição de biomassa entre as partes da planta é aparentemente determinada pela alocação diferencial de assimilados das fontes ou pela atividade de dreno das raízes. Neste estudo, a remoção parcial simultânea de parte do caule e da raiz das plântulas causou restrição sem exceções, no acúmulo de biomassa total, não sendo, entretanto, suficiente para impedir a restauração das razões alométricas iniciais.

Aparentemente, pelo menos nesta fase inicial de seu estabelecimento, as plântulas foram capazes de manter certa relação alométrica entre seus diversos órgãos, a fim de restabelecer seu equilíbrio funcional. Os resultados sugerem que as plântulas regularam a alocação de biomassa no sentido de manter o balanço entre os novos tecidos formados. Puettmann & Saunders (2001) observaram respostas compensatórias diferenciadas em

plântulas de *Pinus strobus*, submetidas a diferentes intensidades de remoção do caule, quando mantidas sob dossel com graus de abertura distintos. Em geral, a razão raiz:parte aérea das plântulas de *P. strobus* aumentou com a intensidade da remoção da parte aérea enquanto que a biomassa total declinou. Padrões gerais de resposta compensatória à perda de partes pelas plantas são difíceis de ser estabelecidos (Strauss & Agrawal, 1999). Plantas que iniciam rapidamente a formação de novos tecidos após a perda, substituem as superfícies fotossintéticas e conseqüentemente toleram perdas por herbivoria. Ao contrário, plantas com baixa capacidade de regeneração, são menos capazes de compensar a perda da capacidade fotossintética e, conseqüentemente, toleraram pobremente a perda de tecidos (Wandera *et al.*, 1992).

Diversos estudos sugerem que taxas de crescimento altas, inerentes a certas plantas, podem ser o principal determinante de sua capacidade em produzir rapidamente novo crescimento. Por outro lado, aquelas com taxas de crescimento baixas, têm limitada capacidade de compensar a perda de tecidos (Coley *et al.*, 1985). Aparentemente, neste trabalho não se verificou esta relação, uma vez que plântulas de *Erythrina* que apresentaram taxa de crescimento relativo menores que as de *Poecilanthe* e *Enterolobium*, sob 50% da irradiância total, foram capazes de manter um crescimento compensatório semelhante ao controle. No geral, as espécies avaliadas mostraram uma marcante capacidade de manter seu crescimento, além de restabelecer suas razões alométricas básicas tais como, a razão raiz:parte aérea, após perda parcial de alguns de seus órgãos.

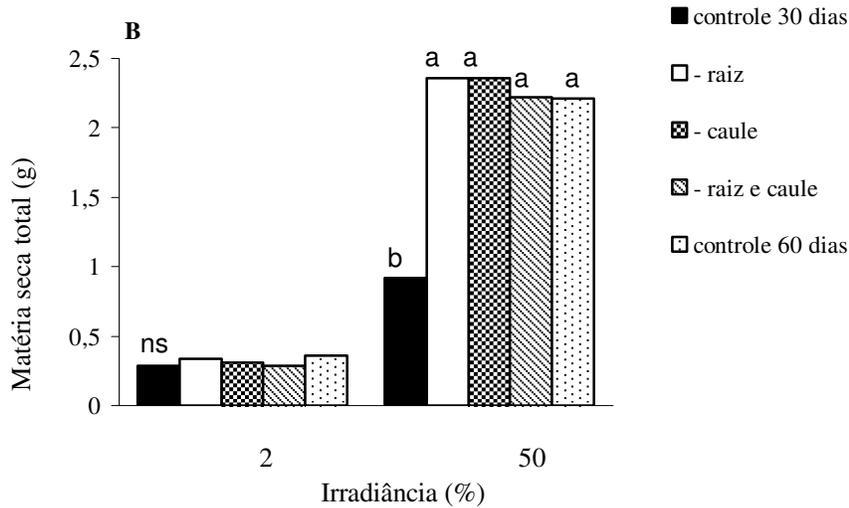
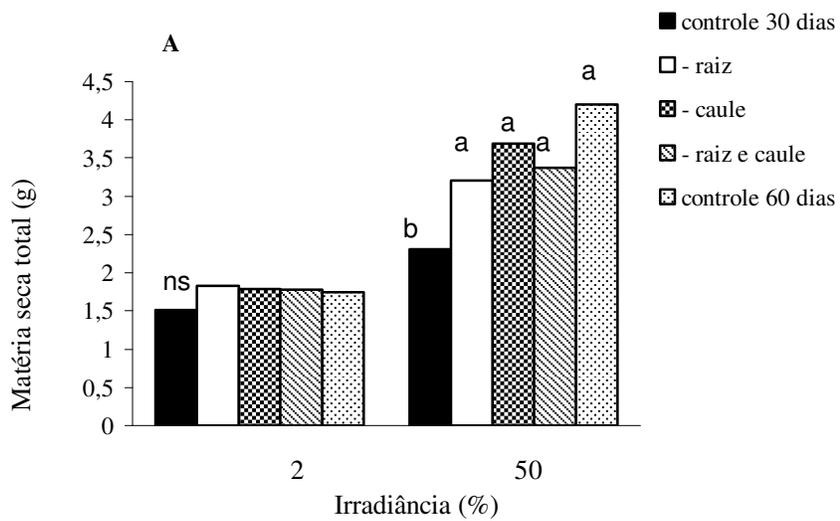


Figura 28. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na matéria seca total de plântulas de *Hymenaea* (A) e *Erythrina* (B). Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob 2 e 50% da irradiância total.

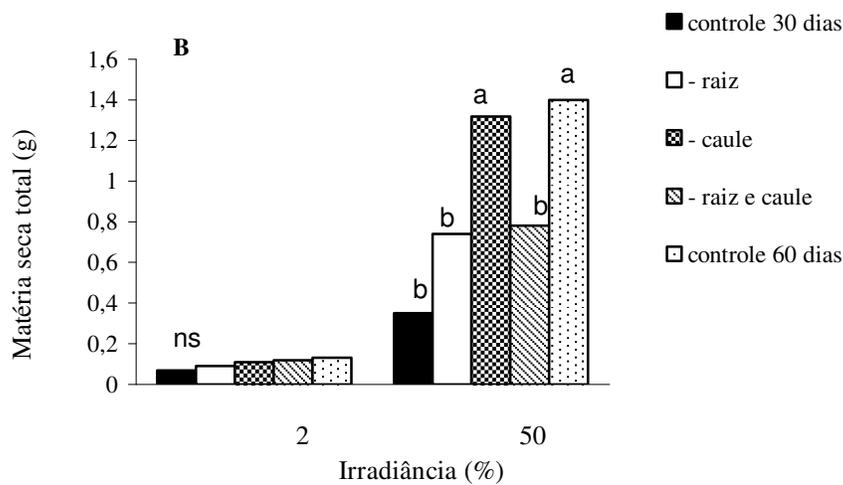
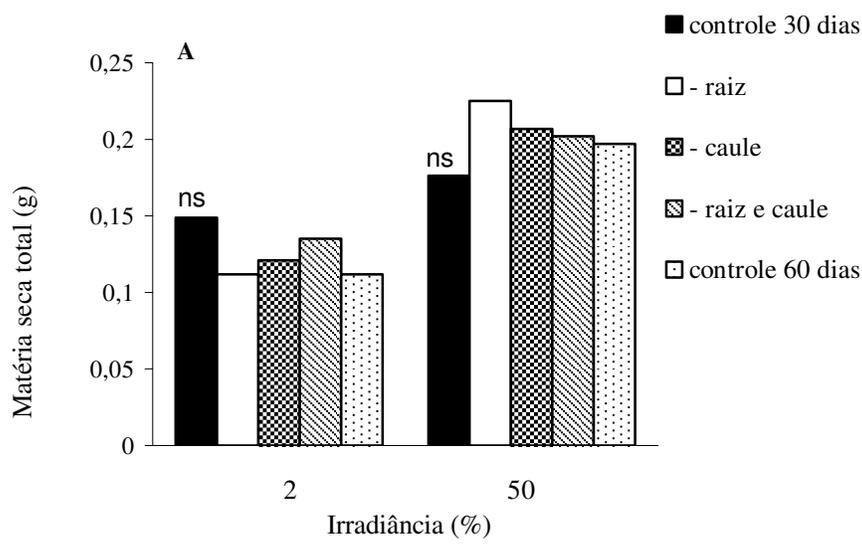


Figura 29. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na matéria seca total de plântulas de *Poecilanthe* (A) e *Enterolobium* (B). Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob 2 e 50% da irradiância total.

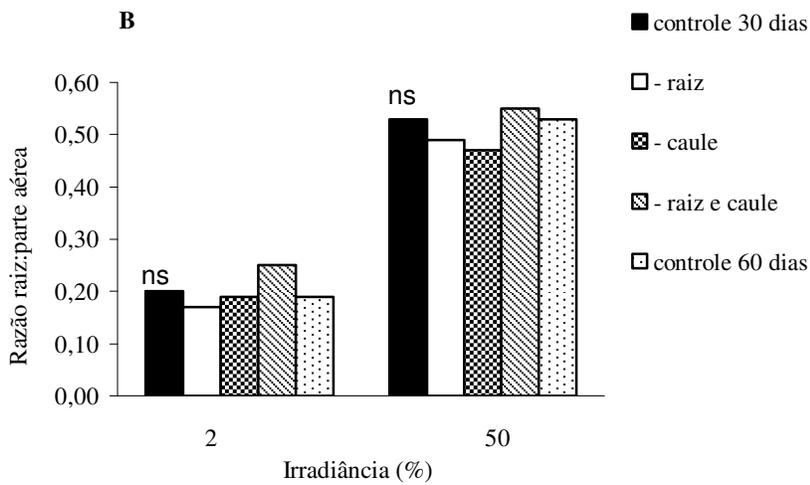
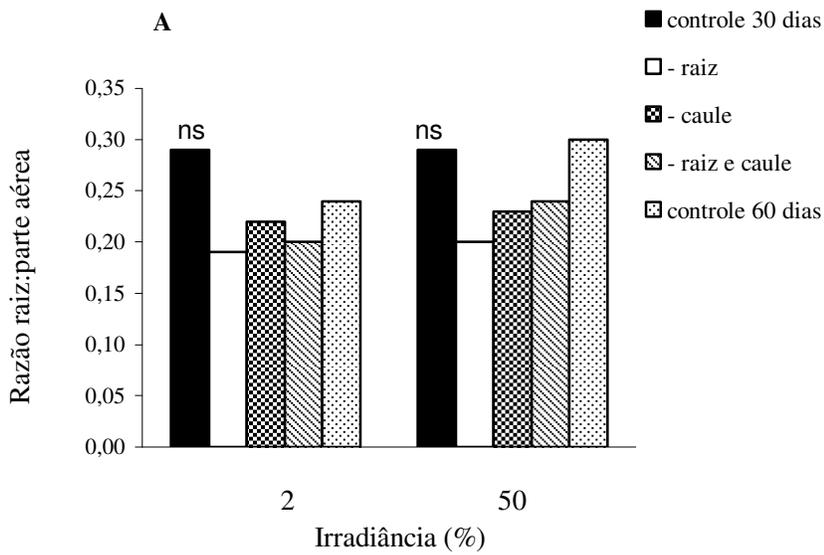


Figura 30. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na razão raiz:parte aérea de plântulas de *Hymenaea* (A) e *Erythrina* (B). Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob 2 e 50% da irradiância total.

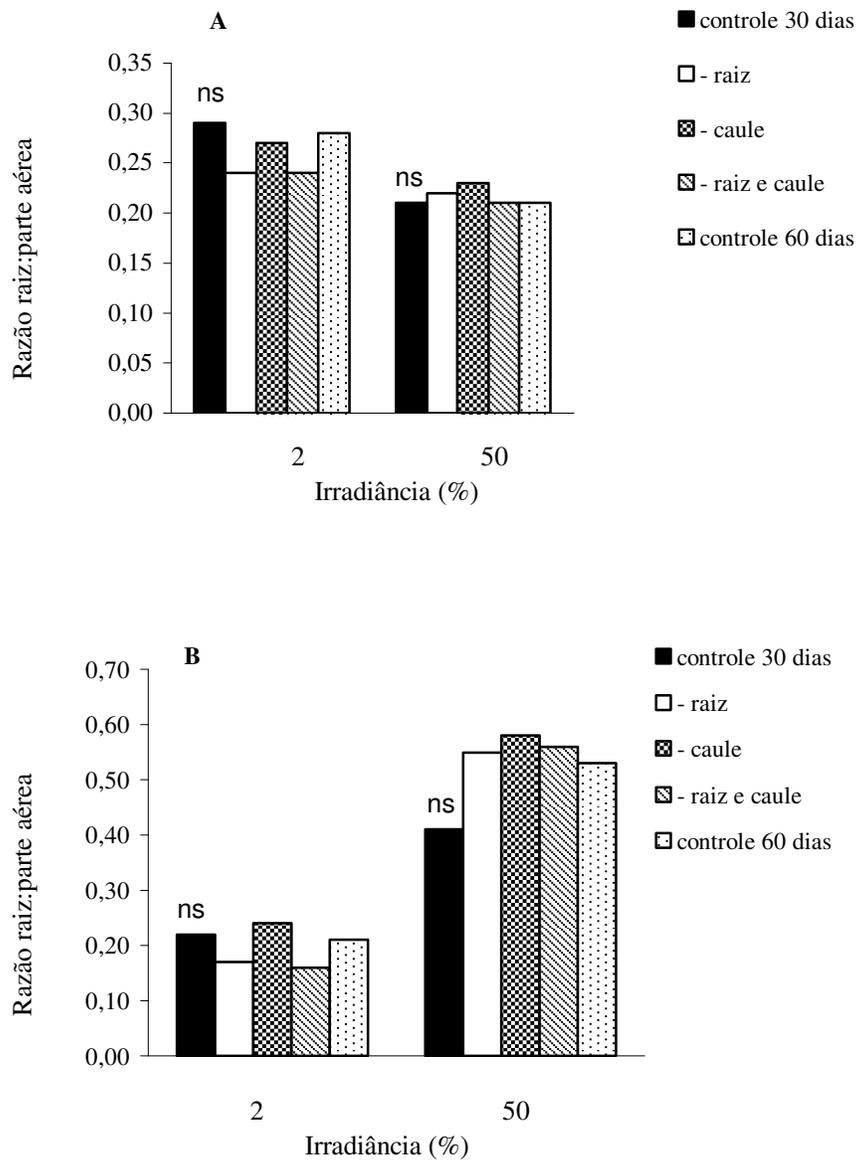


Figura 31. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na razão raiz:parte aérea de plântulas de *Poecilanthe* (A) e *Enterolobium* (B). Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob 2 e 50% da irradiância total.

Tabela 33. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na alocação de biomassa em diferentes partes de plântulas de *Enterolobium*. Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob diferentes níveis de irradiância.

Partes removidas	Irradiância 50 %		
	alocação folha (%)	alocação caule (%)	alocação raiz (%)
- raiz	31 ns	34 ns	35 ns
- caule	31	32	37
- raiz e caule	30	34	36
Sem remoção	32	34	34
Irradiância 2 %			
- raiz	52 a	34 b	14 b
- caule	42 b	39 a	19 a
- raiz e caule	49 a	37 ab	14 b
Sem remoção	49 a	34 b	17 a

Médias seguidas de mesma letra, nas colunas, não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% de significância pelo teste Tukey. ns= não significativo.

Tabela 34. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na alocação de biomassa em diferentes partes de plântulas de *Erythrina*. Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob diferentes níveis de irradiância.

Partes removidas	Irradiância 50 %		
	alocação folha (%)	alocação caule (%)	alocação raiz (%)
- raiz	33 a	34 ab	33 ab
- caule	33 a	35 ab	32 b
- raiz e caule	28 b	37 a	35 a
Sem remoção	34 a	31 b	34 ab
Irradiância 2 %			
- raiz	47 a	39 b	14 ns
- caule	40 bc	44 ab	16
- raiz e caule	36 c	45 a	19
Sem remoção	44 ab	40 ab	16

Médias seguidas de mesma letra, nas colunas, não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% de significância pelo teste Tukey. ns = não significativo.

Tabela 35. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na alocação de biomassa em diferentes partes de plântulas de *Hymenaea*. Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob diferentes níveis de irradiância.

Partes removidas	Irradiância 50 %		
	alocação folha (%)	alocação caule (%)	alocação raiz (%)
- raiz	52 a	31 b	17 b
- caule	45 b	37 a	19 b
- raiz e caule	49 ab	31 b	20 ab
Sem remoção	46 b	31 b	23 a
Irradiância 2 %			
- raiz	47 ns	37 ns	16 ns
- caule	43	39	18
- raiz e caule	43	40	17
Sem remoção	44	36	19

Médias seguidas de mesma letra, nas colunas, não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% de significância pelo teste Tukey. ns = não significativo.

Tabela 36. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na alocação de biomassa em diferentes partes de plântulas de *Poecilanthe*. Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob diferentes níveis de irradiância.

Partes removidas	Irradiância 50 %		
	alocação folha (%)	alocação caule (%)	alocação raiz (%)
- raiz	48 ns	32 b	21 ns
- caule	43	34 ab	23
- raiz e caule	42	39 a	19
Sem remoção	48	30 b	22
Irradiância 2 %			
- raiz	42 ns	39 a	19 ns
- caule	41	38 ab	21
- raiz e caule	42	39 a	20
Sem remoção	48	31 b	22

Médias seguidas de mesma letra, nas colunas, não diferem estatisticamente entre si, em nível de 5% de significância pelo teste Tukey. ns = não significativo.

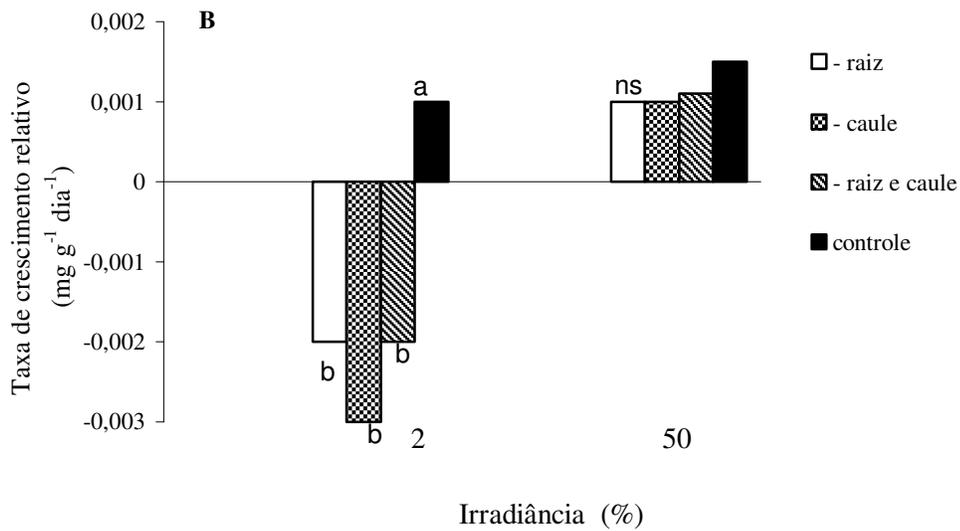
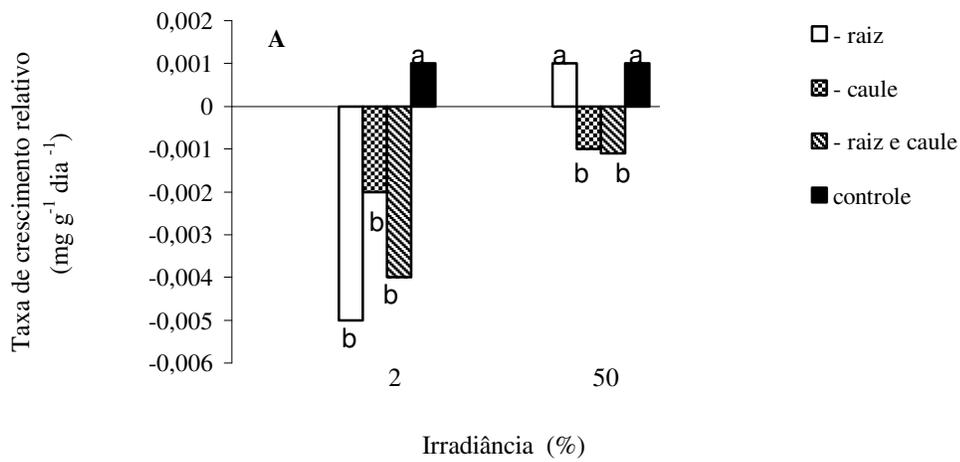


Figura 32. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na taxa de crescimento relativo de plântulas de *Hymenaea* (A) e *Erythrina* (B). Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob 2 e 50% da irradiância total.

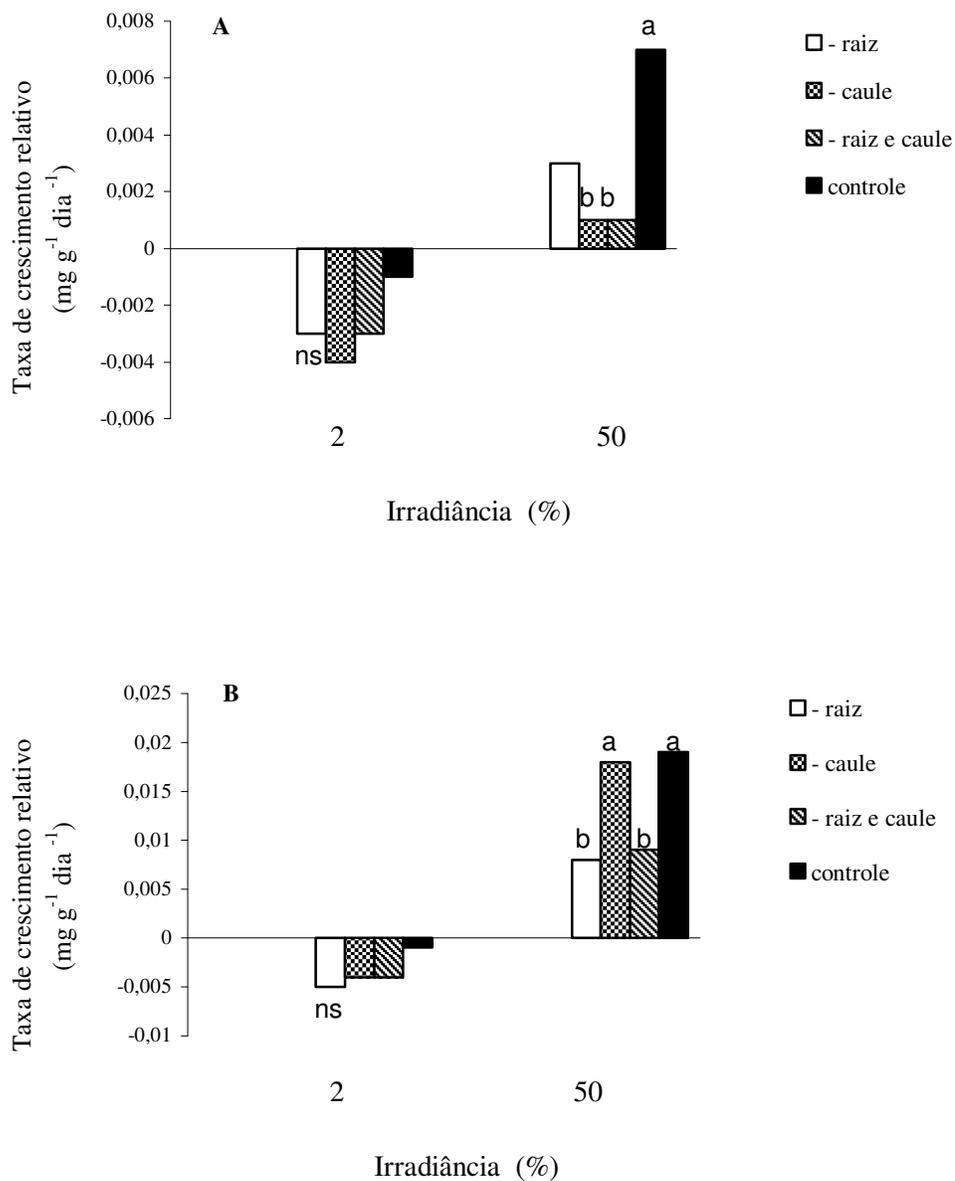


Figura 33. Efeito da remoção de parte da raiz, caule e de ambos, na taxa de crescimento relativo de plântulas de *Poecilanthe* (A) e *Enterolobium* (B). Após trinta dias foi removido um terço da raiz, do caule e simultaneamente da raiz e caule das plântulas, que permaneceram por mais 30 dias sob 2 e 50% da irradiância total.

#### 4.5. Efeito de diferentes níveis de irradiância na distribuição de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ]

Nas figuras 34, 35, 36 e 37 observa-se a dinâmica da distribuição de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] nas diferentes partes das plântulas mantidas sob diferentes irradiâncias, após 12 horas da aplicação, antecedidas ou não por um período de escuro e, na figura 38, a distribuição após 48 horas de aplicação. A análise após 12 horas detectou a presença de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] em todas as partes das plântulas; entretanto, o maior acúmulo foi detectado na folha aplicada, nas duas irradiâncias. A exposição prévia ao escuro não resultou em alteração na distribuição relativa entre os diferentes órgãos, quando comparado ao tratamento de luz (figuras 34 a 37). Após 48 horas, verificou-se um apreciável movimento de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ], exceto em plântulas de *Hymenaea*. A direção do movimento dos assimilados nas plântulas de *Erythrina*, *Poecilanthe* e *Enterolobium*, após 48 horas de aplicação, deu-se no sentido da folha aplicada para o caule e em menor proporção para a raiz. No geral, não se observou uma diferença marcante em termos de movimento de assimilados em plântulas mantidas sob 2 e 50 % da irradiância.

De acordo com Ho (1976), Minchin *et al.* (1996) e Minchin & Lacoite (2005), processos de translocação podem ser determinados pela mobilidade de assimilados nas folhas, condutividade da rota e atividade metabólica dos órgãos dreno e fonte. No geral, após 12 horas de aplicação, o sistema radicular das plântulas permaneceu como um dreno fraco de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] que, na sua maioria ficaram retidos na folha aplicada. Souza e Valio (1999) observaram em plântulas de *Myroxylon*, *Hymenaea* e *Cecropia* retenção de 60 a 80% da radioatividade nas folhas, após 24 horas da aplicação de [ $^{14}\text{C}$ ] sacarose. Smith & Paul (1988) verificaram em *Pinus* que 60% dos assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] foram direcionados para os ápices em crescimento e menos de 10% foi direcionado para a raiz. Behboudian & Lai (1995) registraram maior acúmulo de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] na parte aérea após 10 horas da aplicação, em plântulas de *Lycopersicon esculentum*.

A luz pode desempenhar um importante papel no estabelecimento das relações fonte e dreno (Lacointe, 2000). Direcionar os assimilados de carbono para a produção de superfície foliar no sentido de garantir a assimilação de carbono parece ter sido uma estratégia adotada por plântulas de *Erythrina* e *Enterolobium*, consideradas pioneiras, que mostraram maior flexibilidade na distribuição relativa de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] entre raiz e parte aérea, após 12 horas da aplicação. Em *Erythrina*, a segunda maior região de acúmulo de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] nas plântulas, após 12 horas, foi o epicótilo, o que pode sugerir uma estratégia de investimento no crescimento da parte aérea, característico de plântulas de ambientes com maior disponibilidade de irradiância (Reich *et al.*, 1998). No entanto, para espécies tolerantes ao sombreamento, a manutenção do sistema de assimilação às expensas do crescimento em altura, pode ser mais vantajoso para sobrevivência e regeneração sob sombreamento (Souza & Valio, 1999), parecendo ser a estratégia adotada por plântulas de *Hymenaea* e *Poecilanthe*. Plântulas de *Hymenaea*, com trinta dias de idade praticamente retiveram quase a totalidade de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] na folha aplicada. Souza e Valio (1999) observaram em plântulas de *Hymenaea* com cerca de 145 dias de idade, maior acúmulo de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] na região do caule abaixo da folha aplicada. Isto sugere que plântulas desta espécie, consideradas tolerantes ao sombreamento durante o período inicial de seu crescimento, parecem adotar uma estratégia de permanecer em estado de quase “dormência”, mantendo apenas uma atividade metabólica mínima ou quase nenhuma de dreno, que parece aumentar à medida que as mesmas permanecem sob o dossel. Plântulas de *Poecilanthe*, espécie também considerada tolerante ao sombreamento, mostraram-se mais dinâmicas nas relações fonte e dreno do que *Hymenaea*, sendo registrada maior mobilidade de assimilados para outras partes além da folha aplicada.

Minchin *et al.* (1994) verificaram que o sombreamento reduziu a fração de fotossintatos transportados para a raiz de plântulas de aveia e concluíram que a redução do

suprimento de fotossintatos recentemente disponibilizados para distribuição entre raízes e caules, causou uma mudança na partição de fotossintatos disponíveis entre os drenos, ou seja, a partição entre drenos é influenciada pela quantidade de suprimento e sugerem que esta redução deva ser compensada com um aumento na alocação para o caule e queda na alocação para a raiz, quando o caule é sombreado. Neste trabalho, esperava-se que as plântulas submetidas a 2% da irradiância, alocassem menos assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] para a raiz, do que aquelas submetidas a 50%. Entretanto, esta resposta não foi observada.

Huber (1983), no entanto, observou que à noite fotossintatos exportados pela folha fonte são transportados preferencialmente para o caule. Para Minchin *et al.* (1994), a interpretação das observações de Huber (1983) é a de que os carboidratos transportados não são oriundos da quebra de reservas armazenadas e sim que à noite, a exportação pela fonte (folha) é menor do que de dia e, sob esta condição, uma grande fração é direcionada para o caule, sendo este fenômeno similar ao efeito do sombreamento em aumentar a partição para o caule. Porém, a razão desta alocação diferencial sob sombreamento, ainda permanece obscura.

Embora os resultados obtidos com a exposição prévia ao escuro não sejam concordantes com Minchin *et al.* (1994), vale ressaltar que tais trabalhos foram conduzidos com gramíneas herbáceas. A grande maioria dos trabalhos citados na literatura procura explicar o transporte de fotossintatos baseado nas relações fonte e dreno. É possível que outros fatores estejam envolvidos.

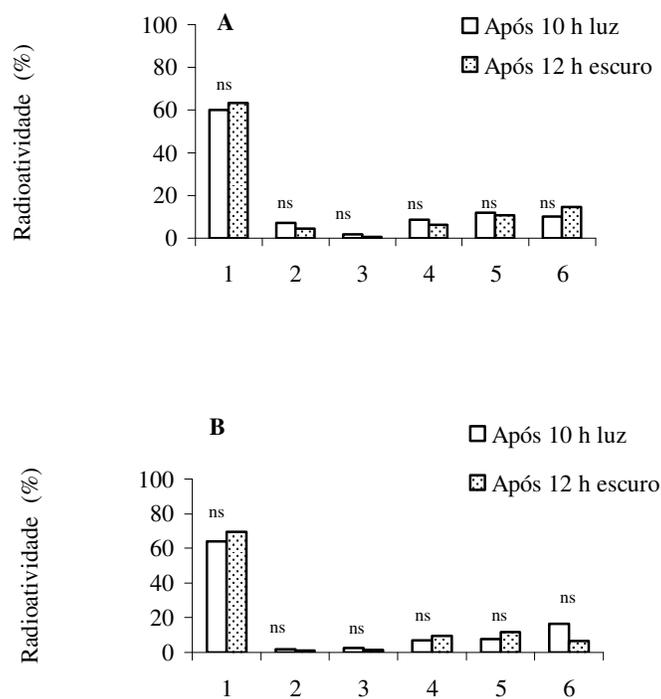


Figura 34. Dinâmica da distribuição de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] em plântulas de *Enterolobium*, 12 h após aplicação de [ $^{14}\text{C}$ ] sacarose à folha apical mais expandida. Plântulas mantidas por trinta dias sob 50% (A) e 2% (B) da irradiância. 1- folíolo aplicado, 2- outros folíolos, 3- folhas, 4- epicótilo, 5- hipocótilo e 6- raiz.

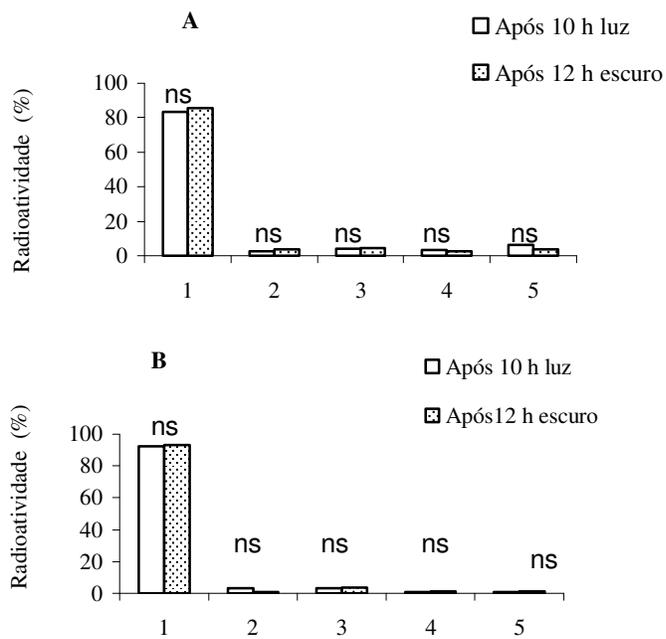


Figura 35. Dinâmica da distribuição de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] em plântulas de *Poecilanthe*, 12 h após aplicação de [ $^{14}\text{C}$ ] sacarose à folha apical mais expandida. Plântulas mantidas por trinta dias sob 50% (A) e 2% (B) da irradiância. 1- folíolo aplicado, 2- folhas, 3- epicótilo, 4- hipocótilo e 5- raiz.

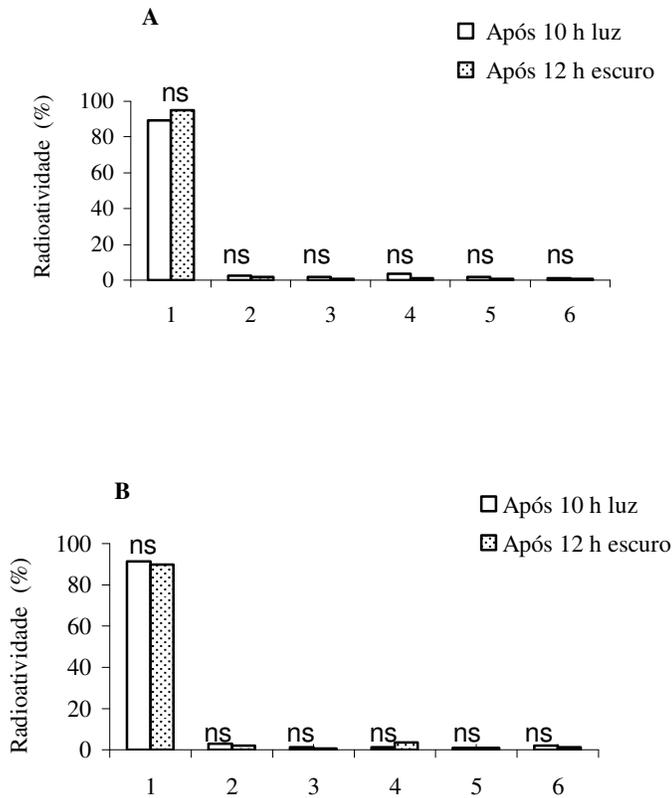


Figura 36. Dinâmica da distribuição de assimilados  $[^{14}\text{C}]$  em plântulas de *Hymenaea*, 12 h após aplicação de  $[^{14}\text{C}]$  sacarose à folha apical mais expandida. Plântulas mantidas por trinta dias sob 50% (A) e 2% (B) da irradiância. 1- folíolo aplicado, 2- outros folíolos, 3- folhas, 4- epicótilo, 5- hipocótilo e 6- raiz.

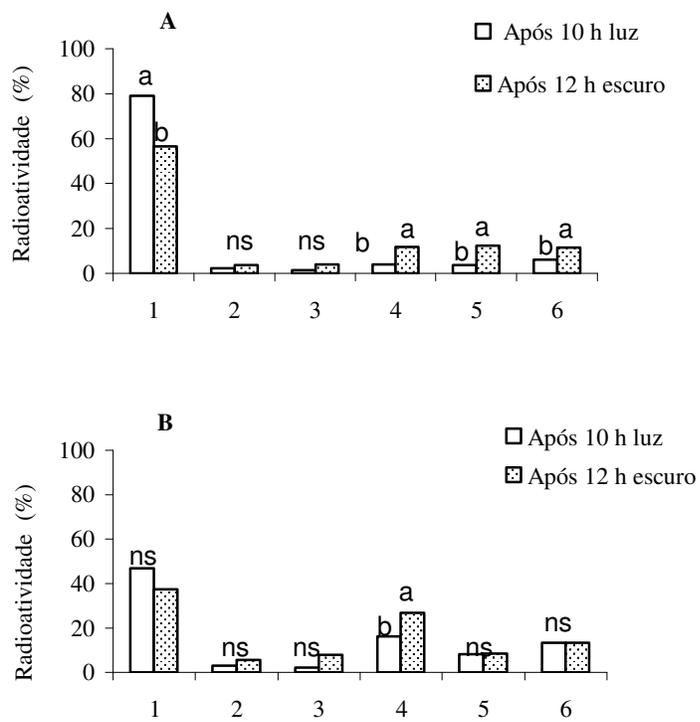


Figura 37. Dinâmica da distribuição de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] em plântulas de *Erythrina*, 12 h após aplicação de [ $^{14}\text{C}$ ] sacarose à folha apical mais expandida. Plântulas mantidas por trinta dias sob 50% (A) e 2% (B) da irradiância. 1- folíolo aplicado, 2- outros folíolos, 3- folhas, 4- epicótilo, 5- hipocótilo e 6- raiz.

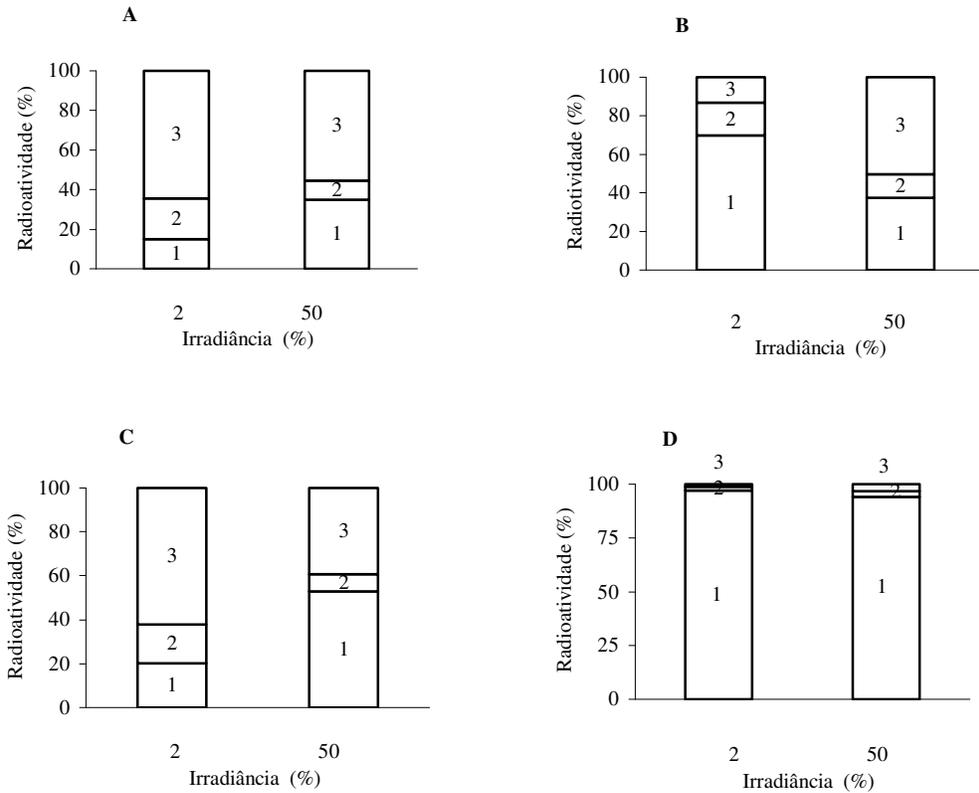


Figura 38. Dinâmica da distribuição de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] em plântulas de *Enterolobium* (A), *Poecilanthe* (B), *Erythrina* (C) e *Hymenaea* (D), 48 h após aplicação de [ $^{14}\text{C}$ ] sacarose à folha apical mais expandida. Plântulas mantidas por trinta dias sob 2 e 50 % da irradiância. 1- folha aplicada, 2- parte aérea, 3- raiz.

## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Quanto aos parâmetros de crescimento, espécies consideradas pioneiras demonstraram maior plasticidade e habilidade em adaptar-se às variadas intensidades luminosas a que foram submetidas em relação às espécies secundárias, que revelaram baixa plasticidade fenotípica, a qual geralmente está associada à tolerância ao sombreamento. Entretanto, verificou-se a existência de espécies com respostas intermediárias e variáveis em relação aos parâmetros analisados.

Verificou-se, em geral, aumento nas taxas de crescimento relativo e assimilação líquida com aumento da disponibilidade luminosa. Quanto à razão raiz:parte aérea observou-se redução na maioria das plântulas crescidas sob baixa irradiância. Apesar deste padrão geral, as espécies variaram na amplitude da resposta. Plântulas de espécies consideradas tolerantes ao sombreamento como *Myroxylon*, *Poecilanthe* e *Hymenaea* não apresentaram alteração significativa na razão raiz:parte aérea nos diferentes níveis de irradiância. *Bauhinia*, *Copaifera*, *Erythrina*, *Enterolobium* e *Piptadenia* destacaram-se pelas altas razões raiz:parte aérea.

A remoção dos cotilédones resultou em redução da biomassa total, nos três níveis de irradiância a que foram submetidas apenas em plântulas de *Bauhinia* e *Poecilanthe*. Quanto a fração de biomassa alocada ao caule, às raízes e às folhas e a razão raiz:parte aérea, no geral, não houve diferença significativa. Com exceção de plântulas de *Erythrina* e de *Senna* e *Hymenaea* a 100% da irradiância, a TCR das demais plântulas submetidas à remoção dos cotilédones foi significativamente menor do que das intactas. A TAL foi afetada significativamente na maioria das espécies sob um ou no máximo dois níveis de sombreamento. Em plântulas de *Bauhinia* e *Poecilanthe* houve redução significativa nos três níveis de irradiância.

O acúmulo relativo de amido nas folhas não pareceu associado ao decréscimo na partição de biomassa para as raízes nas plântulas das espécies analisadas. Plântulas de *Erythrina*, que pouco diferiram neste aspecto, quando crescidas sob maior e menor nível de irradiância, apresentaram grande alteração na razão raiz:parte aérea. Plântulas de *Poecilanthe*, que não alteraram significativamente a distribuição de matéria seca entre raiz e parte aérea, diferiram significativamente quanto ao acúmulo relativo de amido nas duas irradiâncias.

Em geral, as plântulas das espécies analisadas revelaram um crescimento compensatório em resposta à remoção parcial do caule e das raízes, tanto sob baixa quanto sob alta irradiância. A razão raiz:parte aérea também não se alterou em relação às plântulas intactas. A remoção de um terço das raízes não alterou significativamente a alocação de biomassa para folhas, caules e raízes em nenhum dos dois níveis de irradiância.

A avaliação da distribuição de compostos de carbono radioativamente marcados demonstrou que a direção do movimento dos assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] nas plântulas de *Erythrina*, *Poecilanthe* e *Enterolobium*, após 48 horas de aplicação, deu-se no sentido da folha aplicada para o caule e em menor proporção para a raiz, exceto em plântulas de *Hymenaea* que retiveram quase a totalidade de assimilados [ $^{14}\text{C}$ ] na folha aplicada. Em geral, não se observou uma diferença marcante em termos de movimento de assimilados, em plântulas mantidas sob 2 e 50 % da irradiância.

Neste estudo verificou-se que a alteração na relação entre a raiz e a parte aérea de plântulas crescidas sob diferentes níveis de irradiância pode ser uma importante estratégia adotada por algumas espécies arbóreas tropicais no sentido de melhor se adaptarem às condições de luminosidade variadas a que estão submetidas ao longo de seu crescimento inicial. Os parâmetros analisados demonstraram a importância da alocação diferencial de

fotoassimilados e das relações fonte e dreno para o crescimento e estabelecimento inicial de plântulas de espécies arbóreas tropicais. É possível que outros fatores estejam envolvidos.

## 6. LITERATURA CITADA

- Agyeman, V.K., 1994. Environmental influences on tropical tree seedlings growth. University of Aberdeen, UK, tese de Doutorado.
- Ampofo, S.T., Moore, K.G. & Lovell, P.H., 1975. The role of the cotyledons in four *Acer* species and in *Fagus sylvatica* during early seedling development. *New Phytol.* 76:31-39.
- Anderson, C. & Frost, I., 1996. Growth of *Quercus robur* seedlings after experimental grazing and cotyledon removal. *Acta bot. Neel.* 45:85-94.
- Armstrong, D.P.& Westoby, M., 1993. Seedlings from large seeds tolerated defoliation better: A test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* 74:1092-1100.
- Atkinson, C.J., 1984. Quantum flux density as a factor controlling the rate of growth, carbohydrate partitioning and wood structure of *Betula pubescens* seedlings. *Ann. Bot.* 54:397-411.
- Aveiro, S.M.G. & Felipe, G.M., 1992. Efeito da remoção de cotilédones no desenvolvimento inicial de *Qualea cordata*. *Hoehnea* 19:19-30.
- Balderrama, S.I.V. & Chazdon, R.L., 2005. Light-dependent seedling survival and growth of four tree species in Costa Rican second-growth rain forests. *J. Trop. Ecol.* 21:383-395.
- Bazzaz, F.A., 1979. The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:351-371.

- Bazzaz, F.A. & Carlson, R.W., 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54:313-316.
- Beckage, B. & Clark, J.S., 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84:1849-1861.
- Behboudian, M.H. & Lai, R., 1995. Partitioning of photoassimilates in virosa tomatoes under elevated CO<sub>2</sub> concentration. *J. Plant Physiol.* 147:43-47.
- Beon, M.; Bartsch N., 2003. Early seedling of pine (*Pinus densiflora*) and oaks (*Quercus serrata*, *Q. mongolica*, *Q. variabilis*) in response to light intensity and soil moisture. *Plant Ecol.* 167: 67-105.
- Bonfil, C., 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Quercus laurina* (Fagaceae). *Am. J. Bot.* 85:79-87.
- Boot, R.G.A., 1996. The significance of seedling size and growth rate of tropical rain forest seedlings for regeneration in canopy openings. IN: *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings* (M.D. Swaine, ed.), UNESCO and Parthenon Publishing group, Paris, pp.267-284.
- Brouwer, R., 1962. Distribution of dry matter in the plant. *Neth. J. Agr. Sci.* 10: 361-376.
- Brouwer, R., 1983. Functional equilibrium: sense or nonsense? *Neth. J. Agr. Sci.* 31:335-348.
- Bunce, J.A., 1978. Interrelationships of diurnal expansion rates and carbohydrate accumulation and movement in soya beans. *Ann. Bot.* 42:1463-1466.

- Burke, M.J.W. & Grime, J.P., 1996. An experimental study of plant community invisibility. *Ecology* 77:776-790.
- Canham, C.D., 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69:786-795.
- Canham, C.D., Kobe, R.K., Latty, E. F. & Chazdon, R.L., 1999. Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. *Oecologia* 121: 1-11.
- Canham, C.D., Kobe, R.K. & Latty, E.F., 1999. Inter-specific and intra-specific variation in tree seedling survival effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. *Oecologia* 121:1-11.
- Canham, C.D., Berkowitz, A.R., Kelly, V.R., Lovett, G.L., Ollinger, S.V. & Schnurr, J., 1996. Biomass allocation and multiple resource limitations in tree seedlings. *Can. J. For. Res.* 26: 1521-1530.
- Canham, C.D., Denslow, J.S., Platt, W.J., Runkle, J.R., Spies, T.A & White, P.S., 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Can. J. For. Res.* 20:620-631.
- Carvalho, P.E.R., 1994. Espécies florestais Brasileiras: Recomendações Silviculturais Potencialidades e Uso da Madeira. EMBRAPA - CNPF/SPI, Brasília, 640p.
- Caspar, T., Huber, S.C. & Somerville, C., 1985. Alterations in growth, photosynthesis, and respiration in a starchless mutant of *Arabidopsis thaliana* (L.) deficiente in chloroplast phosphoglucomutase activity. *Plant Physiol.* 79:11-17.

- Chazdon, R.L. & Fetcher, N.L., 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *J. Ecol.* 72:553-564.
- Chazdon, R.L., 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Adv. Ecol. Res.* 18:2-54.
- Chazdon, R.L., 1992. Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. *Oecologia.* 92:586-595.
- Coley, P.D. Bryant, J.P. & Chapin, F.S., 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.
- Cornelissen, J.H.C., Castro-Diez, P. & Hunt, R., 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species types. *J. Ecol.* 84:755-765.
- Corré, W.J., 1983. Growth and morphogenesis of sun and shade plants I. The influence of light intensity. *Acta Bot. Need.* 32:49-62.
- Denslow, J.S., 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12:47-55.
- Einig, W.; Mertz, A. & Hampp, R., 1999. Growth rate, photosynthetic activity, and leaf development of Brazil pine seedlings (*Araucaria angustifolia* [Bert.] O.Ktze.). *Plant Ecol.* 143:23-28.
- Fenner, M., 1987. Seedlings. *New Phytol.* 106:35-47.
- Fetcher, N., Oberbauer, S. F., Rojas, G. & Strain, B. R., 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 35:97-110.

- Fondy, B.R. & Geiger, D.R., 1982. Diurnal pattern of translocation and carbohydrate metabolism in source leaves of *Beta vulgaris* L. *Plant Physiol.* 70:671-676.
- Fondy, B.R., Geiger, D.R. & Servaites, J.C., 1989. Photosynthesis, carbohydrate metabolism, and export in *Beta vulgaris* L. and *Phaseolus vulgaris* L. during square and sinusoidal light regimes. *Plant Physiol.* 89:396-402.
- Foster, S.A., 1986. On the adaptative value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Bot. Rev.* 52:260-299.
- Gandolfi, S. 1991. Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do Aeroporto Internacional de São Paulo, município de Guarulhos, SP. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil, tese de Mestrado.
- Garcia-Cebrián, F. Esteso-Matinez, J. & Gil-Pelegrín, E., 2003. Influence of cotyledon renoval on early seedling growth in *Quercus robur* L. *Ann. For. Sci.* 60:96-73.
- Garwood, N.C., 1996. Functional morphological of tropical tree seedlings. IN: *The Ecology of Tropical Forest tree Seedlings* (M.D. Swaine, ed.), UNESCO and Parthenon Publishing group, Paris, pp. 59-129.
- Geiger, D.R. & Batey, J.W., 1967. Translocation of  $^{14}\text{C}$  sucrose in sugar beet during darkness. *Plant Physiol.* 42:1743-1749.
- Geiger, D.R., 1979. Control of partitioning and export of carbon in leaves of higher plants. *Bot. Gaz.* 140:241-248.

- Gerhardt, R. & Heldt, H.W., 1984. Measurement of subcellular metabolite levels in leaves by fractionation of freeze-stopped material in non-aqueous media. *Plant Physiol.* 75: 542-547.
- Gifford, R.M. & Evans, L.T., 1981. Photosynthesis, carbon partitioning and yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32: 485-509.
- Givinish, T.J., 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* 15:63-92.
- Gordon, A.J., Ryle, G.J.A., Powell, C.E. & Mitchell, D., 1980. Export, mobilization, and respiration of assimilates in unculm barley during light and darkness. *J. Exp. Bot.* 31:461- 473.
- Grime, J.P. & Hunt, R., 1975. Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.* 63:393-422.
- Hanley, M.E., Fenner, M., Whibley, H. & Darvill, B., 2004. Early plant growth: identifying the end point of the seedling phase. *New Phytol.* 163: 61-66.
- Harmer, R., 1990. Relation of shoot growth phase in seedling oak to development of the tap root, lateral roots and fine root tips. *New Phytol.* 111:23-27.
- Hebert, Y.; Guingo, E. & Loudet, O., 2001. The response of root/shoot partitioning and root morphology to light reduction in maize genotypes. *Crop Sci.* 41:363-371.
- Ho, L.C., 1976. The relationship between the rates of carbon transport and photosynthesis in tomato leaves. *J. Exp. Bot.* 27:87-97.

- Ho, L.C., 1978. The regulation of carbon transport and the carbon balance of mature tomato leaves. *Ann. Bot.* 42:155-164.
- Hoagland, D.R. & Arnon, D.I., 1938. The water-culture method for growing plants without soil. *California Agr Exp. Sta. Circ.* 347.
- Honkanen, T., Haukioja, E. & Suomela, J., 1994. Effects of simulated defoliation and debudding on needle and shoot growth in scots pine (*Pinus sylvestris*): implications of plant source-sink relationships for plant-herbivore studies. *Func. Ecol.* 8:631-639.
- Howe, H.F. & Richter W.M., 1982. Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*: a within and between tree analysis. *Oecologia* 53:347-351.
- Huante, P. & Rincón, E., 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113:53-56.
- Huber, S.C., 1983. Relation between photosynthetic starch formation and dry-weight partitioning between the shoot and root. *Can. J. Bot.* 61:2709-2716.
- Hulbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monog.* 54:187-211.
- Hunt, R., 1982. *Plant Growth Curves: The Functional Approaches to Plant Growth Analysis.* Edward Arnold Publishers, London, 246 p.
- Jurado, E., Westoby, M., 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid *Aust. J. Ecol.* 80:205-214.

- Kharkina, T.G., Ottosen, C.O. & Rosenqvist, E., 1999. Effects of root restriction on the growth and physiology of cucumber plants. *Physiol. Plant.* 105:434-441.
- King, D.A., 1990. Allometry of saplings and understorey trees of a panamanian forest. *Func. Ecol.* 4:27-32.
- King, D.A., 1991. Correlations between biomass allocation, relative growth rate and light environment in tropical forest saplings. *Func. Ecol.* 5:485-492.
- King, D.A., 1994. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a panamanian forest. *Am. J. Bot.* 81:948-957.
- Kitajima, K., 1992. Relationship between photosynthesis and thickness of cotyledons for tropical tree species. *Func. Ecol.* 6:582-589.
- Kitajima, K., 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98:419-428.
- Kitajima, K., 1996. Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedlings, In: *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings* (M.D. Swaine, ed.), UNESCO and Parthenon Publishing group, Paris, pp.193-210.
- Kitajima, K., 2002. Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. *Func. Ecol.* 16:433-444.
- Kitajima, K. & Fenner, M, 2000. Ecology of seedling regeneration. In: *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. (M. Fenner, ed.), 2nd Edition, CABI Publishing, Wallingford, pp.280-291.

- Kobe, R.K., 1997. Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Oikos* 80:226-233.
- Koch, K.E., 1996. Carbohydrate-modulated gene expression in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 47:509-539.
- Kohyama T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. *Func. Ecol.* 1: 399-404.
- Komor, E., 2000. Source physiology and assimilate transport: the interaction of sucrose metabolism, starch storage and phloem export in source leaves and the effects on sugar status in phloem. *Aust. J. Plant Physiol.* 27:497-505.
- Korner, C.H., 1991. Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. *Func. Ecol.* 5:162–173.
- Kozlowski, T.T. 1992. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *Bot. Rev.* 58: 109-184.
- Lacointe, A., 2000. Carbon allocation among tree organs: a review of basic processes and representation in functional-structural models. *Ann. For. Sci.* 57:521-534.
- Lambers, H., 1987. Does variation in photosynthetic rate explain variation in growth rate and yield ? *Neerl. J. Agric. Sci.* 35:505-519.
- Lambers, H. & Poorter, H., 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res.* 23:187-261.

- Lambers, H. & Posthumus, F., 1980. The effect of light intensity and relative humidity on growth rate and roots respiration of *Plantago lanceolata* and *Zea mays*. J. Exp. Bot. 31:1621-1630.
- Landsberg, J.J., Waring, R.H. & Coops N.C., 2003. Performance of the forest productivity model 3-PG applied to a wide range of forest types. For. Ecol. Manag. 172:199-214.
- Lei, T.T. & Lechowicz, M.J., 1998. Diverse responses of maple saplings to forest light regimes. Annals Bot. 82: 9-19.
- Leishman, M.R. & Westoby, M., 1994. The role of large seeds in shaded conditions: experimental evidence. Func. Ecol. 8:205-214.
- Li, B. Geiger, D.R & Shieh, W., 1992. Evidence for circadian regulation of starch and sucrose synthesis in sugar beet leaves. Plant Physiol. 99:1393-1399.
- Loach, K., 1970. Shade tolerance in tree seedlings. II. Growth analysis of tree seedlings raised under artificial shade. New Phytol. 69:273-286.
- Loescher, W.H., McCamant, T. & Keller J.D., 1990. Carbohydrate reserves, translocation, and storage of woody plant roots. Hort. Sci. 25:274-281.
- Lorenzi, H., 1992. Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Nativas do Brasil. Editora Plantarum, Nova Odessa, 368 p.
- Lupke, B.V., 1998. Silvicultural methods of oak regenerations with special respect to shade tolerant mixed species. For. Ecol. Manage. 106:19-26.

- Machado, R.C.R., Muller, M.W. & Barreto, E.W.S., 1989. Variações diurnas no teor de amido e de açúcar solúveis em folhas de cacau (*Theobroma cacao* L.). Rev. Bras. Fisiol. Veg. 1:163-167.
- McCready, R.M., Guggolz, J., Silveira, V. & Owens, H.H., 1950. Determination of starch and amylose in vegetables. Analyt. Chem. 22:1156-1158.
- Mc Naughton, S.J., 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. Oikos 40:329-336.
- Merouani, H., Branco, C. Almeida, M.H. & Pereira, J.S., 2001. Effects of acorn storage duration and parental tree on emergence and physiological status of coark oak (*Quercus suber* L.) seedlings. Ann. For. Sci. 58:543-554.
- Minchin, P.E.H. & Lacoite, A., 2005. New understanding on phloem physiology and possible consequences for modeling long-distance carbon transport. New Phytol. 166:705-708.
- Minchin, P.E.H, Thorpe, M.R. & Farrar, J.F., 1996. What determines carbon partitioning between competing sinks. J. Exp. Bot. 47:1293-1296.
- Minchin, P.E.H, Thorpe, M.R. & Farrar, J.F., 1994. Short-term control of root: shoot partitioning. J. Exp. Bot. 45:615-622.
- Minchin, P.E.H, Thorpe, M.R. & Farrar, J.F., 1993. A simple mechanistic model of phloem transport which explains sink priority. J. Exp. Bot. 44:947-955.

- Montgomery, R., 2004. Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. *Tree Physiol.* 24:155-167.
- Mori, T., Nakashizuka, T., Sumizono, T. & Yap, S.K., 1980. Growth and photosynthetic responses to temperature in several malasian tree species. *J. Trop. For. Sci.* 3:44-57.
- Müller, I. Schmid, B. & Weiner, J., 2000. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspect Plant Ecol. Evol. Syst.* 3:115-127.
- Mulligan, D. & Patrick, J.W., 1985. Carbon and phosphorus assimilation and deployment in *Eucalyptus pilularis* Smith seedlings with special reference to the role of the cotyledons. *Aust. J. Bot.* 33:485-496.
- Naidu, S.L. & De Lucia, E.H., 1997. Growth, allocation and water relations of shade-grown *Quercus rubra* L. saplings exposed to a late-season canopy gap. *Ann. Bot.* 80:335-344.
- Nicotra, A.B., Chazdon, R.L. & Iriarte, S.V.B., 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80:1908-1926.
- Niinemets, U., 1998. Are compound-leaved woody species inherently shade-intolerant? An analysis of species ecological requirements and foliar support costs. *Plant Ecol.* 134:1-11.
- Oberbauer, S.F. 1985., Plant water relations of selected species in wet and dry tropical lowland forest in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 33:137:142

- Osborne, B.A., Clabby, G.T., Horsley, D. & Nolan, P.F., 1994. Is acclimation required for success in high light environments? A case study using *Mycelis muralis* (L.) Dumort (Asteraceae). *New Phytol.* 127:63-75.
- Osmond, C.B., 1987. Photosynthesis and carbon economy of plants. *New Phytol.* 106:161-165.
- Osunkoya, O.O., Ash, J.E., Hopkins, M.S. & Grahah, A., 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rainf-orest tree species in northern Queensland. *J. Ecol.* 82:149-163.
- Paz, H. & Martínez-Ramos, M., 2003. Seed mass and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* 84:439-450.
- Pimentel-Gomes, F. 1990. *Curso de Estatística Experimental*. 13<sup>a</sup> ed., Nobel, Piracicaba, 468p.
- Poorter, L., 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Func. Ecol.* 13:396-410.
- Poorter, H., 1989. Plant growth analysis: towards a synthesis of the classical and the functional approach. *Physiol. Plant.* 75:237-244.
- Poorter, H. & Nagel O., 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Aust. J. Plant Physiol.* 27:595-607.

- Poorter, H. & Remkes, C., 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*. 83:553-559.
- Poorter, H. & Van der Werf, A., 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. IN: *Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences*. (H. Lambers, H. Poorter and M.M.I. Van Vuuren, eds), Backhys Publishers, Leiden, pp. 309-336.
- Puettmann, J.K. & Saunders, M.R., 2001. Patterns of growth compensation in eastern white pine (*Pinus strobus* L.): the influence of herbivory intensity and competitive environments. *Oecologia* 129:376-384.
- Reich, P.H., Tjoelker, M.G., Walters, M.B., Vanderklein, D.W. & Buschena, C., 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Func. Ecol.* 12:327-338.
- Rodrigues, R.R., 1995. A sucessão florestal. IN: *Ecologia e Preservação de uma Floresta Tropical Urbana, Reserva de Santa Genebra* (P.C. Morellato & H.F. Leitão Filho eds.) Editora da UNICAMP, Campinas, pp.30-35.
- Santos, H.P. & Buckeridge, M.S., 2004. The role of the storage carbon of cotyledons in the establishment of seedlings of *Hymenaea courbaril* under different light conditions. *Ann. Bot.* 94:814-830.

- Schulze, W. Stitt, M. Schulze, E-D., Neuhaus, H.E. & Fichter, K., 1991. A quantification of the significance of assimilatory starch for the growth of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Plant Physiol.* 95:890-895.
- Shipley, B., 2002. Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: relationship with daily irradiance. *Func. Ecol.* 16:682-689.
- Shipley, B. & Meziane, D., 2002. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Func. Ecol.* 16:326-331.
- Silvertown, J. & Gordon, D.M., 1989. A framework for the analysis of plant behaviour. *Ann. Rev.Ecol. Syst.* 20:349-366.
- Silvertown, J.W., Franco, M., Pisanty, I. & Mendoza, A., 1993. Comparative plant demography- relative importance of lifecycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *J. Ecol.* 81:465-476.
- Silvestrine, M., 2000. Fotossíntese e acúmulo de biomassa em plantas jovens de duas espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos (pioneira x climática) de uma floresta estacional semidecidual. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil, tese de Mestrado.
- Smith, A.M., Zeeman, S.C. & Smith, S.M., 2005. Starch degradation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 56:73-98.
- Smith, J.L. & Paul, E.A., 1988. Use of an in situ labeling technique for the determination of seasonal <sup>14</sup>C distribution in ponderosa pine. *Plant Soil* 106:221-229.

- Sonesson, L.K., 1994. Growth and survival after cotyledon removal in *Quercus robur* seedlings, grown in different natural soil types. *Oikos* 69:65-70.
- Souza, R.P. & Valio I.F.M., 1999. Carbon translocation as affected by shade in saplings of shade tolerant and intolerant species. *Biol. Plant.* 42: 631-636.
- Souza, R.P. & Valio I.F.M., 2003. Seedling growth of fifteen brazilian tropical tree species differing in successional status. *Rev. Bras. Bot.* 26:35-47.
- Souza, V. S. & Lorenzi, H., 2005. *Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II*, Instituto Plantarum, Nova Odessa, 640p.
- Stitt, M., Wirtz, W., Gerhardt, R., Heldt, H.W., Spenser, Ca. W. & Foyer, Ch., 1985. A comparative study of metabolite levels in plant leaf material in the dark. *Planta* 166:354-364.
- Straus-Debenedetti, S. & Bazzaz, F.A. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. IN: *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. (S.S. Mulkey, R.L. Chazdon & A.P. Smith, eds.), Chapman Hall, New York, pp.162-186.
- Strauss, S.Y. & Agrawal, A.A., 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol. Evol.* 14:179-185.
- Sultan, S.E., 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evol. Biol.* 21:127-178.
- Swaine, M. & Whitmore, T.C., 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.

- Thornley, J.H.M., 1995. Shoot: root allocation with respect to C, N and P: an investigation and comparison of resistance and teleonomic models. *Ann. Bot.* 75:391-405.
- Thornley, J.H.M., 1972. A balanced quantitative model for root: shoots ratios in vegetative plants. *Ann. Bot.* 36:431-441.
- Urbas, P. & Zobel, K. 2000. Adaptive and inevitable morphological of three herbaceous species in a multi-species community: Field experiment with manipulated nutrients and light. *Acta Oecol.* 21: 139-147.
- Valio, I.F.M., 2001. Effects of shading and removal of plant parts on growth of *Trema micrantha* seedlings. *Tree Physiol.* 21:65-70.
- Valladares, F., Wright, S.J., Lasso, E. Kitajima, J. & Pearcy, R.W., 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rain forest. *Ecology* 81:1925-1936.
- Veenendaal, E.M.; Swaine, M.D.; Lecha, R.T.; Walsh, M.F.; Abebrese, I.K. & Owusu-Afriyie, K., 1996. Responses of West African Forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. *Func. Ecol.* 10:401-511.
- Wahid, A., Rasul, E., Rao, A. ur-R. & Iqbal, R.M., 1997. Photosynthesis in leaf, stem, flower, and fruit. IN: *Handbook of Photosynthesis* (Mohammad Pessaraki, ed.), Marcel Dekker Inc., New York, pp.623-660.
- Wandera, J.L, Richards, J.H. & Mueller, R.J., 1992. The relationships between relative growth rate, meristematic potential and compensatory growth of semiarid-land shrubs. *Oecologia* 90:391-398.

- Westoby, M. Jurado, E. & Leishman M., 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Tree* 7: 368-372.
- Whitmore, T.C., 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.
- Whitmore, T.C., 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestion for further enquiry. IN: *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings* (M.D. Swaine, ed.), UNESCO and Parthenon Publishing group, Paris, pp. 3-39.
- Zeeman, S.C. & ap Rees, T., 1999. Changes in carbohydrate metabolism and assimilate export in starch-excess mutants of *Arabidopsis*. *Plant Cell Env.* 22:1445-1453.