

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

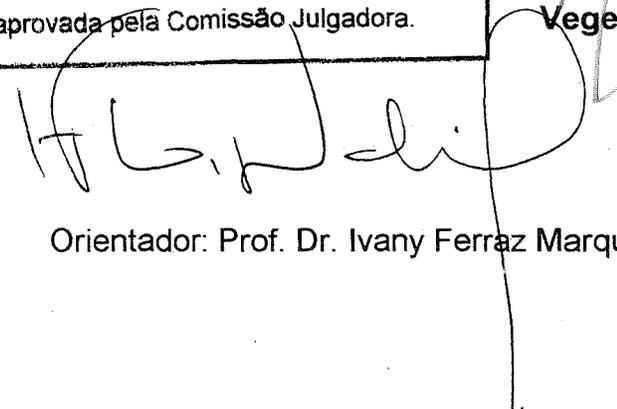


MARLUCI MUNDIN ABRÃO

RELAÇÃO ENTRE O TAMANHO DA SEMENTE, A MORFOLOGIA FUNCIONAL
DOS COTILÉDONES E A TOLERÂNCIA A DIFERENTES NÍVEIS DE
SOMBREAMENTO EM ESPÉCIES DE FLORESTAS TROPICAIS.

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Marluci Mundin
Abraão
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas, para a
Obtenção do Título de Doutor em Biologia
Vegetal.


Orientador: Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio

Campinas, 2007.

UNIDADE BC
Nº CHAMADA: _____
T/UNICAMP Ab-84r
V. _____ EX. _____
TOMBO BCCL 73864
PROC 16.193-07
C _____ D α
PREÇO 11,00
DATA 28-8-07
BIB-ID 430083

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

| | |
|---------------------------------------|---|
| <p>Ab87r <i>Ab-84r</i></p> | <p>Abrão, Marlucci Mundin Relação entre o tamanho da semente, a morfologia funcional dos cotilédones e a tolerância a diferentes níveis de sombreamento em sete espécies de florestas tropicais / Marlucci Mundin Abrão. – Campinas, SP: [s.n.], 2007. <i>+ pag. nota</i></p> <p>Orientador: Ivany Ferraz Marques Valio. Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.</p> <p>1. Plantas – Efeito da luz. 2. Sementes - Tamanho. 3. Cotilédones. 4. Ecofisiologia vegetal. 5. Crescimento (Plantas). I. Valio, Ivany Ferraz Marques. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.</p> <p>(rcdt/ib)</p> |
|---------------------------------------|---|

Título em inglês: Relation between the size seed, the functional morphology of the cotyledons and the tolerance to different light conditions in seven tree species from tropical forest.

Palavras-chave em inglês: Plants – Effect of light on; Seeds - Size; Cotyledons; Plant ecophysiology; Growth (Plants).

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Doutora em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: Ivany Ferraz Marques Valio, Marlene Aparecida Schiavinato, Jorge Vega, Victor Jose Mendes Cardoso, Amauri Alves de Alvarenga.

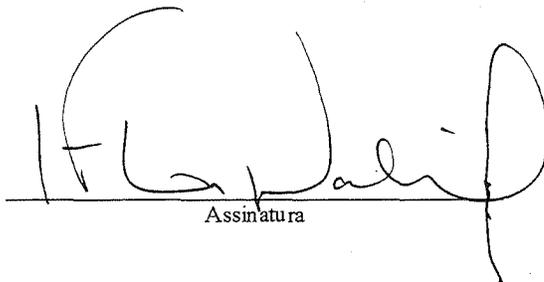
Data da defesa: 27/04/2007.

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal.

Campinas, 27 de abril de 2007

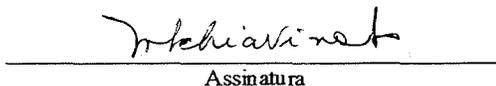
BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Valio (Orientador)



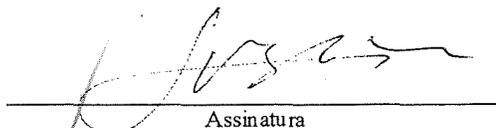
Assinatura

Profa. Dra. Marlene Aparecida Schiavinato



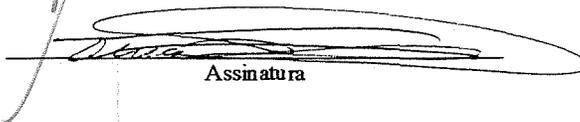
Assinatura

Prof. Dr. Jorge Vega



Assinatura

Prof. Dr. Victor José Mendes Cardoso



Assinatura

Prof. Dr. Amauri Alves de Alvarenga



Assinatura

Profa. Dra. Claudia Regina Baptista Haddad

Assinatura

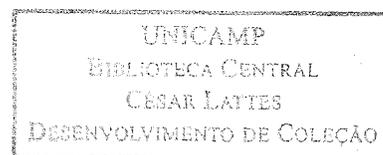
Prof. Dr. Ladaslav Sodek

Assinatura

Profa. Dra. Maria Cristina Sanches

Assinatura

200739784



AGRADECIMENTOS

Quero manifestar a minha gratidão,

ao Prof. Dr. Ivany F. M. Válio, pela paciência e atenção durante todos esses anos de aprendizado e sobretudo pela amizade que sempre serão lembradas com muito carinho. O meu muito obrigado pela orientação e por tudo que aprendi.

à Prof. Dra. Lílian Zaidan e aos professores Dr. Victor José Mendes Cardoso e Dr. Jorge Vega pelas críticas e sugestões durante a Pré-banca que tanto contribuíram para uma melhor apresentação deste trabalho, e principalmente pela paciência na leitura.

aos membros da Banca, Dr. Ivany F. M. Válio, Dra. Marlene A. Schiavinato, Dr. Jorge Veja, Dr. Victor José Mendes Cardoso e Dr. Amauri A. de Alvarenga pela disposição e interesse.

à Dra. Eliana Chagas, pela sua amizade e valiosa ajuda na leitura deste trabalho e no abstract, o meu muito obrigado.

aos amigos, aos funcionários e professores do Departamento de Fisiologia Vegetal, pelos conhecimentos transmitidos, pela amizade conquistada ao longo destes anos.

ao Carlos, à Sandy, à Sandra, ao Giulio, à Maria Cristina, à Milene, à Renita, ao Luciano, ao Fabiano, ao Milton, à Célia, à Elenira, ao Fábio, à Ana, ao Javier, à Janete, à Salete à Ângela, à Luzia, à Silvana, ao Rodrigo, ao Jurandir, à Eveline, à Rubia, à Jane, à Clara, à Flavia, à Ilka, enfim ... por todos os companheiros, pela agradável convivência e assistência, por aqueles que tenha me esquecido.ii

ao CNPq pela bolsa concedida.

ao Antonio e à Ilda , meus pais, pela força e incentivo e principalmente pela realização deste sonho.

à Bila, à Márcia e ao Toninho meus irmãos pelo apoio e carinho.

ao Julio, meu namorado pelo apoio e carinho durante a realização deste trabalho.

| CONTEÚDO | Página |
|--|-----------|
| Lista de Figuras | iv |
| Lista de Tabelas | xiii |
| Lista de Abreviaturas | xv |
| Resumo | xvi |
| Abstract | xviii |
| 1.INTRODUÇÃO | 01 |
| 2.OBJETIVOS | 25 |
| 3.MATERIAL E MÉTODOS | 26 |
| 3.1 Estudo entre o tamanho da semente, morfologia funcional dos cotilédones e o crescimento inicial das plântulas em diferentes níveis de sombreamento. | 26 |
| 3.1. Espécies Estudadas | 26 |
| 3.1.2Obtenção das plântulas | 27 |
| 3.1.3 Condições experimentais | 27 |
| 3.1.4 Avaliação de crescimento | 28 |
| 3.1.5 Altura, número de folhas e área foliar | 28 |
| 3.1.6 Matéria seca, razão raiz/parte aérea | 29 |
| 3.1.7Área foliar específica, razão de área foliar, razão da massa seca das folhas, caule e raiz | 29 |
| 3.1.8 Taxa de crescimento relativo | |
| 3.1.9 Relação entre a massa da semente e a taxa de crescimento relativo | 30 |
| 3.2 Conteúdo de clorofila e carotenóides | 31 |
| Efeito da remoção total e parcial dos cotilédones | 31 |
| 3.3 Crescimento com remoção dos cotilédones em condições de sombrea <u>mento</u> | 31 |
| 3.3.1 Obtenção das plântulas | 31 |

| | |
|--|----|
| 3.3.2 Condições experimentais | 31 |
| 3.3.3 Altura, número de folhas e área foliar | 32 |
| 3.3.4 Matéria seca, razão raiz/parte aérea | 32 |
| 3.3.5 Área foliar específica, razão de área foliar e razões de massa do Caule, folhas e da raiz | 32 |
| 3.3.6 Análise de dados | 33 |
| 4. RESULTADOS | |
| Estudo entre o tamanho da semente, morfologia funcional dos cotilédones e o crescimento inicial das plântulas em diferentes níveis de sombreamento. | |
| 4.1 Avaliação inicial dos parâmetros de crescimento | 34 |
| 4.1.2 Altura e Número de Folhas | 34 |
| 4.1.3 Área foliar específica e Razão de área foliar | 37 |
| 4.1.4 Matéria seca da parte aérea e da raiz | 39 |
| 4.1.5 Massa seca total e Razão raiz/parte aérea | 41 |
| 4.1.6 Taxa de crescimento relativo | 43 |
| 4.1.7 Relação entre a massa da semente e a taxa de crescimento relativo | 45 |
| 4.1.8 Conteúdo de clorofila e carotenóides | 48 |
| 4.2 Efeito da remoção total e parcial dos cotilédones | 51 |
| 4.2.1 Altura | 51 |
| 4.2.2 Área foliar total | 52 |
| 4.2.3 Massa seca das folhas | 53 |
| 4.2.4 Massa seca do caule | 55 |
| 4.2.5 Massa seca da raiz | 56 |
| 4.2.6 Massa seca total | 57 |
| 4.2.7 Razão raiz/parte aérea | 58 |
| 4.2.8 Razões de massa seca das folhas (RMF), do caule (RMC), e da raiz (RMR) | 60 |
| 5.0 DISCUSSÃO | 64 |

| | |
|---|----|
| 5.1 Estudo comparativo entre o tamanho da semente, morfologia funcional dos cotilédones e o crescimento inicial das plântulas em diferentes níveis de sombreamento | 64 |
| 5.2 Efeito da remoção dos cotilédones no crescimento | 76 |
| 6.0 CONSIDERAÇÕES FINAIS | 81 |
| 7.0 LITERATURA CITADA | 83 |

Figura 1: Altura de sete espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus* , com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições de intensidade luminosa: 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). 34

Figura 2: Número de folhas de sete espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus*, com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições de intensidade luminosa: 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). 35

Figura 3: Área foliar específica de seis espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, , *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus* , com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições de intensidade luminosa: 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). 37

Figura 4: Razão de área foliar de seis espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus*) , com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições de intensidade luminosa: 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). 38

Figura 5: Massa seca de folhas de sete espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus* , com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições de intensidade luminosa: 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). 39

Figura 6: Massa seca do caule de sete espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus* , com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições de intensidade luminosa: 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). 40

Figura 7: Massa seca de raiz de sete espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonch-Lonchocarpus muehlbergianus*) , com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições de intensidade luminosa: 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). 41

Figura8: Massa seca total de sete espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus* , com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições de intensidade luminosa: 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). 42

Figura 9: Razão raiz/parte aérea de sete espécies arbóreas -*Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton*

priscus, *Enterolobium contortisiliquum* *Lonchocarpus muehlbergianus*), com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições de intensidade luminosa 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). 42

Figura 10: Relação entre a massa da semente e a taxa de crescimento de sete espécies arbóreas de florestas tropicais após cinco semanas de tratamento com 50% (A), 10% (B) e 1% (C) da DFF. 46

Figura 11: Relação entre a massa da semente e a taxa de crescimento de sete espécies arbóreas de florestas tropicais após dez semanas com 50% (A), 10% (B) e 1% (C) da DFF. 47

Figura 12: Altura das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria* *Hybanthus atropurpureus*, *Tabebuia chrysotrica* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total ou parcial dos cotilédones mantidas por dez semanas a 50% (A) e 1%(B) de intensidade luminosa. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). 51

Figura 13: Área foliar total das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus atropurpureus*, *Tabebuia chrysotrica* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total ou parcial dos cotilédones mantidas por 10 semanas a 50 (A) e 1%(B) de intensidade luminosa. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). 53

Figura 14: Massa seca das folhas das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus atropurpureus*, *Tabebuia chrysotrica* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total ou parcial dos cotilédones mantidas por 10 semanas a 50 (A) e 1%(B) de intensidade luminosa. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). 54

Figura 15: Massa seca do caule das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponario*, *Hybanthus atropurpureus*, *Tabebuia chrysotrica* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total ou parcial dos cotilédones mantidas por 10 semanas a 50 (A) e 1%(B) de intensidade luminosa. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). 55

Figura 16: Massa seca de raiz das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus atropurpureus*, *Tabebuia chrysotrica* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total ou parcial dos cotilédones mantidas por 10 semanas a 50 (A) e 1%(B) de intensidade luminosa. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). 57

Figura 17: Massa seca total das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus atropurpureus*, *Tabebuia chrysotrica* e *Pseudobombax grandiflorum* após a remoção total ou parcial dos cotilédones mantidas por 10 semanas a 50 (A) e 1%(B) de DFF. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). 58

Lista de Tabelas

Página

Tabela 1: Informações sobre as espécies estudadas. Estádio Sucessional, Morfologia da Plântula, Hábito, Massa seca da semente em mg. 26

Tabela 2: Taxa de Crescimento Relativo de sete espécies arbóreas (*Hym- Hymenaea courbaril*, *Schy- Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tab -Tabebuia chrysotricha*, *C.pris- Croton priscus*, *Ent- Enterolobium contortisiliquum* e *Lonch-Lonchocarpus muehlbergianus*), com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições de intensidade luminosa: 50, 10 e 1%. 44

Tabela 3: Teores de clorofila a, b, total em mgg^{-1} de massa fresca razão de clorofila a/b e carotenóides totais (mgg^{-1} de massa fresca) em plantas de *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus* , com cinco semanas de tratamento em diferentes condições de 50, 10 e 1% DFF. 49

Tabela 4: Teores de clorofila a, b, total em mgg^{-1} de massa fresca, razão de clorofila a/b e carotenóides totais (mgg^{-1} de massa fresca) em plantas de *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus*, com dez semanas de tratamento em diferentes condições de 50, 10 e 1% DFF. 50

Tabela 5: Razão R/PA das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus atropurpureus*, *Tabebuia chrysotricha* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total e parcial dos cotilédones mantidos por dez semanas a 50% e 1% da DFF. 59

Tabela 6: Razão de massa foliar (RMR) das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus atropurpureus*, *Tabebuia chrysotrica* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total e parcial dos cotilédones mantidos por dez semanas a 50% e 1% da DFF. 61

Tabela 7: Razão da massa do caule (RMC) das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus atropurpureus*, *Tabebuia chrysotrica* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total e parcial dos cotilédones mantidos por dez semanas a 50% e 1% da DFF. 62

Tabela 8: Razão da massa da raiz (RMR) das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus atropurpureus*, *Tabebuia chrysotrica* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total e parcial dos cotilédones mantidos por dez semanas a 50% e 1% da DFF. 63

Lista de abreviaturas

| | |
|------|---|
| DFF | densidade de fluxo de fótons em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na faixa dos 400-700nm |
| V/VE | razão vermelho/vermelho extremo |
| RMF | razão de massa foliar |
| RMC | razão de massa do caule |
| RMR | razão de massa da raiz |
| R/PA | razão raiz/parte aérea |
| AFE | área foliar específica(cm^2g^{-1}) |
| RAF | razão de área foliar(cm^2g^{-1}) |
| TCR | taxa de crescimento relativo ($\text{mg g}^{-1} \text{dia}^{-1}$) |

RESUMO

A luz tem sido considerada como o principal fator que influencia os processos de crescimento e sobrevivência das plântulas em florestas tropicais. O grau de tolerância à sombra pode ser importante na capacidade das espécies se ajustarem a condições ambientais predominantes, uma vez que a germinação e o estabelecimento das plântulas são fases cruciais para o sucesso da espécie, porque é nesta fase que se verificam as maiores taxas de mortalidade. O objetivo geral deste trabalho foi avaliar algumas respostas de crescimento de sete espécies arbóreas tropicais sob diferentes níveis de sombreamento. A primeira etapa foi relacionar o tamanho da semente e a morfologia funcional dos cotilédones quanto à tolerância aos diferentes níveis de sombreamento. A segunda etapa foi estudar o efeito da remoção total e parcial dos cotilédones de cinco espécies quanto ao crescimento inicial das plântulas.

De modo geral, o sombreamento promoveu um conjunto de respostas que incluíram redução da altura, redução do número de folhas, aumento na área foliar específica (AFE) e razão de área foliar (RAF), quando comparadas com as plantas mantidas sob 50% da densidade de fluxo de fótons (DFF), com cinco e dez semanas de tratamento. Foi observado um acúmulo de biomassa das folhas, em *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha* e *Enterolobium contorttisiliquum*, em 10% e 1% da DFF, quando comparado com as plantas em 50%, após cinco semanas. Após dez semanas de tratamento observou-se maior acúmulo de massa

seca das folhas conforme aumentava o sombreamento, com exceção de *Hymenaea courbaril*. A produção de biomassa do caule aumentou quando as plantas foram mantidas a 10% e 1% da DFF, em comparação com as plantas mantidas sob 50%. As plantas mantidas sob 50% da DFF, mostraram maior produção de biomassa na raiz quando comparadas com as plantas a 10% 1% da DFF.

A produção da massa seca total nas plantas crescidas sob 10% e 1% da DFF foi bastante reduzida em relação a 50% da DFF, após cinco e dez semanas. Em relação ao direcionamento dos fotossintatos entre a raiz e a parte aérea as plântulas investiram em mais biomassa para a parte aérea em qualquer situação. As taxas de crescimento relativo foram menores quando as plântulas foram mantidas a 10% e 1% da DFF após cinco e dez semanas.

Quanto ao conteúdo de clorofila a, clorofila b e clorofila total, notou-se um aumento nas folhas das sete espécies estudadas com o aumento do sombreamento. Porém este aumento também refletiu em alterações da razão clorofila a/b e carotenóides quando as folhas foram submetidas à radiação de 10% e 1 % nos dois períodos. Com dez semanas de tratamento o conteúdo de carotenóides foi maior quando receberam 10% e 1% da DFF. No entanto, este aumento não foi observado na razão carotenóides/ clorofila com o aumento do sombreamento nos dois tratamentos.

A remoção total e parcial dos cotilédones prejudicou o crescimento das cinco espécies estudadas, apontando para a importância deste órgão no estabelecimento inicial da plântula.

Abstract

Light have been considered as the main factor which affects the growth and survival of seedlings in tropical forests. Tolerance to shade may be important to the adjustments in habitat because the germination and the establishment of the seedlings are very important to the success of the species.

We had examined some effects of different light regimes on growth of seven tree tropical species. In the first step how the size of the seed and the functional morphology of the cotyledons were affected to different solar irradiance levels. In the second step, we analysed the effect of the total and parcial removal of the cotyledons on five of these tree species in relation to their growth.

In general, reduction of irradiance decreased height and number of leaves, and increased in specific leaf area (SLA) and leaf area ratio (LAR) when compared to the plants under solar irradiance in five and ten weeks of treatment.

An accumulation of leaf biomass was verified in *S. parahyba*, *P. gonoacantha* and *E. contortisiliquum*, under 10% and 1% of solar irradiance in relation to plants under 50% after five weeks of treatment. After ten weeks of treatment it was observed an accumulation of dry mass as the shadow increased, exception to *H. courbaril*. The stem biomass increased when plants were exposed to 10% and 1% of solar irradiance in relation to the plants under 50%. These plants showed increase in root biomass when compared to the others under 10% and 1% of solar irradiance.

The total dry mass of the plants under 10% and 1% of solar irradiance was very reduced in relation to the plants under 50%, after five and ten weeks.

The growth of aerial part of the seedlings was enhanced in relation to root biomass. The relative growth rate was inferior compared to seedlings of 50%, growing 10% and 1% of solar irradiance after five and ten weeks.

As the shadon increased, the a, b and total chlorophyll content of the seven species studied increased. This increase caused alterations in the a/b chlorophyll ratio and carotenoids when the leaves were submitted to 10% and 1% of solar radiance in five and ten weeks. The carotenoid content was higher under 10% and 1% of solar irradiance. However, this increase was not observed in the carotenoid - chlorophyll ratio under shade in both treatments.

The total and parcial removal of the cotyledons reduced the growth of the five species studied, showing the importance of this organ in the initial of the establishment of the seedlings.

1. INTRODUÇÃO

Uma das principais características das florestas tropicais é o contraste entre o ambiente escuro abaixo do dossel e a luminosidade acima das árvores e clareiras. Numerosas variações na intensidade luminosa são encontradas no interior das florestas; a queda natural de uma árvore irá causar a formação de uma clareira e com isso um mosaico de luz é formado. Quando não refletida diretamente da superfície superior da floresta, a luz pode tanto ser transmitida através das folhas, como passar por entre elas formando os feixes de luz, os quais variam continuamente em tamanho e intensidade no decorrer do ano (Richards, 1952).

Em locais abertos, como clareiras e bordas, a variabilidade ambiental é maior que aquela encontrada no interior da floresta coberta pelo dossel (sub-bosque). Na primeira situação, a energia da luz não é alterada e ocorre maior flutuação de temperatura. Por outro lado, no sub-bosque, a troca de energia se dá nas folhas das camadas superiores, as flutuações de temperatura são tamponadas pela própria vegetação e a luz é fortemente esgotada nos comprimentos de onda fotossinteticamente ativos e é alta na região do vermelho – extremo (Bazzaz, 1979).

Existe um grande espectro de tamanhos de clareiras, e dependendo da maneira como estas são formadas, as condições microclimáticas podem se assemelhar às condições encontradas no sub-bosque. Logo, o ambiente das florestas tropicais mostra contrastes especiais em temperatura, déficit de pressão de vapor d'água e radiação, que se formam horizontalmente ao longo de um contínuo entre clareira e sub-bosque, e verticalmente do chão da floresta ao topo do dossel (Chazdon *et al.*, 1996).

Esta heterogeneidade opera também em escalas temporais. Mudanças sazonais e diurnas de radiação que ocorrem nas grandes clareiras acontecem em função das posições do sol e dos padrões de cobertura de nuvens e precipitação (Lee, 1987; Raich, 1989), enquanto no sub-bosque as alterações são devidos aos fachos de luz de alta intensidade que pontuam o chão da floresta em curto espaço de tempo (Chazdon, 1988; Chazdon & Pearcy, 1991; Chazdon *et al.*, 1996). Medidas feitas em florestas tropicais úmidas mostraram que a intensidade média da radiação que atinge o sub – bosque está entre $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de fótons na faixa dos 400-700 nm ou 1 a 3% da radiação natural. Esta radiação natural pode alcançar mais de 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. (Chazdon *et al.*, 1996 citado por Lee *et al.*, 1996).

A passagem da luz através do dossel altera também a sua qualidade. As folhas absorvem 80 a 90% da luz visível, mas pouco dos comprimentos de onda acima dos 700nm. A folhagem então funciona como um filtro seletivo, particularmente alterando a razão dos comprimentos de onda na região do vermelho e vermelho extremo (Lee *et al.*, 1996).

A luz tem sido considerada como o principal fator que influencia os processos de crescimento e sobrevivência de plantas de florestas tropicais (Denslow *et al.*, 1990; Chazdon *et al.*, 1996; Lee *et al.*, 1996; Souza & Válio, 2001). As perturbações ocasionadas por queda de árvores são consideradas fundamentais para o processo de sucessão (Denslow, 1987), que consiste na substituição de espécies arbóreas ao longo do tempo, resultando em modificações no microclima da floresta (Lebrón, 1979). Tal substituição depende das características das espécies envolvidas e

apresentam altas taxas de crescimento em ambientes abertos e sobrevivência sob ambiente sombreado (Poulson & Platt, 1989; Lusk & Del Pozo, 2002).

Tem sido observado que a sucessão tropical tem sido vista ocorrer muito mais dinamicamente do que a sucessão em regiões temperadas, e o papel da formação e o preenchimento de clareiras são reconhecidos por terem grande influência na estrutura da comunidade. Do ponto de vista ecológico, o resultado mais importante da formação de clareiras é que diferentes espécies têm sucesso em clareiras de diferentes tamanhos (Pickett, 1983). O tamanho das clareiras formadas é de fundamental importância na reposição das espécies, uma vez que, quanto maior o seu tamanho, maior é a radiação solar que atinge o chão da floresta e maiores são as mudanças em outras características do microclima em relação ao ambiente sob o dossel (Swaine & Whitmore, 1988).

Segundo Whitmore (1989), a classificação de uma espécie em um grupo ou em outro deve ser baseada na ecologia de suas sementes e plântulas. Tal observação está ligada ao fato de que a germinação e o estabelecimento das plântulas são as fases cruciais para o sucesso da espécie, porque nelas se verificam as maiores taxas de mortalidade (Denslow, 1980) e, portanto, são as fases que sofrem os maiores efeitos das pressões seletivas do ambiente (Silvestrini, 2000).

Baseadas em suas características de história de vida, as espécies das florestas tropicais têm sido categorizadas em dois grupos: as que demandam luz ou de início de sucessão (também chamadas de pioneiras) e as tolerantes à sombra ou de sucessão tardia (também chamadas secundárias) (Swaine & Whitmore, 1988; Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996). No primeiro grupo, as sementes germinam e as plantas

sobrevivem somente em clareiras, enquanto as plantas juvenis das espécies tolerantes sobrevivem bem no ambiente sombreado do sub-bosque (Kitajima, 1996). Porém, existe um consenso de que estes padrões são simplistas e não revelam a complexidade das respostas ecofisiológicas encontradas, uma vez que as espécies apresentam uma ampla faixa em suas exigências de luz e tolerância à sombra, sugerindo uma variação interespecífica preferencialmente contínua do que disjunta (Bazzaz & Pickett, 1980; Augspurger, 1984 a; Lee *et al.*, 1996; Souza & Válio, 2001). Mesmo assim, a utilização desta classificação tem se mostrado como uma importante ferramenta didática, sendo em muitos casos, o ponto de partida para vários estudos (Silvestrini, 2000).

As combinações de características de vida das espécies de clareiras (pioneiras) podem diferenciar das espécies de árvores do dossel (sucessão secundária). Por exemplo, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia (1984) mostraram que muitas espécies de clareira exibem sementes com dormência forçada e requerem espaços abertos para que ocorra a germinação; outras sementes têm rápida germinação após a dispersão e não apresentam nenhum tipo de dormência, indiferentes ao ambiente de luz. Tratando-se de germinação e estabelecimento de plântulas, tem sido sugerido que espécies pioneiras tem uma grande amplitude ecológica e são mais dependentes de clareiras do que árvores do dossel (Hartshon, 1978; Lébron, 1979; Brokaw, 1985).

De modo geral, as plantas quando mantidas na sombra apresentam uma série de características distintas, quando comparadas com as plantas crescidas sob o sol, envolvendo mudanças desde a organização bioquímica até a distribuição de fotoassimilados (Björkman, 1981). O aumento do caule em extensão e o comprimento

dos entrenós, produção de folhas maiores e mais finas (aumento de área foliar específica-AFE), retenção dos fotossintatos na parte aérea em detrimento do sistema radicular (diminuição da razão raiz/parte aérea R/PA) e maior alocação aos tecidos fotossintéticos (maior razão de massa foliar RMF) (Corré, 1983; Fetcher *et al.*, 1983; Kwesiga & Grace, 1986; Lee, 1988; Popma & Bongers, 1988; Thompson *et al.*, 1992 a; Walters *et al.*, 1993 a; Lee *et al.*, 1996; Poorter, 1999; Fetene, 2001), são respostas que parecem ser um pré-requisito para o sucesso em um ambiente de baixa luz, onde as folhas teriam que ser capazes de capturar e convertê-la em energia química com a mais alta eficiência possível (Loach, 1970; Björkman, 1981; Osunkoya *et al.*, 1994). Por outro lado, outros estudos têm destacado que a manutenção de folhas duráveis com cutícula espessa, caule com alto conteúdo de lignina e presença de raízes bem desenvolvidas seriam determinantes para a sobrevivência das plântulas no ambiente densamente sombreado das florestas tropicais (Walters *et al.*, 1993; Kitajima, 1994; Lusk & Del Pozo, 2002). Tais alterações garantiriam a alta defesa e alocação de fotoassimilado neste tipo de ambiente, onde o custo relativo de perda de carbono para herbívoros e patógenos tende a ser alto (Coley, 1983; Augspurger, 1984 b; Coley & Kursar, 1996; Kitajima, 1994).

Baseando-se nos padrões de crescimento acima descritos, estudos comparativos têm mostrado que, as espécies de início de sucessão apresentariam, quando mantidas em ambiente sombreado, um conjunto de respostas morfo-fisiológicas que aumentariam a eficiência na captura de luz. Tais respostas envolveriam, um aumento da área foliar específica, e um aumento da razão de área foliar bem como uma diminuição da razão raiz/parte aérea quando comparadas as espécies crescidas

em alta densidade luminosa. Já as espécies tolerantes à sombra quando comparadas as espécies iniciais apresentariam características opostas, como diminuição da área foliar específica e aumento da razão raiz/parte aérea sob baixa densidade luminosa (Walters *et al.*, 1993; Kitajima, 1994; Osunkoya *et al.*, 1994; Walters & Reich, 1996; DeLucia *et al.*, 1998; Reich *et al.* 1998).

A partir destes resultados, alguns autores têm destacado que a persistência, em prejuízo ao crescimento, seria fundamental para maior tolerância ao ambiente densamente sombreado (Kitajima, 1994, Walters *et al.*, 1993; Walters & Reich, 2000). Outros acreditam que ambos, crescimento e persistência podem ser cruciais para a manutenção das espécies em florestas tropicais (Poorter, 1999).

Mas, uma visão emergente tem se destacado, num contínuo de estratégias para a manutenção das plantas no sub-bosque, que englobam características que promovem o crescimento para algumas espécies ou sobrevivência em longo prazo para outras ou ainda características fisiológicas como a presença de alto conteúdo de carboidratos nas raízes para uma rápida exploração à abertura do dossel ou para reposição de perda de tecido, estaria abrangendo melhor o conceito de tolerância à sombra (DeLucia *et al.*, 1998; Longbrake & McCarthy, 2001; Lusk & Del Pozo, 2002).

Espécies arbóreas tropicais variam amplamente quanto aos seus requerimentos de luz (Richards, 1952; Whitmore, 1975). Categorias descritivas têm sido usadas para estabelecer esses requerimentos; a categoria mais simples é a dicotomia entre espécies intolerantes a sombra, e espécies tolerantes à sombra ou persistentes (Schulz, 1960; Whitmore 1975). As espécies arbóreas podem inclusive, ser diferenciadas ecologicamente com base em suas respostas de crescimento as

condições ambientais associadas a clareiras de diferentes tamanhos, podendo encontrar classificações das espécies especializadas em grandes e pequenas clareiras, e em sub-bosque (Denslow, 1980; Bazzaz, 1984). No entanto, apesar de várias classificações serem utilizadas para diferenciar grupos ecológicos distintos, as mais comumente consideradas pertencem a dois grupos principais - as espécies tolerantes e as intolerantes à sombra (Hartshorn, 1980; Vázquez- Yanes & Orozco - Segovia, 1984; Swaine & Whitmore, 1988).

As tolerantes seriam aquelas espécies que não necessitariam de clareiras para a sua regeneração, sendo representadas nos estádios avançados de sucessão climáticas. As intolerantes seriam representadas pelas espécies pioneiras e de estádios iniciais de sucessão, de ocorrência restrita a clareiras e que necessitariam destas condições para seu estabelecimento e regeneração bem sucedidos. No entanto, cabe ressaltar que, segundo Whitmore (1978), todas as espécies, exceto as que passam seu ciclo de vida inteiro no ambiente sombreado do sub-bosque, necessitariam de clareiras para sua regeneração a tolerância à sombra permitiria as plantas sobreviverem por períodos extensos de tempo no ambiente sombreado até a formação de clareiras com condições mais favoráveis necessárias para a sua emergência (Pickett, 1983).

As sementes destes dois grupos de plantas diferem entre si em várias características. Em geral, as espécies arbóreas pioneiras apresentam sementes pequenas, com baixo teor de umidade e que são produzidas contínua e abundantemente durante todo o ano. A viabilidade destas sementes parece ser longa, o que permite que se acumulem no solo e permaneçam viáveis, formando um banco de

sementes, dormentes, até que ocorram condições propícias para a germinação. As sementes têm mecanismos especializados de dormência que detectam as melhores condições para o estabelecimento das plântulas, sendo que os fatores desencadeadores da germinação estão relacionados com as condições microclimáticas de clareiras, tais como a qualidade de luz e as flutuações de temperatura (Gómez – Pompa & Vázquez – Yanes, 1974; Bazzaz & Pickett, 1980; Vázquez – Yanes & Orozco – Segovia, 1984; Swaine & Whitmore, 1988;). Por outro lado, espécies tolerantes à sombra, são aparentemente caracterizadas por sementes grandes, produzidas periodicamente e em menor quantidade, com reservas substanciais capazes de permitir o estabelecimento das plântulas na sombra densa. Estas sementes necessitam de alta umidade para germinação e apresentam dormência curta ou inexistente, com germinação geralmente imediata e viabilidade curta (Gómez – Pompa & Vázquez – Yanes, 1974; Whitmore, 1978; Bazzaz & Pickett, 1980; Vázquez – Yanes & Orozco – Segovia, 1984).

Espécies iniciais (intolerantes à sombra) e tardias (tolerantes ao sombreamento) têm sido diferenciadas em relação às suas características de crescimento. O crescimento de espécies pioneiras pode ser extremamente rápido ao passo que as tardias crescem mais lentamente (Bazzaz & Pickett, 1980). Isso também foi verificado nos estudos comparativos com espécies de diferentes estádios sucessionais realizados por Ramakrishnan *et al.* (1982) e Walters *et al.* (1993). Kwesiga & Grace (1986) também encontraram maior taxa de crescimento relativo para *Terminalia ivorensis*, uma espécie pioneira em comparação a *Khaya senegalensis*, considerada tolerante (Tardia). As taxas inerentes de crescimento parecem mesmo declinar com a sucessão, havendo

um contínuo de taxas de crescimento das pioneiras para as espécies de fase madura (Bazzaz & Pickett, 1980).

Maiores taxas de assimilação líquida têm sido encontradas para espécies intolerantes à sombra (Loach, 1970). Na mesma idade, plantas de espécies arbóreas subtropicais iniciais mostraram-se mais altas que plantas de espécies tardias, apresentando maior crescimento em extensão e maior produção de folhas (Ramakrishnan *et al.*, 1982). Maior altura para espécies iniciais também foi observada por Rao & Singh (1989), em estudo com diversas espécies arbóreas de regiões temperadas.

Outras características de crescimento em que espécies iniciais e tardias de sucessão parecem diferir entre si incluem: a proporção de biomassa de raiz em relação à parte aérea; a razão de área foliar (fração da biomassa total da planta alocada nas folhas) e a área foliar específica (área foliar por unidade de massa foliar) ou seu inverso a massa foliar específica (massa foliar por unidade de área). Espécies iniciais tendem a alocar menos biomassa para raízes quando comparadas às tardias (Ramakrishnam *et al.*, 1982, Rao & Singh, 1989; Chandrashekara & Ramakrishnan, 1993; Walters *et al.*, 1993; Kitajima, 1994).

Espécies intolerantes ao sombreamento parecem apresentar ainda maior razão de área foliar, menor massa foliar específica (maior área foliar específica) (Walters *et al.*, 1993; Kitajima, 1994) e maior razão de massa foliar (Kwesiga & Grace, 1986; Rao & Singh, 1989; Walters *et al.*, 1993) do que as tolerantes ao sombreamento.

Tais parâmetros refletem um investimento grande na manutenção e/ou crescimento contínuo da parte fotossintética da planta, contribuindo para o crescimento

rápido das espécies pioneiras (Vázquez-Yanes, 1980), sendo importantes para uma rápida ocupação do espaço em situação de competição por recursos limitantes (Lambers & Poorter, 1982).

Estudos sobre o efeito do sombreamento no crescimento de diversas espécies arbóreas, tanto de regiões temperadas quanto de tropicais, têm sido realizados. No entanto, apesar de ser reconhecido que mudanças consideráveis na qualidade espectral da radiação ocorrem quando esta é filtrada por cobertura vegetal no ambiente natural, a maioria dos estudos tem se restringido a investigar efeitos do sombreamento neutro, onde apenas a densidade de fluxo de fótons é reduzida (Fetcher *et al.*, 1983; Atkinson, 1984; Augspurger, 1984b; Thompson *et al.*, 1988; Court & Mitchell, 1989; Rao & Singh, 1989; Osunkoya & Ash, 1991; Thompson *et al.*, 1992 a; Walters, *et al.*, 1993; Osunkoya *et al.*, 1994;).

Lambers (1987) e Grime & Hunt (1975) afirmaram que espécies de ambientes contrastantes apresentam diferentes taxas máximas de crescimento sob condições ótimas. De acordo com Lambers & Poorter (1992), maiores taxas de crescimento não devem ser entendidas como vantagem ecológica, antes que se tenham informações ecofisiológicas sobre as espécies, pois ambientes contrastante exigem certo grau de especialização e uma das características na qual as espécies diferem é o crescimento.

Outra característica variável em ambientes contrastantes é o acúmulo de biomassa, que dá uma idéia do total de carbono assimilado pelas plantas, e a capacidade de manter um balanço positivo de carbono em condições adversas (Silvestrini, 2000). A alocação diferencial de fotoassimilados para folhas, caule e raízes

contribui para a determinação desse balanço de carbono e, por isso está diretamente relacionada ao ajuste da planta às condições ambientais (Silvestrini, 2000).

Em ambientes nos quais as espécies estão sujeitas a variações nas condições de luminosidade, temperatura e umidade, acredita-se que existam graus variáveis de plasticidade fotossintética (Silvestrini, 2000).

Acredita se que plantas que ocorrem em ambientes sombreados são capazes de apresentar taxas fotossintéticas mais baixas mesmo quando crescidas em ambientes de alta densidade luminosa. Por sua vez plantas que crescem sob altas intensidades luminosas, teriam alta capacidade fotossintética e, sob baixa luminosidade, apresentariam taxas fotossintéticas mais baixas do que plantas adaptadas ao sombreamento (Boardman, 1977; Chazdon *et al.*; 1996; Ellis *et al.*; 1999).

Um dos fatores morfológicos responsáveis pela diferenciação no desempenho fotossintético das plantas é o conteúdo de clorofila e dos pigmentos acessórios das suas folhas. O conteúdo de cada um desses pigmentos nas folhas pode fornecer informações importantes sobre o comprimento de onda absorvido e a atividade desses pigmentos em relação à intensidade luminosa no ambiente (Givnish, 1988).

As alterações morfológicas ocasionadas pelo sombreamento ou pela alta densidade de fluxo de fótons podem refletir nos padrões de assimilação do CO₂. O crescimento de plantas no ambiente densamente sombreado das florestas tropicais acarreta limitações na atividade fotossintética, que são distintas das limitações encontradas em condições de clareira. O ganho de carbono dependerá de uma série de características do aparelho fotossintético que maximizem a quantidade de luz absorvida e o rendimento quântico para absorção de CO₂ e, ao mesmo tempo, minimize as

perdas respiratórias (Chazdon *et al.* 1996; Straus-Debenedetti & Bazzaz, 1996). Para isso, as folhas deveriam apresentar alterações na sua espessura, maior concentração de clorofila por unidade de massa e maior proporção de clorofila b em relação à clorofila a (Björkman, 1981; Evans & Poorter, 2001). Alterações na estrutura anatômica, bem como no conteúdo de clorofila, também afetam as propriedades ópticas das folhas (Lee *et al.*, 1990; Vogelmann, 1993), um aspecto considerado crucial para plantas que habitam o sub-bosque de florestas tropicais (Lee & Graham, 1986). Embora alguns trabalhos não revelem diferenças marcantes das propriedades ópticas entre espécies de sol e sombra, ou dentro de uma espécie particular submetida a diferentes regimes de radiação (Langenheim *et al.*, 1984; Lee & Graham, 1986; Mckiernan & Baker, 1991; Knapp & Carter, 1998; Cao, 2000), outro estudo têm destacado que as espécies tolerantes ao sombreamento apresentam maior eficiência na absorbância, expressa em termos da porcentagem da radiação fotossinteticamente ativa absorvida por unidade de biomassa de tecido fotossintético, quando crescidas em condições de sombreamento denso (Poorter *et al.*, 1992).

Por outro lado, plantas que ocupam ambientes mais abertos, como clareiras e bordas, enfrentam, além da alta densidade de fluxo de fótons, maiores déficits de pressão de vapor de água que, somados, podem interagir desfavoravelmente para a manutenção de altas taxas fotossintéticas (Bjorkman, 1981).

Dentre os aspectos que têm sido mais estudados em relação à ecofisiologia de sementes e à germinação em espécies iniciais e tardias de sucessão, estão o tamanho e a dormência das sementes. Com relação ao tamanho das sementes, é geralmente aceito que espécies pioneiras têm sementes significativamente menores do que

espécies tolerantes ao sombreamento – como constatado por Foster & Janson (1985), em floresta tropical no Peru, e por Hodgson & Mackey (1986), em área temperada na Inglaterra. De fato, na maioria dos ambientes, tanto tropicais quanto temperados espécies que tipicamente se estabelecem em ambientes sombreados tendem a ter sementes maiores do que aquelas que se regeneram em ambientes secundários. (Foster, 1986; Raich & Khoon, 1990; Osunkoya *et al*, 1994).

Os benefícios do tamanho pequeno de sementes para espécies iniciais incluem o fato de poderem ser produzidas em grande número, concomitantemente com o aumento de seu potencial de dispersão. Sementes grandes, por sua vez, estão relacionadas com o aumento de probabilidade de estabelecimento de plântulas sob condições ambientais de baixa luminosidade (Ng, 1978).

As plântulas devem apresentar adaptações para serem capazes de utilizar a baixa intensidade luminosa para obter sucesso no estabelecimento e desenvolvimento entre plântulas e eventualmente entre árvores. Algumas adaptações, que podem aumentar a tolerância das plântulas de florestas tropicais em ambientes sombreados, são: possuir sementes grandes com recursos suficientes para o estabelecimento de plântulas (Fenner, 1985; Foster, 1986; Osunkoya *et al*, 1992; Westoby, *et al*, 1992); ajustamento da biomassa vegetal em favor de componentes foliares (Loach, 1970; Rao & Singh, 1989, King, 1991); aumento no conteúdo de clorofila por unidade de área foliar (Loach, 1970; Anderson & Osmond, 1987); e baixa plasticidade morfológica (p.ex. razão raiz : parte aérea) e fisiológica (p.ex condutância estomática) (Bazzaz, 1984; Popma & Bongers, 1988; Denslow *et al*, 1990; Strauss – Debenedetti & Bazzaz, 1991).

Esta plasticidade limitada pode ocorrer porque espécies tolerantes ao sombreamento estão normalmente restritas a uma faixa limitada de luz no ambiente durante a sua vida (Popma et al, 1992).

A capacidade das plantas de se estabelecerem e crescerem nesses nichos depende de fatores extrínsecos, como luz e predação, e atributos específicos da espécie, como massa da semente, economia de carbono da plântula e alocação de assimilados (Kitajima, 1994).

O estágio de plântula é crucial na história de vida de uma planta, e a sobrevivência neste estágio é crítica para o sucesso reprodutivo das espécies (Denslow, 1980). Para entender os aspectos ecofisiológicos de uma plântula, é necessário que se verifique a associação e a interação entre diversas características das mesmas, e a duração de dependência das reservas das sementes (Kitajima, 1994).

O tempo de duração da reserva da semente é um importante aspecto para a ecologia do estabelecimento das plântulas (Fenner, 1987; Kitajima & Fenner, 2000). No início, as plântulas são completamente dependentes da reserva da semente para muitos recursos, exceto água, mas gradualmente vão se tornando dependentes dos suprimentos externos obtidos pela parte aérea (energia solar fixada em compostos à base de carbono) e raiz (nutrientes) (Krigel, 1967; Fenner, 1986).

As sementes grandes possibilitariam às plântulas tolerarem condições de sombreamento por um período maior de tempo por apresentarem maior quantidade de reservas, além de produzirem plântulas de maior tamanho em relação às espécies de sementes pequenas, o que pode ser vantajoso em ambientes onde há um gradiente vertical acentuado de radiação (Leishman & Westoby, 1994).

Segundo hipóteses levantadas por Foster (1986), sementes grandes poderiam propiciar maiores chances de sobrevivência às plântulas sob condições sombreadas, pelo fato de que maiores quantidades de reserva disponibilizariam energia para a construção de grandes quantidades de tecido fotossintético – necessário para manter um balanço positivo de carbono próximos ao ponto de compensação de luz, ou para compensar tecidos perdidos ou danificados por patógenos e predadores. Em clareiras, por outro lado, sementes grandes devem ser expostas a altas temperaturas de modo mais freqüente do que sementes pequenas, devido à menor probabilidade de serem enterradas. Tal exposição poderia limitar a sua viabilidade, além de sujeita-la à dessecação. Além disso, devido a sua menor razão superfície/volume, as sementes grandes poderiam ser incapazes de obter água em níveis adequados para germinação em solos mais secos, que seriam adequados para a germinação de sementes pequenas (Foster, 1986).

Existem evidências de que a distribuição e abundância de plantas adultas em uma comunidade vegetal são sempre mediadas pelos eventos que ocorrem durante o estabelecimento das plântulas (Marcks 1974; Platt 1975; Werner 1977; Rabionowtz 1978; Cook 1979; Gross & Werner 1982). Portanto, as características das sementes e das plântulas são importantes indicadores de onde as plântulas podem se estabelecer (Platt 1975; Grubb 1976;1977).

Parece também haver certa relação entre a massa da semente e a tolerância ao sombreamento (Foster & Janson, 1985; Foster, 1986; Leishman & Westoby, 1994, Saverimuttu & Westoby, 1996). Segundo Walters & Reich (2000), uma semente maior poderia conferir maior tolerância ao sombreamento por:

1) Fornecer grande quantidade de reserva nutritiva, dando origem a uma raiz mais vigorosa, permitindo a penetração da radícula no solo mineral através de profundas camadas de serrapilheira.

2) Permitir o estabelecimento inicial de uma plântula maior, que seria menos susceptível ao abafamento pelas folhas secas e poderia permitir que a competição com a vegetação de baixa estrutura fosse vencida.

3) Mobilizar reservas para compensação de perda de folha por agentes danificadores.

4) Retardar o início da fixação de CO_2 , aumentando a sobrevida no sub-bosque.

A germinação de muitas espécies de início de sucessão é relativamente lenta (1 a 2 meses) e a fotodormência parece ser uma característica geralmente marcante entre elas (Vazquez-Yanes & Orozco –Segovia 1982, 1987; Válio & Scarpa 2001), o que parece não ser tão freqüente nas espécies tardias. Vencidas todas as barreiras à germinação, são a emergência e o crescimento inicial plântula, as fases mais críticas do ciclo da planta. Essas plântulas, oriundas de sementes pequenas e com limitada reserva de nutrientes, são pouco vigorosas e talvez mais susceptíveis à predadores (Mack 1998).

Contudo, Metcalfe & Grubb (1997) chamaram a atenção para a existência de espécies que se estabelecem em ambientes sombreados e que possuem sementes pequenas, bem como espécies que possuem sementes grandes e que ocupam ambientes abertos. Tem sido discutido na literatura que a relação entre a massa da semente e a capacidade das plantas sobreviverem na sombra estaria correlacionada ao aspecto filogenético, onde as espécies tolerantes ao sombreamento, com sementes

maiores, seriam oriundas das mesmas ordens e famílias (Hodgson & Mackey, 1986). O crescimento e a sobrevivência das plântulas podem ser estimulados mais fortemente por ambientes de clareiras do que a germinação das sementes. Crescimento de espécies pioneiras é geralmente superior em clareiras do que em outros ambientes (Denslow et al., 1990).

Para facilitar a comparação de espécies tropicais, duas estratégias de regeneração são comumente reconhecidas (Swaine & Whitmore, 1988; Whitmore, 1996). Espécies pioneiras germinam e se estabelecem até a maturidade somente em clareiras, que ocorrem principalmente devido à queda de árvores. Espécies climácicas, ou não pioneiras, podem germinar na sombra, e aí se estabelecem, embora muitas espécies também requeiram clareiras para crescimento posterior, na maturidade. Existe um contínuo amplo de respostas entre estes grupos, e futuras subdivisões podem vir a ser necessárias. Espécies arbóreas pioneiras, tipicamente apresentam pequenas plântulas com cotilédones epígeo folíaceos, embora espécies primárias com cotilédones folíaceos sejam também uma possibilidade consistente e freqüente no componente do sub-bosque, nas florestas tropicais, sempre tendo cotilédones maiores e persistentes por longo tempo. (Ng, 1978; Hladik & Miquel, 1990; Okali & Onyfeachusim, 1991).

Existe um amplo e contínuo gradiente de tolerância à sombra desde plântulas de espécies pioneiras que germinam ou sobrevivem somente em clareiras, até espécies tolerantes as sombras ("climácicas") que regeneram em sítios sob a densa cobertura de florestas (Augspurger, 1984; Whitmore, 1989). Esta diferenciação de nicho para o estabelecimento de plântulas pode ser a chave para o entendimento e a manutenção

da diversidade de espécies arbóreas nas comunidades das florestas tropicais. O conjunto de características de sementes e plântulas pode estar envolvido com a regeneração e especialização do nicho de espécies arbóreas. Duas síndromes características de sementes e plântulas têm sido reconhecidas pelo contraste do contínuo de espécies pioneiras e espécies climácicas (Foster & Janson, 1985; Swaine & Whitmore, 1988; Brokaw & Scheiner, 1989).

A dispersão das sementes pode aumentar a probabilidade do estabelecimento das plântulas (Howe & Smallwood, 1982). Para muitas espécies arbóreas tropicais, clareiras são críticas para o estabelecimento das plântulas (Richards, 1952; Whitmore 1975; Denslow, 1980; Hartshon, 1980; Pickett, 1983). Dispersão dessas espécies aumenta a probabilidade de que a semente encontre uma clareira que permita o estabelecimento das plântulas (Augspurger & Kelly, 1984, Howe *et. al* 1985).

Foster & Janson (1985) associaram a massa de sementes à dependência de clareiras. A massa da semente é significativamente maior para as espécies com pouca exigência de luz ou nenhum requerimento de clareira. A vantagem do aumento no tamanho da semente parece estar relacionada com o aumento da sobrevivência da plântula na sombra, embora a evolução do tamanho da semente possa ter sido também influenciada pela interação ecológica com o processo de dispersão e predadores (Sork, 1987; Schupp, 1988).

Segundo Hladik & Miquel (1990), a estrutura heterogênea de florestas tropicais leva a uma grande diversidade morfológica de plântulas. Cada tipo morfológico de plântula representa uma adaptação funcional à regeneração da floresta, especialmente

com relação ao tamanho e a dispersão da semente e ao estabelecimento da planta (Hladik & Miquel, 1990).

Para os ecofisiologistas, a associação entre tolerância à sombra e taxa de crescimento é essencial para se entender a interação múltipla das características da semente e da plântula, incluindo tamanho da semente, tipo de reserva, duração da reserva, morfologia e taxa de crescimento das plântulas.

As funções de várias partes da plântula mudam durante a ontogênese, sendo essencial esclarecer quais os estádios existentes e comparar plântulas com diferentes morfologias no mesmo estágio de desenvolvimento. Essas funções nem sempre coincidem com estádios morfológicos, tais como o estágio cotiledonar, nos quais está baseada a expansão de estruturas particulares (Brokdam, 1977).

Plântulas jovens tem sido classificadas quanto à posição dos cotilédones como epígeas cujos cotilédones estão inseridos no hipocótilo, ou seja, aqueles que se encontram acima do solo e hipógeas, nas quais os cotilédones se encontram abaixo ou ao nível do solo. Também são classificadas como criptocotiledonar quando os cotilédones permanecem envolvidos parcialmente pela casca da semente. Quanto à morfologia do cotilédone esses podem ser classificados em papiráceos (foliáceos) e coriáceos, sendo que esses últimos se apresentam mais espessos e às vezes globosos (ou globoides para aqueles que se apresentam na forma de esfera). Algumas espécies hipógeas apresentam cotilédones que se tornam parcialmente ou completamente livres da casca da semente e chegam a uma profunda coloração verde. Com raras exceções ("Duryan Type") a maioria das espécies criptocotiledonar é hipógea (Ng 1978),

Os termos epígea e hipógea sempre implicam em função fotossintética ou de armazenamento de reservas, porque os cotilédones epígeos são quase sempre folíaceos em espécies temperadas, e cotilédones hipógeos são de reserva. Duke (1965) sugeriu que a exposição do cotilédone deve ser mais enfatizada do que a posição do mesmo.

Garwood (1983) distinguiu três tipos de cotilédones baseadas na morfologia dos associada a funções fisiológicas aparentes. No primeiro tipo, o cotilédone emerge completamente da casca da semente e se expande em folhas fotossintéticas, órgãos que permanecem fixados na plântula por um longo período de tempo. No segundo tipo, o cotilédone emerge completamente da casca da semente, desenvolve uma coloração verde, mas não se expande em área, caindo em período de tempo relativamente curto, isto é, dois meses após a germinação (Augspurger, 1984, Kitajima, 1992). Pouco estudo tem quantificado o grau relativo da função fotossintética e da função de armazenamento desses cotilédones (Olofinboba, 1975; Kitajima, 1992). Estudos sobre cotilédones de espécies herbáceas de regiões temperadas sugerem que a sua principal função é exportar sua reserva para o desenvolvimento do eixo da plântula. No terceiro tipo, o cotilédone permanece inserido na casca da semente e serve como órgão reserva para o desenvolvimento do eixo da plântula. A maioria das espécies deste grupo termina absorvendo o endosperma antes da maturação da semente, mas, em casos raros, os cotilédones são órgãos membranosos, embebidos em abundante endosperma (cotilédones haustoriais) (Lovell & Moore, 1971; Harris *et al.*, 1986). A morfologia funcional do cotilédone determina como está sendo alocada e utilizada a

quantidade de reserva para a plântula e para o imediato desenvolvimento dos cotilédones em órgão fotossintético.

A morfologia do cotilédone também parece estar associada com o tamanho da semente (Miquel, 1987). Entretanto, ainda não se sabe se existe uma relação entre a morfologia funcional do cotilédone e a concentração de reserva na semente. Pode ser que, antes do desenvolvimento dos cotilédones fotossintetizantes haja uma relação de alta concentração de N para a formação de enzimas fotossintéticas.

O total de reserva da semente e a maneira de sua utilização influenciam o tamanho inicial da plântula e a duração da reserva utilizada. No entanto, a grande vantagem do tamanho inicial da plântula ou a longa duração da reserva pela semente pode estar relacionada à sobrevivência na sombra, embora as seqüências possam ser modificadas significativamente por características fisiológicas posteriores, durante e depois da exposição à luz da primeira folha verdadeira. Por exemplo, o potencial de aclimação fotossintética das folhas para o ambiente de luz, bem como alocação de carbono durante o desenvolvimento da folha (ex. razão raiz:parte aérea e razão de área foliar), podem ser importantes para determinadas espécies desenvolverem uma habilidade para sobreviver na sombra.

A variação na capacidade de expansão dos cotilédones está correlacionada com a variação no grau de desenvolvimento de outras características que podem contribuir para a eficiência fotossintética. A fixação do CO₂ pelos cotilédones de algumas espécies é criticamente importante para o desenvolvimento normal da plântula (Sasakai & Kozlowski, 1968, 1969).

Deste modo, outros fatores que não apenas a luz podem interferir nos processos de estabelecimento e crescimento e, conseqüentemente, na sobrevivência das espécies tropicais. Dentre estes, a presença da serrapilheira, pode limitar os micro-sítios para emergência de plântulas (Molosfsky & Augspurger, 1992), e a ação de herbívoros e patógenos pode limitar o crescimento (Kitajima, 1994; Walters & Reich, 2000).

Em muitas espécies tropicais, os danos causados por herbívoros são maiores em folhas jovens quando comparados às folhas maduras (Coley & Kursar, 1996), e uma das maneiras pelas quais as plantas podem responder a este ataque pode ser por tolerância ou por crescimento compensatório (Gadd *et al.*, 2001, Válio, 2001). Tolerância seria a capacidade da planta de resistir e sobreviver ao dano, enquanto que o crescimento compensatório constitui-se no aumento do crescimento após a perda do tecido causada por herbívoros ou outros eventos destrutivos, tais como danos provocados pela queda de ramos de árvores, ou pelo fogo (Gadd *et al.*, 2001; Válio, 2001). Estes eventos destrutivos poderiam liberar as gemas laterais da inibição correlativa ou dominância apical (Válio, 2001).

Respostas de crescimento compensatório já foram registradas em herbáceas (Meyer, 1998; Paige, 1999), arbustos (Oba, 1994) e em algumas arbóreas (Honkanen *et al.*, 1994; Dangerfield & Modukanele, 1996; Gadd *et al.*, 2001; Válio, 2001). No entanto, tais respostas podem depender do tipo e extensão da herbivoria, e ainda dos recursos disponíveis no ambiente e/ou na própria planta afetada (Bonfil, 1998; Armstrong & Westoby, 1993; Rosenthal & Kotanen, 1994;).

Santos (2002), verificou que há uma relação direta entre a mobilização de reservas e o estabelecimento da fotossíntese pelas novas folhas formadas nas plântulas. Nesse período de transição entre as fases autotróficas e heterotróficas, plântulas de *Hymenaea courbaril* var *stilbocarpa* que crescem sem reservas (sem cotilédones) antecipam o início da atividade fotossintética.

A função de todos os cotilédones durante o estágio inicial da germinação é mobilizar e transferir materiais de reserva do endosperma ou cotilédones para o desenvolvimento do eixo embrionário, um processo envolvendo mudanças ultraestruturais e síntese metabólica no tecido de reserva. Isto tem sido estudado em várias espécies como *Pisum sativum* (Bain & Mercer, 1966 a, b), *Ricinus communis* (Stewart & Beevers, 1967) e *Curcubita maxima* (Penner & Ashton, 1967).

A sobrevivência inicial das plântulas depende em grande parte de seus cotilédones. A importância dos cotilédones para o crescimento normal de plântulas tem sido estabelecida para várias espécies arbóreas (Marshall & Koslowski, 1974) e a sua remoção parcial parece ter um grande impacto negativo na sobrevivência das plântulas, especialmente sob baixas intensidades luminosas (Steege *et al.*, 1994).

Marshall & Kozlowski (1974) removeram os cotilédones de várias espécies de angiospermas, verificando a importância destes para o crescimento inicial das plântulas.

Outros estudos têm mostrado que a remoção parcial dos tecidos de reserva da semente pode reduzir o tamanho das plântulas, e que a remoção pode reduzir a produção de biomassa ou até causar a morte de plântulas jovens (Patrick, 1985; Zhang & Maun, 1991; Armstrong & Westoby, 1993). Sonesson, (1994) e Anderson & Frost,

(1996) não detectaram efeito substancial da remoção dos cotilédones, na sobrevivência e crescimento de plântulas de carvalho.

Para realização deste estudo foram seleccionadas dez espécies arbóreas tropicais. A escolha deveu-se as características contrastantes, como o tamanho da semente e o tipo de cotilédone.

2.OBJETIVO GERAL

Avaliar algumas respostas de crescimento de sete espécies arbóreas tropicais sob diferentes níveis de sombreamento.

2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1) Relacionar o tamanho da semente e a morfologia funcional dos cotilédones de algumas espécies arbóreas de florestas tropicais quanto à tolerância a diferentes níveis de sombreamento 50%, 10% e 1% da densidade de fluxo de fótons.
- 2) Estudar o efeito da remoção total e parcial dos cotilédones de cinco espécies arbóreas de florestas tropicais, quanto ao crescimento inicial das plântulas.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Estudo comparativo entre o tamanho da semente e o crescimento inicial das plântulas em diferentes níveis de sombreamento.

3.1.1. Espécies Estudadas.

Neste trabalho foram utilizadas as espécies, indicadas na tabela 1. Nem todas as espécies foram utilizadas em um mesmo experimento. O número de espécies variou entre os diferentes experimentos.

Tabela1. Espécies estudadas e suas características.

| Espécie | Família | Sucessão | Morfologia | Hábito | mg |
|---|-----------------|----------|------------|--------|-------------|
| <i>Hymenaea courbaril</i> (Mart.)t. Itayne | Caesalpiniaceae | Tardia | FER | Ar | 2734 (G) |
| <i>Lonchocarpus muelbergianus</i> Hassl | Fabaceae | Tardia | FER | Ar | 780 (G) |
| <i>Hybanthus atropurpureus</i> (A .St.-Hil)Taub | Violaceae | Tardia | FEF | Arb | 4 (p) |
| <i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart). Macbr | Mimosaceae | Inicial | FEF | Ar | 37 (p) |
| <i>Schyzolobium parahyba</i> Vell. Blake | Caesalpiniaceae | Inicial | FER | Ar | 437 (m) |
| <i>Tabebuia chrysotrica</i> (Mart.exDC.) Standl | Bignoniaceae | Tardia | FEF | Ar | 14 (p) |
| <i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell) Morang | Mimosaceae | Tardia | CER | Ar | 119 (m) |
| <i>Cróton priscus</i> Croizat | Euphorbiaceae | Inicial | FEF | Ar | 44 (p) |
| <i>Pseudobombax grandiflorum</i> A. Cav. Rob | Bombacaceae | Tardia | FEF | Ar | 100 (m) |
| <i>Sapindus saponaria</i> L. | Sapindaceae | Tardia | CHR | Ar | 530 (m) |

Morfologia= Fanerocotiledonar Epígea de Reserva (FER), Fanerocotiledonar Epígea Foliácea(FEF), Criptocotiledonar Epígea de Reserva (CER) e Criptocotiledonar Hipógea de Reserva (CHR). Massa da Semente (mg) Grande (G), Média (M) e Pequena (P). Hábito = Arbórea (Ar) e Arbustivo (Arb).

3.1.2. Obtenção das Plântulas

Os frutos de *H. courbaril*, *L. muelbergianus*, *T. chrysotrica*, *H. atropurpureus*, *P. gonoacantha*, *S. parahyba*, *E. contortisiliquum*, *C. priscus*, *P. grandiflorum* e *S. saponaria* foram coletados na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas SP e/ou nas suas proximidades (*H. courbaril*); e (*E. contortisiliquum*) no campus da Universidade Estadual de Campinas SP. Após a coleta os frutos foram trazidas ao laboratório para limpeza e posterior armazenagem das sementes em geladeira. As plântulas foram obtidas a partir de sementes germinadas em bandejas plásticas contendo vermiculita. As bandejas foram mantidas em câmaras sob luz branca constante a 25°C. Escarificação química foi feita com imersão em ácido sulfúrico concentrado por 1h das sementes de *H. courbaril*, *S. parahyba* e *E. contortisiliquum*. Após este período, as sementes foram lavadas com água corrente e em seguida, com água destilada. Depois da germinação, as plântulas foram transplantadas em copos plásticos contendo 700mL de areia. Estes copos foram mantidos em casa de vegetação para o estabelecimento inicial das plântulas.

3.1.3. Condições experimentais

Após o estabelecimento das plântulas em casa de vegetação foram selecionados 90 copos de cada espécie, que foram transferidos para uma área aberta, em condições naturais, no Departamento de Fisiologia Vegetal da Unicamp. As plântulas foram distribuídas ao acaso, em bancadas de ferro, constituindo três tratamentos com diferentes densidades de fluxo de fótons (DFF). Para diminuição da DFF foram utilizadas diferentes camadas de tela plástica tipo sombrite com 50%, 10% e 1% da DFF, sustentadas por armação de ferro. De acordo com o tratamento, as plântulas

receberam 50%, 10% e 1% da radiação solar . Em cada bancada foram colocadas 30 repetições de cada espécie, onde permaneceram por cinco e dez semanas de tratamento. Todas as plântulas foram regadas uma vez por semana com solução nutritiva de Hoagland. (Hoagland & Arnon, 1938).

3.1.4. Avaliação de crescimento

Todas as plantas foram mantidas nos tratamentos citados acima por períodos de cinco e dez semanas para todas as espécies. A cada período de cinco e dez semanas, 15 plântulas foram medidas, registrando-se altura, número de folhas, área foliar total e massa seca da parte aérea e raiz. A partir destes dados foram calculadas: área foliar específica (AFE); razão de massa foliar (RMF); razão de área foliar (RAF); razão da massa do caule (RMC); razão da massa da raiz (RMR); razão raiz/parte aérea (R/PA); e taxa de crescimento relativo (TCR). Para cálculo da TCR a massa da semente foi considerada como tempo inicial (T1).

3.1.5 Altura, número de folhas e área foliar

A altura foi medida do colo da planta até o seu ápice caulinar, quando visível, com auxílio de régua milimetrada. O número de folhas presentes também foi registrado, sendo considerado como a soma de folhas presentes no caule principal e nos ramos laterais. As folhas cotiledonares, quando presentes, não foram consideradas.

Após a determinação da altura e número de folhas, estas foram coletadas para determinação da área foliar, utilizando – se um medidor de área foliar (Licor Li-3100).

3.1.6 Matéria seca, razão raiz/parte aérea.

As plantas coletadas foram separadas em folhas, caule e raízes. Após a lavagem do sistema radicular em água corrente, o material foi seco em estufa a 80°C durante 48h, e a massa seca foi determinada em balança analítica. Para o cálculo da razão raiz/parte aérea, a massa seca do caule e das folhas foi somada para perfazer a parte aérea.

3.1.7 Área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF), Razão de massa foliar (RMF), caule (RMC) e raízes (RMR).

A área foliar específica (AFE), e a razão de área foliar (RAF), foram calculadas de acordo com (Hunt, 1982):

$$AFE = A_{\text{folhas}} / M_{\text{Sfolhas}} \text{ (cm}^2\text{g}^{-1}\text{)},$$

$$RAF = A_{\text{folhas}} / M_{\text{Stotal}} \text{ (cm}^2\text{g}^{-1}\text{)},$$

$$RMF = M_{\text{Sfolhas}} / M_{\text{Stotal}} \text{ (g)},$$

$$RMC = M_{\text{Scaule}} / M_{\text{Stotal}} \text{ (g)},$$

$$RME = M_{\text{Sraiz}} / M_{\text{Stotal}} \text{ (g)},$$

Sendo: A= área e Ms= massa seca. Nas razões de massa seca do caule, folhas e raiz ambas as partes da fração apresentam a mesma unidade. Desta forma, o valor é um simples índice da importância de um componente da planta em relação à planta toda (Hunt, 1982).

3.1.8 Taxa de crescimento relativo

A taxa média de crescimento relativo foi calculada de acordo com a fórmula (Hunt, 1982):

$$\text{TCR} = \frac{\text{Ln}M_2 - \text{Ln}M_1}{T_2 - T_1}$$

Onde: M_1 - massa seca total no tempo T_1 (mg)

M_2 = massa seca total no tempo T_2 (mg)

Ln = logaritmo neperiano.

3.1.9 Relação entre a massa da semente e a taxa de crescimento relativo

Os dados de massa seca das plântulas e da taxa de crescimento relativo foram relacionados à massa seca da reserva das sementes através de regressão linear ($y = a + bx$) simples. Para cada regressão, calculou-se os valores respectivos de r , p (probabilidade) e dp (desvio padrão).

3.2 Conteúdo de clorofila e carotenóides

Os conteúdos de clorofila e carotenóides foram avaliados em plantas crescidas nas diferentes DFF.

Foram retirados 100mg do tecido foliar, os quais foram imersos em 10ml de dimetil-sulfóxido (DMSO), em tubos com tampa de rosca. Os tubos foram deixados no escuro em banho-maria a 65°C por 30 min e resfriados no escuro em temperatura ambiente.

As leituras de absorvância para clorofila a ($A_{663\text{nm}}$), clorofila b ($A_{645\text{nm}}$) e carotenóides ($A_{470\text{nm}}$) foram feitas em espectrofotômetro. Foram utilizadas 5 repetições

para cada espécie. Os cálculos dos teores de clorofila e carotenóides expressos em mg/g, foram feitos de acordo com as equações de Arnon (1949) e Lichtenthaler (1987):

$$\text{Clor a} = (12,7 \cdot A_{663} - 2,69 \cdot A_{645}) \cdot V,$$

$$\text{Clor b} = (22,9 \cdot A_{645} - 4,68 \cdot A_{663}) \cdot V,$$

$$\text{Clor total} = (20,2 \cdot A_{645} + 8,02 \cdot A_{663}) \cdot V,$$

$$\text{Carotenóides} = (1000 \cdot A_{470}) - (1,82 \cdot \text{clor a}) - (85,02 \cdot \text{Clor b})/198,$$

Onde:

A_{470} = absorvância a 470nm

A_{663} = absorvância a 663nm

A_{645} = absorvância a 645nm

V= Volume da amostra mL

Efeito da remoção total e parcial dos cotilédones

3.3 Crescimento com remoção dos cotilédones em condições de sombreamento

3.3.1 Obtenção das plantas

A obtenção das plantas foi feita conforme já descrito no item 3.1.2.

3.3.2 Condições experimentais

Logo após a emergência (abertura dos cotilédones), as plântulas foram submetidas aos seguintes tratamentos.

- Controle: planta intacta;
- -1 cotilédone: plantas com um cotilédone removido;
- -2 cotilédones: plantas com dois cotilédones removidos;

A remoção dos cotilédones foi feita um dia após o transplante das plântulas para os copos, que foram posteriormente transferidas para as bancadas de ferro, onde permaneceram sob diferentes densidades de fluxo de fótons, como descrito no item 3.1.3. Neste experimento as plântulas foram mantidas por dez semanas.

3.3.3 Altura e área foliar.

A altura das plantas foi registrada com auxílio de régua milimetrada no final do tratamento. Após a determinação da altura e número de folhas, estas foram coletadas para determinação da área foliar utilizando - se medidor **Licor Li-3100**.

3.3.4 Matéria seca, razão raiz/parte aérea.

Após dez semanas de tratamento, as plantas foram coletadas e separadas em caule, folhas e raiz e em seguida o material foi seco em estufa a 80°C por pelo menos 48h. A massa seca foi determinada em balança analítica digital. Para o cálculo da razão raiz/parte aérea as massas secas do caule, e folhas foram somadas para perfazer a parte aérea (Lee *et al.*, 1996).

3.3.5 Área foliar específica, razão de área foliar e razões de massa do caule, folhas e da raiz.

A partir da massa seca obtida das diferentes partes das plantas e dos dados de área foliar nos respectivos tratamentos, os parâmetros AFE, RMC, RMF, RMR e foram calculados, conforme o item 3.1.7.

3.3.6 Análise dos dados.

A análise do crescimento das plântulas sob sombreamento controlado bem como a comparação dos tratamentos de remoção dos cotilédones, foi feita através da análise de variância simples, seguida do cálculo da diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade por intermédio do programa de estatística SANEST (Zonta. E.P & Machado. A. A).

4.RESULTADOS

Estudo comparativo entre o tamanho da semente e o crescimento inicial das plântulas em diferentes níveis de sombreamento.

4.1.1 Avaliação de parâmetros do crescimento inicial

Os parâmetros altura, número de folhas, matéria seca, área foliar e razões derivadas destes valores, foram obtidos após cinco e dez semanas de cultivo à 50%, 10% e 1% da DFF.

4.1.2 Altura e Número de Folhas

As figuras 1 (A e B) e 2 (A e B) apresentam o crescimento em altura e número de folhas das espécies, obtidas após cinco e dez semanas de cultivo nas diferentes condições experimentais.

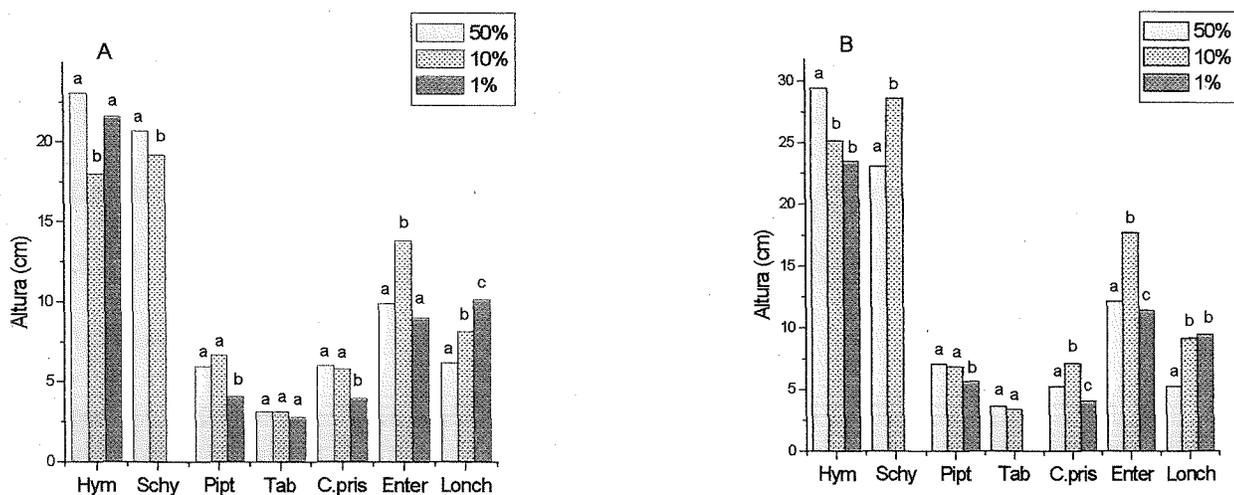


Figura1: Altura de sete espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus*, com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições da DFF: 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade), em cada espécie.

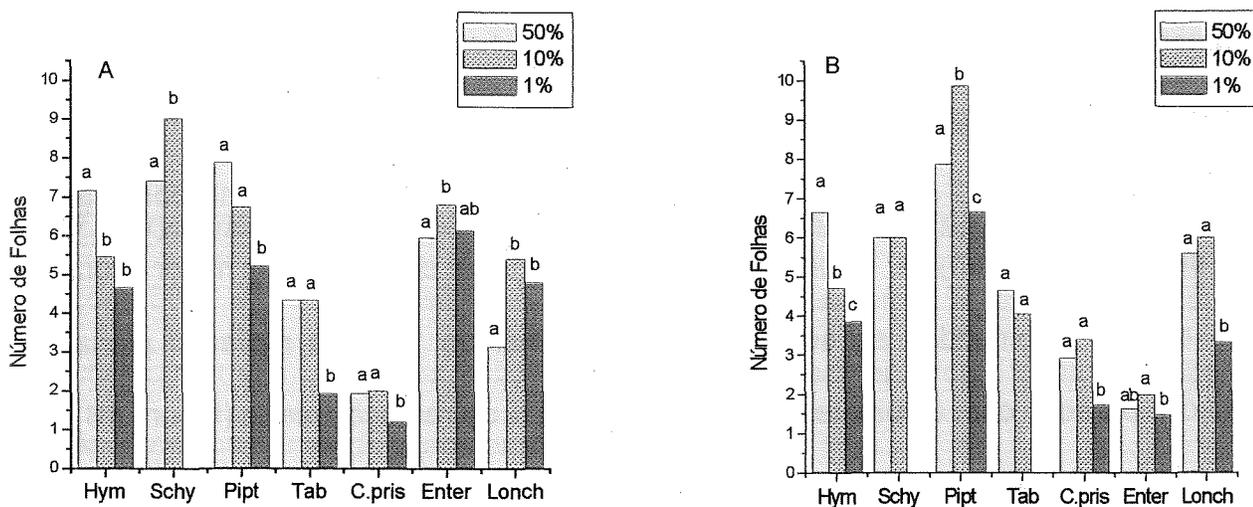


Figura2: Número de folhas de sete espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus*, com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições da DFF: 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade), em cada espécie.

Em quatro das sete espécies estudadas, 1% do sombreamento artificial provocou uma redução da altura das plantas em relação às plantas que receberam 50% e 10% da radiação plena (Figura 1 A e 1B), como observado nas sete espécies estudadas: *H. courbaril*, *L. muelbergianus*, *T. chrysotricha*, *P.gonoacantha*, *S.parahyba*, *E.contortisiliquum*, *C.priscus*. No caso de *T.chrysotricha* não houve diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos, após cinco e dez semanas, observando-se que, após dez semanas, esta espécie teve mortalidade total quando foi exposta ao tratamento de 1% da radiação plena (Figura 1 A e 1B).

E. contortisiliquum constituiu –se em exceção por ser a única espécie a apresentar aumento de altura quando submetido ao sombreamento artificial de 10% da radiação plena, quando comparada com as plantas que receberam 50 e 1% da radiação plena (Figura 1 A e B). Com dez semanas de tratamento pode se observar que as espécies *S. parahyba*, *C. priscus* e *E. contortisiliquum* apresentaram maior altura apenas quando submetidas ao sombreamento artificial de 10% da radiação plena, quando comparadas com as plantas mantidas a 50 e 1% da radiação plena (Figura 1B). Outra espécie em que o sombreamento artificial não causou redução significativa da altura foi *L. muehlbergianus*, que apresentou maior altura quando submetida ao tratamento de 10 e 1% da radiação plena (Figura 1 A e B) em comparação com 50% da radiação plena, após cinco e dez semanas de tratamento. Após cinco semanas *H. courbaril* e *S. parahyba* apresentaram maior crescimento em altura quando cultivadas a 50% da radiação plena, quando comparadas com as plantas submetidas a 10 e 1% da radiação plena.

Quanto ao número de folhas, plantas de *H. courbaril* e *P. gonoacantha* apresentaram uma redução no número de folhas quando foram submetidas aos tratamentos de 10 e 1% da radiação plena por cinco semanas. O contrário ocorreu com as espécies *S. parahyba*, *E. contortisiliquum* e *L. muehlbergianus* que tiveram um aumento no número de folhas quando foram mantidas a 10 e 1% da radiação plena. As plântulas de *S. parahyba* não sobreviveram ao sombreamento de 1% da radiação plena (Figura: 2 A).

Com dez semanas de tratamento, apenas *P. gonoacantha*, *L. muehlbergianus* e *C. priscus* tiveram um aumento no número de folhas quando submetidas ao tratamento de 10% da radiação plena, quando comparadas com as demais espécies (Figura 2B).

T. chrysotrica e *S. parahyba*, *C. priscus* e *L. muehlbergianus* não sofreram alteração com 50% e 10% da radiação plena, mas apenas em 1% da radiação plena. *T. chrysotrica* e *S. parahyba* sobreviveram ao sombreamento de 1% da radiação plena, após dez semanas de tratamento (Figura 2B).

4.1.3 Área Foliar Específica e Razão de Área Foliar

O sombreamento artificial provocou um aumento na área foliar específica da maioria das espécies estudadas, com exceção de *L. muehlbergianus*, que teve maior área foliar específica quando exposta a 50% e 10% da radiação plena, quando comparada com as plantas mantidas sob 1% da radiação plena com cinco e dez semanas (Figura 3 A e B).

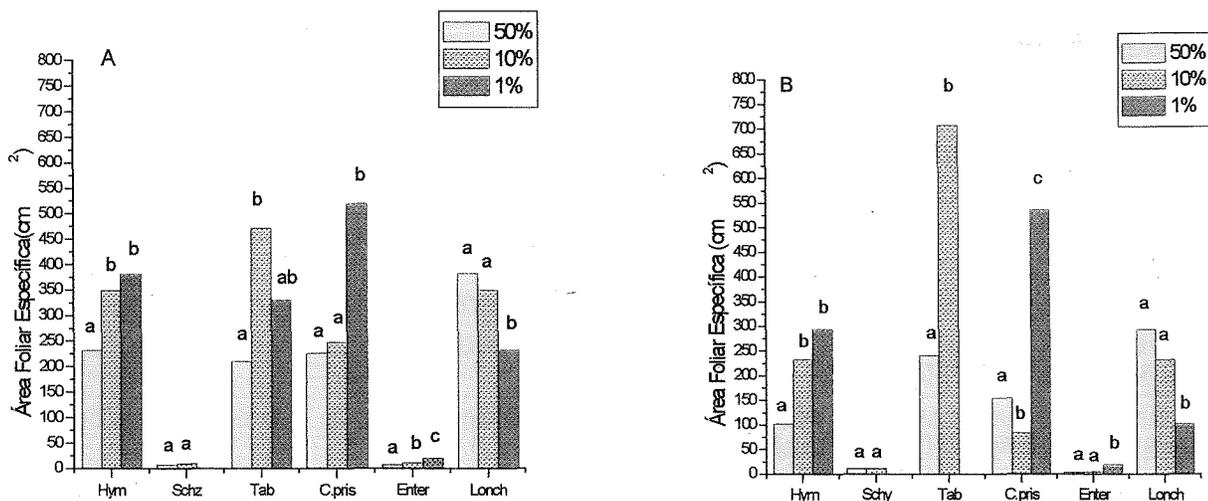


Figura 3: Área foliar específica de seis espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus*, com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições da DFF: 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

De modo geral, o sombreamento artificial provocou um aumento na razão de área foliar nas espécies estudadas, com exceção de *H.courbaril* que apresentou uma razão área foliar menor quando as plantas foram expostas á 10% e 1% sombreamentos, tanto para cinco quanto para dez semanas (Figura 4 A e B).

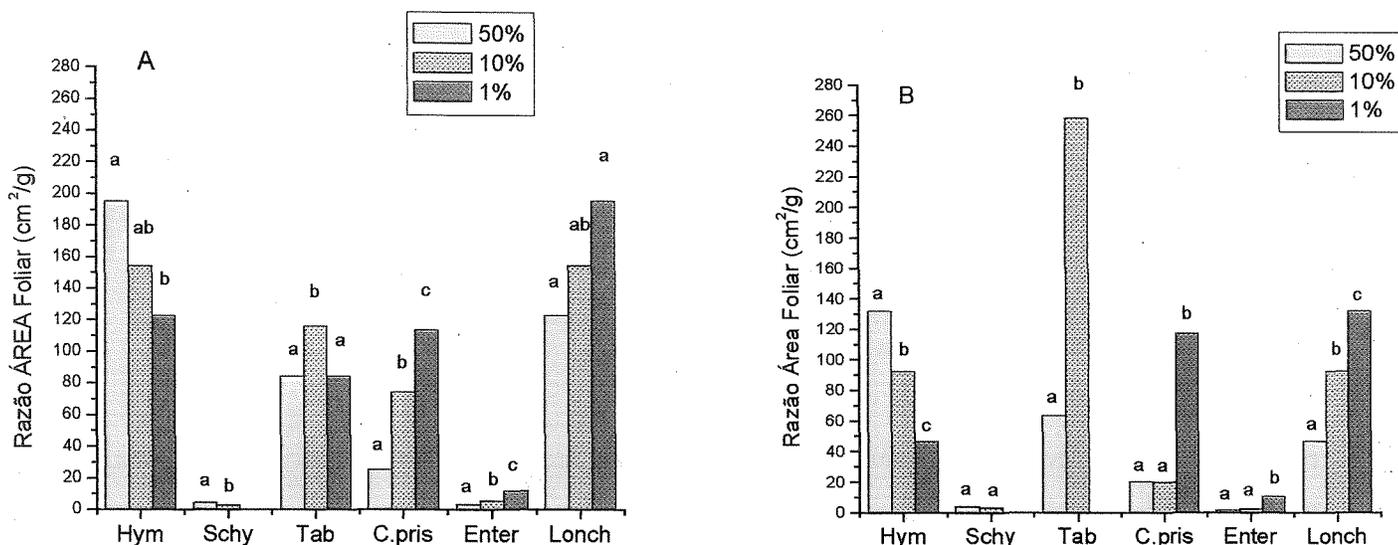


Figura4: Razão área foliar de seis espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus*, com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições da DFF: 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

4.1.4 Matéria Seca da Parte Aérea e da Raiz

Uma maior biomassa das folhas foi observada em plantas de *P. gonoacantha*, *E. contortisiliquum* e *L. muehlbergianus*, quando estas foram mantidas a 1 % da DFF durante cinco semanas. O contrário ocorreu em plantas de *H.courbaril*, *T.chrysotricha* e *C.priscus* que tiveram maior biomassa quando receberam 50% da intensidade luminosa Figura (5 A). Após 10 semanas de tratamento, observou-se maior aumento de

biomassa nas plantas sob 10 e 1% da DFF, com exceção de *H. courbaril* que apresentou maior aumento de biomassa em 50% da DFF (Figura 5B).

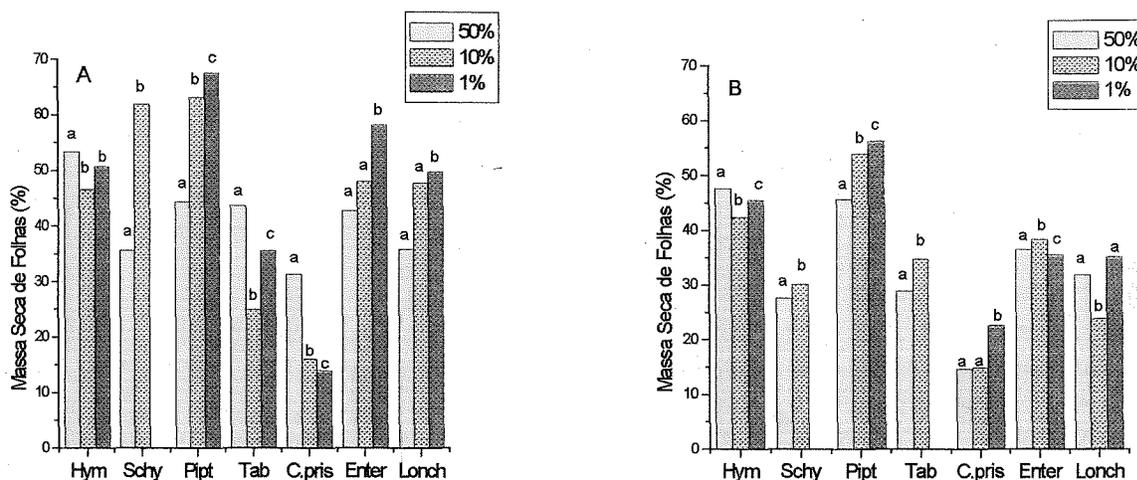


Figura5: Massa seca de folhas de sete espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus* , com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições da DFF: 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

Com relação à produção de biomassa do caule pode - se observar que as plantas expostas a 10 e 1% da DFF tiveram maior biomassa quando comparadas com as plantas mantidas a 50% da DFF, nos dois períodos (Figuras 6 A e 6B).

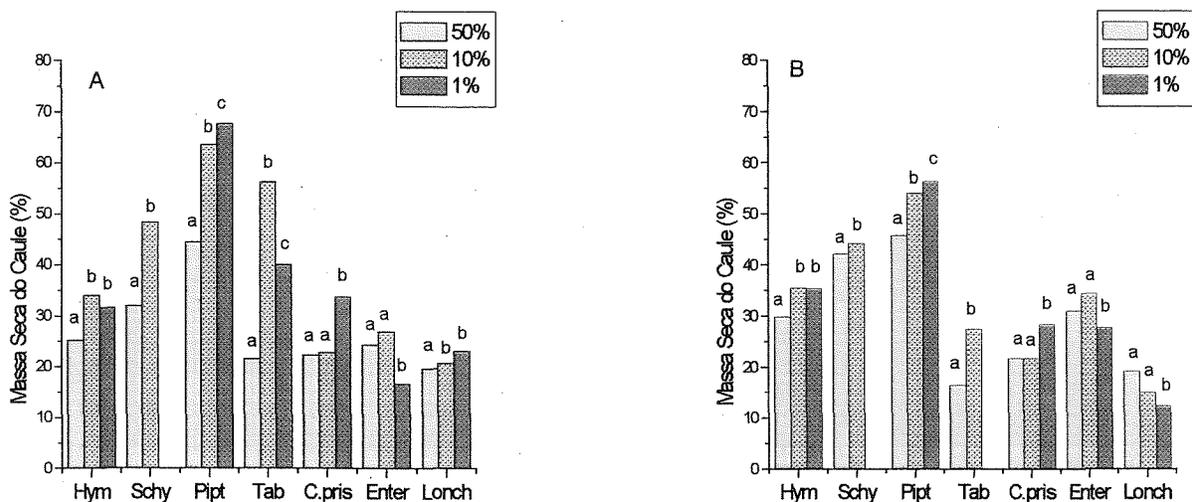


Figura6: Massa seca do caule de sete espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus*, com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições da DFF: 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

Quanto ao sistema radicular, com exceção de *C.priscus* e *T. chrysotricha* as plantas mantidas a 50% da DFF tiveram maior produção de biomassa quando comparadas com as plantas que ficaram expostas à 10 e 1% da DFF. (Figuras 7 A e 7B).

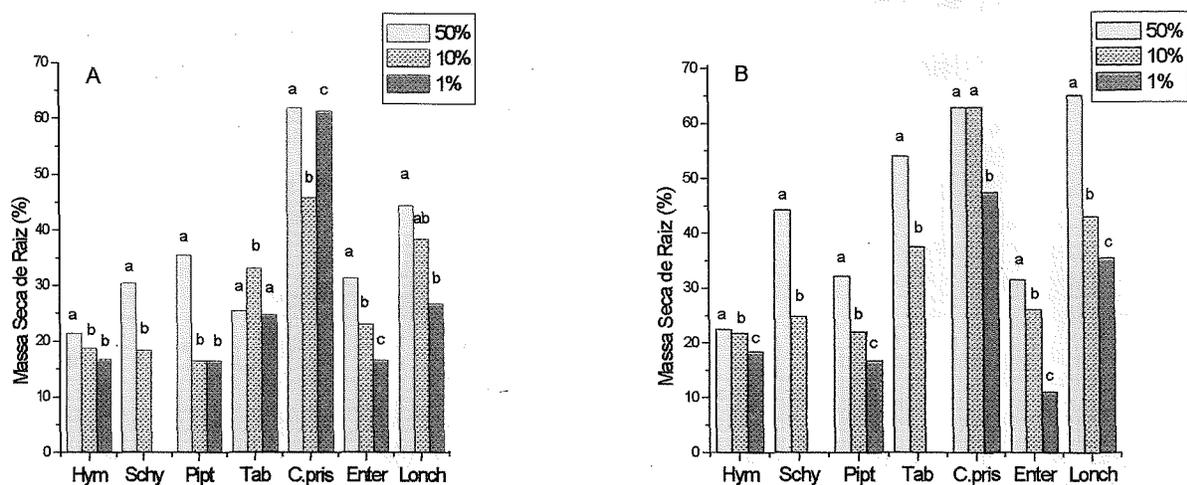


Figura7: Massa seca de raiz de sete espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus* , com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições da DFF: 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

4.1.5 Massa Seca Total e Razão Raiz/Parte Aérea

Plantas crescidas sob 10% e 1% de intensidade luminosa apresentaram massa seca total bastante reduzida em relação a 50% da DFF, nos dois períodos de tratamento (Figura: 8 A e B).

Em relação ao direcionamento dos fotossintatos entre a raiz e a parte aérea, as plântulas investiram mais biomassa para a parte aérea em detrimento das raízes tanto sob 50% quanto sob 10% da DFF, quando comparadas com as plântulas que foram mantidas a 1% DFF, nos dois períodos (Figura 9 A e B).

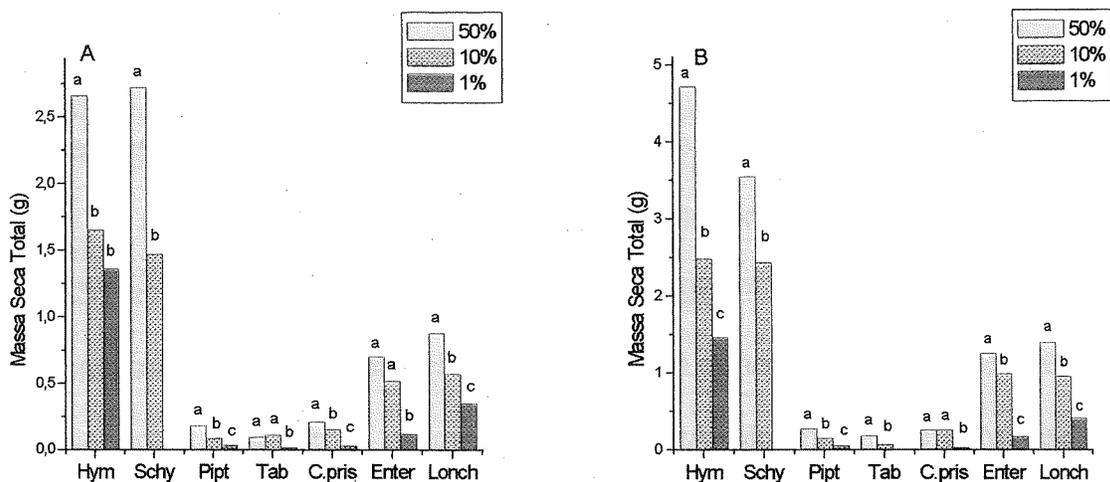


Figura 8: Massa seca total de sete espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus*, com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições da DFF 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

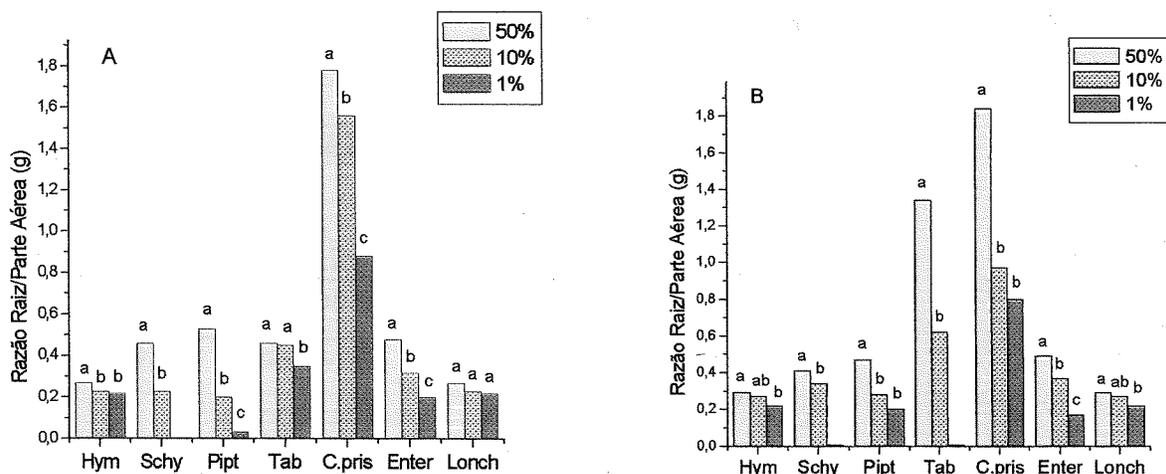


Figura 9: Razão raiz/parte aérea de sete espécies arbóreas *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus*, com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento em diferentes condições da DFF 50, 10 e 1%. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

4.1.6 Taxa de Crescimento Relativo

As diferenças na TCR foram observadas nos tratamentos de diferentes níveis de DFF (50%, 10% e 1%). Com cinco semanas, os valores da TCR nas plântulas de *H. courbaril* e *S. parahyba* foram negativos porque foi considerada a massa da semente como o tempo inicial. De uma maneira geral, foi possível observar que as TCR foram menores quando as plântulas foram mantidas a 10 e 1% da DFF, tanto para cinco como para dez semanas de tratamento. As exceções foram de *S. parahyba*, *P. gonoacantha*, *C. priscus* e *L. muehlbergianus* que, sob 10% da DFF, não apresentaram esta redução (tabela 2).

Tabela 2: Taxa de Crescimento Relativo *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, (*Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus* , com cinco (A) e dez (B) semanas de tratamento sob 50%, 10% e 1% da DFF. Mortalidade (+).

| Cinco Semanas de Tratamento | | | |
|---|------------|------------|-----------|
| TCR mg g⁻¹dia⁻¹ | | | |
| DFF | | | |
| Espécie | 50% | 10% | 1% |
| <i>H.courbaril</i> | -4,7 | -101,1 | -142,0 |
| <i>S. parhyba</i> | 364,4 | 242,61 | + |
| <i>P. gonoacantha</i> | 322,3 | 165,6 | -16,5 |
| <i>C.priscus</i> | 307,3 | 248,6 | -85,1 |
| <i>L.muehlbergianus</i> | 22,9 | -58,9 | -163,6 |
| <i>E. contortisiliquun</i> | 354,8 | 296,8 | 12,2 |
| <i>T.chrysotrica</i> | 377,6 | 410,5 | -1,6 |
| Dez Semanas de Tratamento | | | |
| TCR mg.g⁻¹.dia⁻¹ | | | |
| DFF | | | |
| Espécie | 50% | 10% | 1% |
| <i>H.courbaril</i> | 111,9 | 80,4 | 18,1 |
| <i>S. parhyba</i> | 50,6 | 99,5 | + |
| <i>P. gonoacantha</i> | 81,3 | 118,8 | 93,2 |
| <i>C.priscus</i> | 37,0 | 71,0 | -3,3 |
| <i>L.muehlbergianus</i> | 87,6 | 98,3 | 27,3 |
| <i>E. contortisiliquun</i> | 116,5 | 125,0 | 68,7 |
| <i>T.chrysotrica</i> | 135,0 | -93,2 | + |

4.1.7 Relação entre a massa da semente e a taxa de crescimento relativo

Na figura 10 (A, B e C) observou-se uma correlação negativa entre a massa das sementes e a taxa de crescimento relativo após cinco semanas de tratamento. Na figura 10 (A e B), com 50% de intensidade luminosa observou-se um valor de r elevado ($r=-0,84$) e 10% ($r= - 0,83$) o que significa uma correlação relativamente forte entre as variáveis e altamente significativa ($p<0,01$). Tal correlação mostrou-se menor ($r= - 0,79$) com o tratamento de 1% da DFF figura (10 C).

Após dez semanas de tratamento, verificou-se uma correlação positiva, embora mais fraca entre a massa da semente e a taxa de crescimento relativo; na figura 11 (A e B), com 50% da DFF observou-se o valor de $r= 0,69$ e 10% um valor de $r= 0,68$, com 1% da DFF (C) o valor de $r=0,28$.

A correlação entre a massa da semente e a TCR, com diferentes níveis de sombreamento foi mais evidente após cinco semanas. Após dez semanas não houve essa relação.

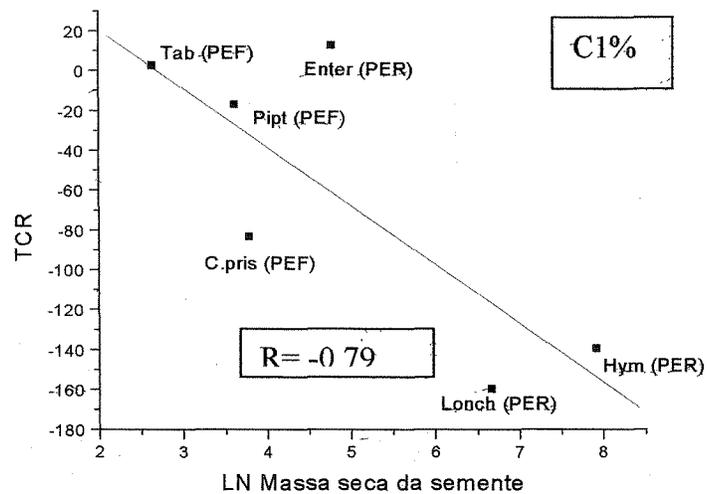
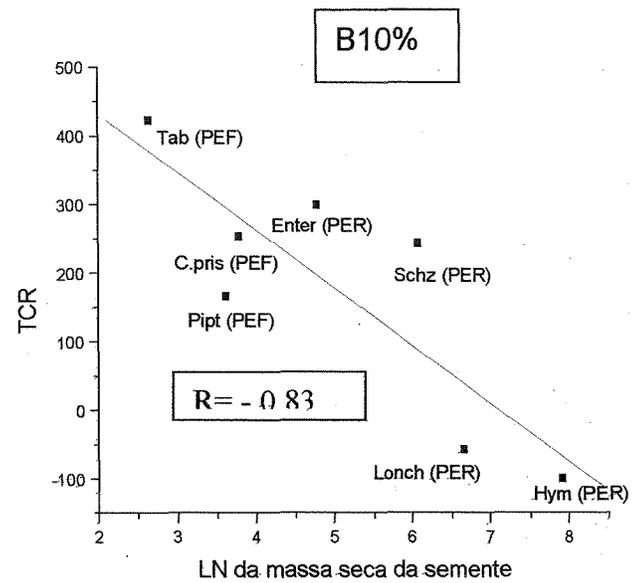
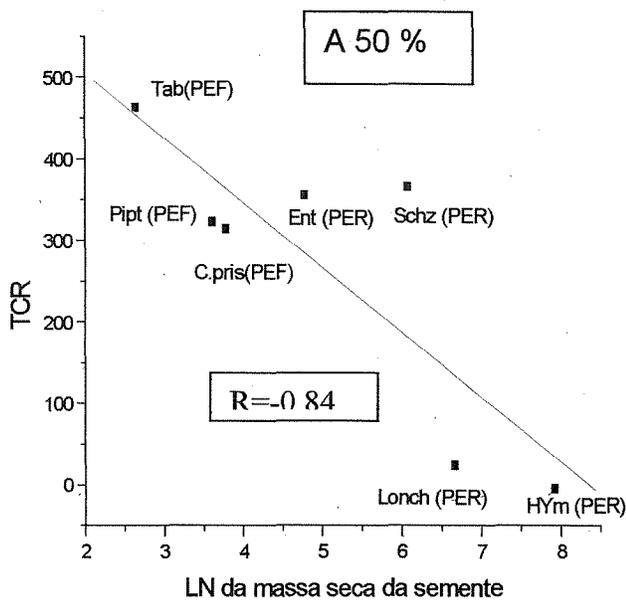


Figura 10: Relação entre a massa da semente e a taxa de crescimento *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus* após cinco semanas de tratamento com 50% 10% e 1% da DFF.

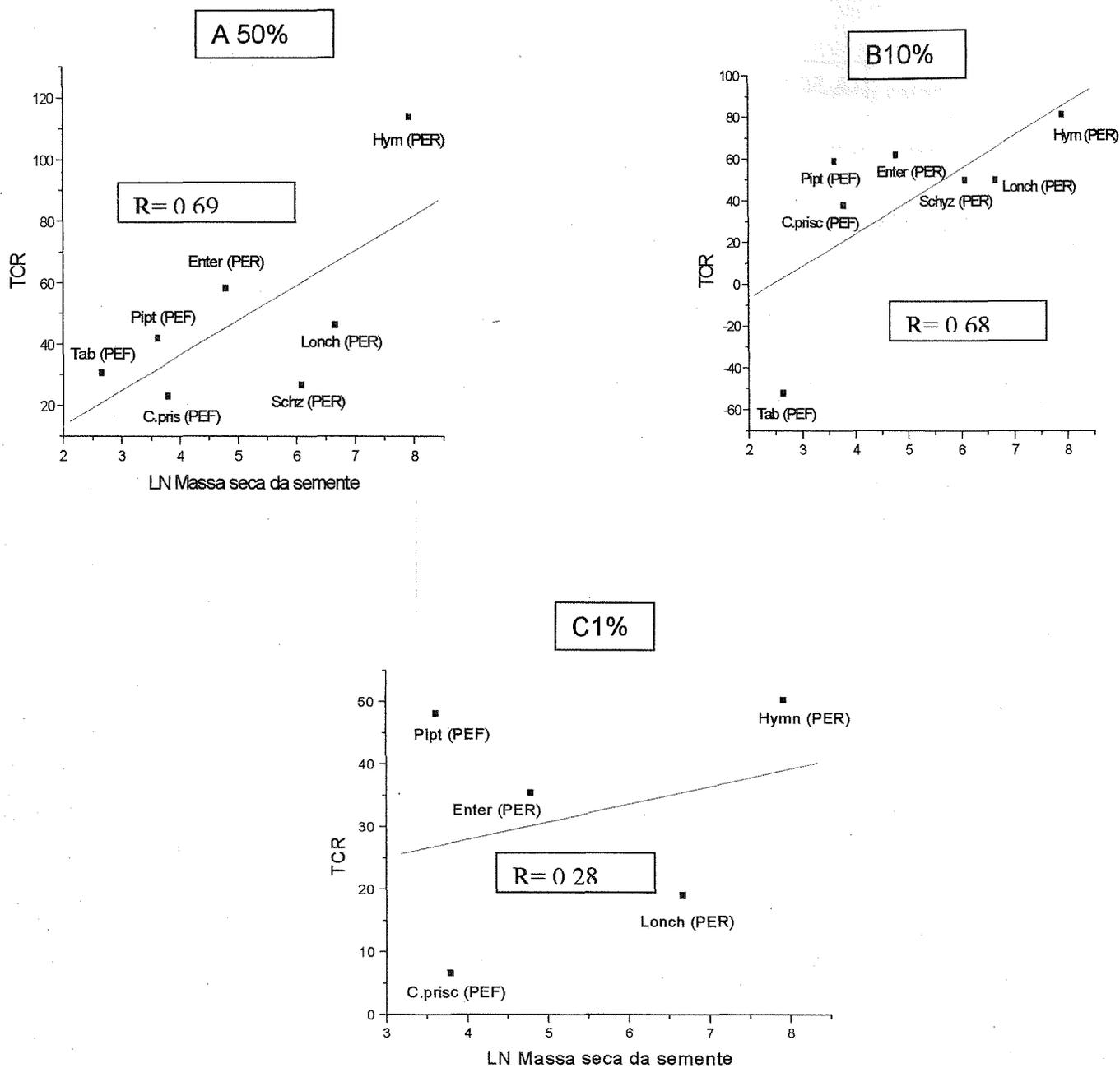


Figura 11: Relação entre a massa da semente e a taxa de crescimento *Hymenaea courbaril*, *Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tabebuia chrysotricha*, *Croton priscus*, *Enterolobium contortisiliquum* e *Lonchocarpus muehlbergianus* após dez semanas de tratamento com 50% 10% e 1% da DFF.

4.1.8 Conteúdo de clorofila e carotenóides

Os resultados dos teores de clorofila mostraram que o sombreamento foi responsável pelo aumento dos conteúdos de clorofila a, clorofila b e clorofila total na maioria das espécies estudadas, com exceção de *P. gonoacantha* e *T. chrysotrica*. Após cinco semanas de tratamento. Este aumento também refletiu em alterações da razão clorofila a/b, exceto para as plantas de *P. gonoacantha* e *L. muehlbergianus*, nos quais não se observou este aumento a 10% e 1% da DFF (Tabela 3). Também, os teores de carotenóides não foram alterados sob condições de 10% e 1% da DFF, para *H. courbaril* e *L. muehlbergianus*, *S. parahyba* e *E. contortisiliquum*. Em *C. priscus* e *P. gonoacantha* ocorreram aumentos maiores em 10% de radiação.

A razão carotenóides/clorofila total não se relacionou as condições de radiação. De uma maneira geral, muito variada, o teor de clorofila foi cerca de três vezes maiores que os carotenóides.

Após dez semanas de tratamento pôde-se observar um aumento no conteúdo de clorofila a, clorofila b e clorofila totais em todas as espécies estudadas, em todas as condições da DFF (tabela 4). Este aumento porém não produziu alterações da razão clorofila a/b, quando as folhas sob radiação de 50% da DFF são comparadas com as folhas nos demais níveis de sombreamento. No entanto, o conteúdo de carotenóides foi mais elevado sob 10% e 1% da DFF. Apesar de seu maior conteúdo de carotenóides sob sombreamento, a proporção entre carotenóides/ clorofila total foi maior em todas as espécies estudadas sob 50% da DFF (tabela 4).

Tabela 3: Conteúdo de clorofila e carotenóides de sete espécies arbóreas (*Hym-Hymenaea courbaril*, *Schy- Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tab - Tabebuia chrysotricha*, *C.pris- Croton priscus*, *Ent- Enterolobium contortisiliquum* e *Lonch-Lonchocarpus muehlbergianus*), com cinco semanas de tratamento em diferentes condições de intensidade luminosa 50, 10 e 1%.

| Espécie | DFF | Clor a | Clor b | Total | A/b | Carot | Car/clor |
|----------------------------|-----|---------|---------|---------|--------|--------|----------|
| <i>H. courbaril</i> | 50% | 0,11 a | 0,33 a | 0,44 a | 0,33 a | 0,53 a | 1,20 a |
| | 10% | 1,33 b | 0,32 a | 1,65 b | 4,15 b | 0,50 a | 0,30 b |
| | 1% | 1,34 b | 0,35 a | 1,69 b | 3,82 c | 0,47 a | 0,28 b |
| <i>C.priscus</i> | 50% | 0,40 a | 0,78 a | 1,18 a | 0,51 a | 0,20 a | 0,16 a |
| | 10% | 1,77 b | 0,48 ab | 1,97 b | 3,68 b | 0,61 b | 0,30 a |
| | 1% | 0,75 a | 0,09 b | 0,84 a | 8,33 c | 0,26 a | 0,30 a |
| <i>P. gonoacantha</i> | 50% | 0,70 a | 0,09 a | 0,79 a | 7,77a | 0,27 a | 0,34 a |
| | 10% | 2,00 b | 0,56 b | 2,56 b | 3,57 b | 0,56 b | 0,22 a |
| | 1% | 0,70 a | 0,11 a | 0,81 a | 6,36 c | 0,26 a | 0,32 a |
| <i>L. muehlbergianus</i> | 50% | 2,40 a | 2,36 a | 4,76 a | 4,40 a | 1,08 a | 0,23 a |
| | 10% | 3,00 b | 1,24 a | 4,24 a | 1,00 a | 1,36 a | 0,32 a |
| | 1% | 2,70 ab | 0,94 a | 3,64 a | 2,87 a | 1,16 a | 0,31 a |
| <i>T.chrysotricha</i> | 50% | 1,80 a | 5,88 a | 7,68 a | 0,30 a | 0,94 a | 0,15 a |
| | 10% | 1,81 ab | 0,46 b | 2,27 b | 3,93 b | 0,62 a | 0,27 b |
| | 1% | 1,00 b | 0,36 b | 1,36 b | 2,77 b | 0,47 b | 0,34 c |
| <i>S.parahyba</i> | 50% | 1,64 a | 0,44 a | 2,08 a | 3,72 a | 0,73 a | 0,35 a |
| | 10% | 2,66 b | 0,64 a | 3,30 b | 4,15 a | 0,97 a | 0,29 b |
| | 1% | + | + | + | + | + | + |
| <i>E. contortisiliquum</i> | 50% | 2,00 a | 0,63 a | 2,63 a | 3,17 a | 0,95 a | 0,36 a |
| | 10% | 2,90 a | 1,63 b | 4,53 ab | 1,77 a | 1,23 a | 0,27 b |
| | 1% | 4,70 b | 0,93 ab | 5,63 b | 5,05 b | 1,03 a | 0,18 c |

* *S. parahyba* não sobreviveu ao tratamento de 1% de radiação.

Tabela 4: Conteúdo de clorofila e carotenóides de sete espécies arbóreas (*Hymenaea courbaril*, *Schy-Schyzolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Tab-Tabebuia chrysotricha*, *C.pris-Croton priscus*, *Ent-Enterolobium contortisiliquum* e *Lonch-Lonchocarpus muehlbergianus*), com dez semanas de tratamento em diferentes condições de intensidade luminosa 50, 10 e 1%.

| Espécie | DFF | Clor a | Clor b | total | A/b | Carot | Car/clor |
|----------------------------|-----|---------|---------|---------|---------|---------|----------|
| <i>H. courbaril</i> | 50% | 0,49 a | 0,07 a | 0,56 a | 7,00 a | 0,21 a | 0,37 a |
| | 10% | 0,76 b | 0,17 ab | 0,93 b | 4,47 b | 0,29 ab | 0,31 a |
| | 1% | 1,35 b | 0,32 b | 1,67 b | 4,21 b | 0,47 b | 0,28 b |
| <i>C. priscus</i> | 50% | 0,55 a | 0,16 a | 0,71 a | 3,43 a | 0,23 a | 0,32 a |
| | 10% | 0,55 a | 0,16 a | 0,71 a | 3,43 a | 0,23 a | 0,32 a |
| | 1% | 1,03 b | 0,33 b | 1,36 b | 3,12 a | 0,37 b | 0,27 a |
| <i>P. gonoacantha</i> | 50% | 1,52 a | 0,52 a | 2,04 a | 2,92 a | 0,73 a | 0,35 a |
| | 10% | 2,04 a | 0,68 a | 2,72 a | 3,00 a | 0,77 a | 0,28 b |
| | 1% | 2,26 a | 0,81 a | 3,07 a | 2,79 a | 0,88 a | 0,28 b |
| <i>L. muehlbergianus</i> | 50% | 1,43 a | 0,42 a | 1,85 a | 3,40 a | 0,57 a | 0,30 a |
| | 10% | 2,26 b | 0,63 b | 2,89 b | 3,58 ab | 0,81 b | 0,28 a |
| | 1% | 2,97 c | 1,39 b | 4,36 c | 2,13 b | 1,22 b | 0,27 a |
| <i>T. chrysotricha</i> | 50% | 0,68 a | 0,17 a | 0,85 a | 4,00 a | 0,32 a | 0,37 a |
| | 10% | 0,89 a | 0,31 b | 1,20 a | 2,87 a | 0,40 a | 0,33 a |
| | 1% | + | + | + | + | + | + |
| <i>S. parahyba</i> | 50% | 0,62 a | 0,11 a | 0,73 a | 5,63 a | 0,30 a | 0,41 a |
| | 10% | 2,33 b | 0,57 b | 2,9 b | 4,08 b | 0,86 b | 0,29 b |
| | 1% | + | + | + | + | + | + |
| <i>E. contortisiliquum</i> | 50% | 0,85 a | 0,28 a | 1,13 a | 3,03 a | 0,40 a | 0,35 a |
| | 10% | 1,21 ab | 0,30 a | 1,51 ab | 4,03 a | 0,39 a | 0,25 ab |
| | 1% | 1,34 b | 0,35 a | 1,69 b | 3,82 a | 0,48 a | 0,28 b |

* *T. chrysotricha* e *S. parahyba* não sobreviveram ao tratamento de 1% de radiação solar.

4.2 Efeito da remoção total e parcial dos cotilédones

4.2.1 Altura

A figura 12 mostra a altura das plântulas de *H.courbaril*, *S.saponaria*, *H. atropurpureus*, *T.chrysostrica* e *P. grandiflorum* submetidas aos tratamentos de remoção dos cotilédones. Todas as espécies estudadas sofreram uma redução na altura nos tratamentos com remoção total ou parcial dos cotilédones, sob 50% e 1% da DFF. Plântulas de *T. chrysostrica* submetidas à remoção total dos cotilédones, não sobreviveram aos tratamentos de sombreamento, enquanto que *H.artropurpureus* e *P.grandiflorum* apresentaram mortalidade total apenas no tratamento de 1% da DFF.

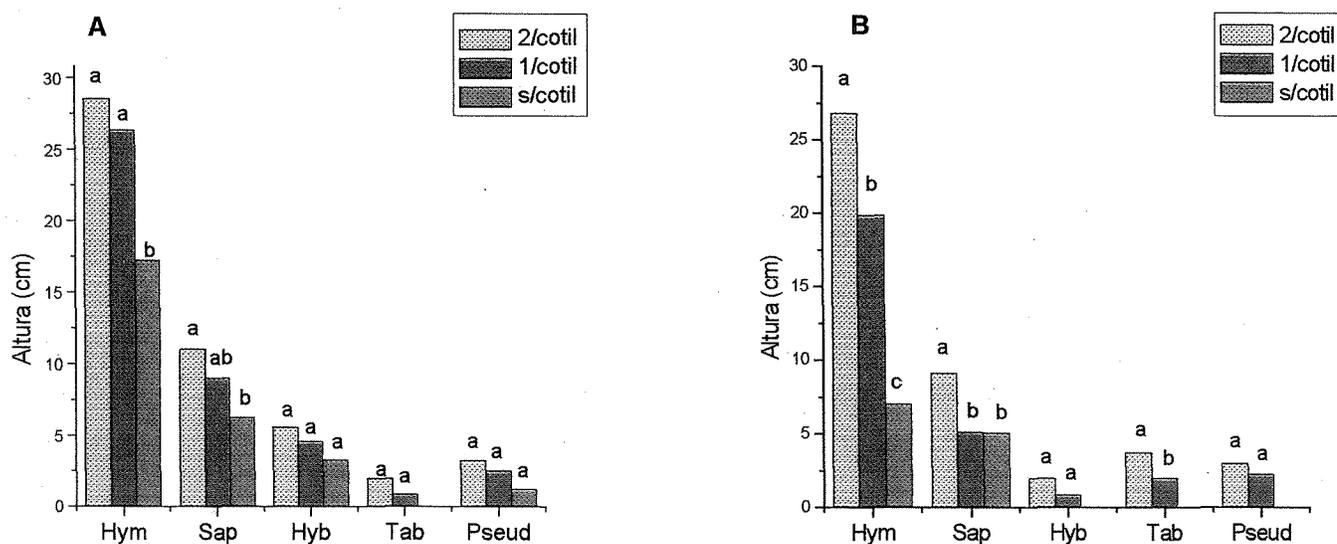


Figura 12: Altura das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus*, *Tabebuia* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total ou parcial dos cotilédones mantidas por 10 semanas a 50 (A) e 1%(B) de intensidade luminosa. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

4.2.2 Área Foliar Total

A figura 13 mostra como a remoção total e parcial dos cotilédones afetou adversamente a área foliar total das plântulas de *H.courbaril* e *S.saponaria* quando comparadas com as plântulas controle mantidas a 50% e 1% da DFF durante dez semanas. *T.chrysotrica* teve a sua área foliar total reduzida quando foi feita a remoção parcial dos cotilédones quando comparada com as plântulas controle a 1% DFF. Nesta espécie houve mortalidade total com a remoção total dos cotilédones a 1% da DFF. Estas plântulas mantidas a 50% da DFF, não mostraram nenhuma diferença significativa na área foliar total quando submetidas à remoção total e parcial dos cotilédones. Quando comparadas com as plântulas intactas *H.atropurpureus* e *P.grandiflorum* não apresentaram nenhum efeito da área foliar total, com remoção total e parcial dos cotilédones, quando comparadas com às plântulas controle submetidas a 50% da DFF. Entretanto *H.atropurpureus* e *P. grandiflorum* não sobreviveram com a remoção total dos cotilédones à 1% da DFF.

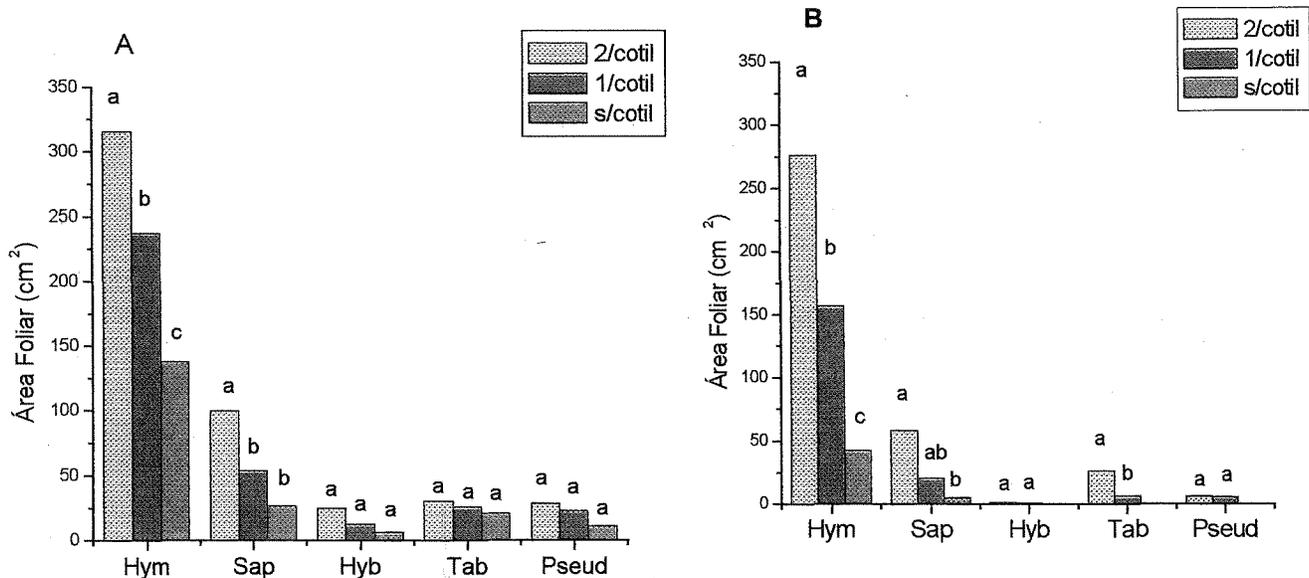


Figura 13: Área foliar total das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus*, *Tabebuia* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total ou parcial dos cotilédones mantidas por 10 semanas a 50% (A) e 1% (B) de intensidade luminosa. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

4.2.3 Massa seca das folhas.

A figura 14 mostra que a remoção total ou parcial dos cotilédones ocasionou uma redução da massa seca das folhas de *H.courbaril* e *P.grandiflorum*, sob 50% e 1% da DFF.

S.saponaria não mostrou uma redução significativas na massa seca das folhas a 50% da DFF. Porém, quando estas plântulas foram mantidas a 1% da DFF, houve uma redução deste parâmetro nas plântulas cujos cotilédones foram removidos total ou parcialmente.

H. atropurpureus e *T. chrysotrica* não apresentaram redução significativa da massa seca, com a remoção total e parcial dos cotilédones, a 50% da DFF. Entretanto, quando estas espécies, e também *P.grandiflorum*, foram mantidas a 1% da DFF, não sobreviveram com a remoção total dos cotilédones.

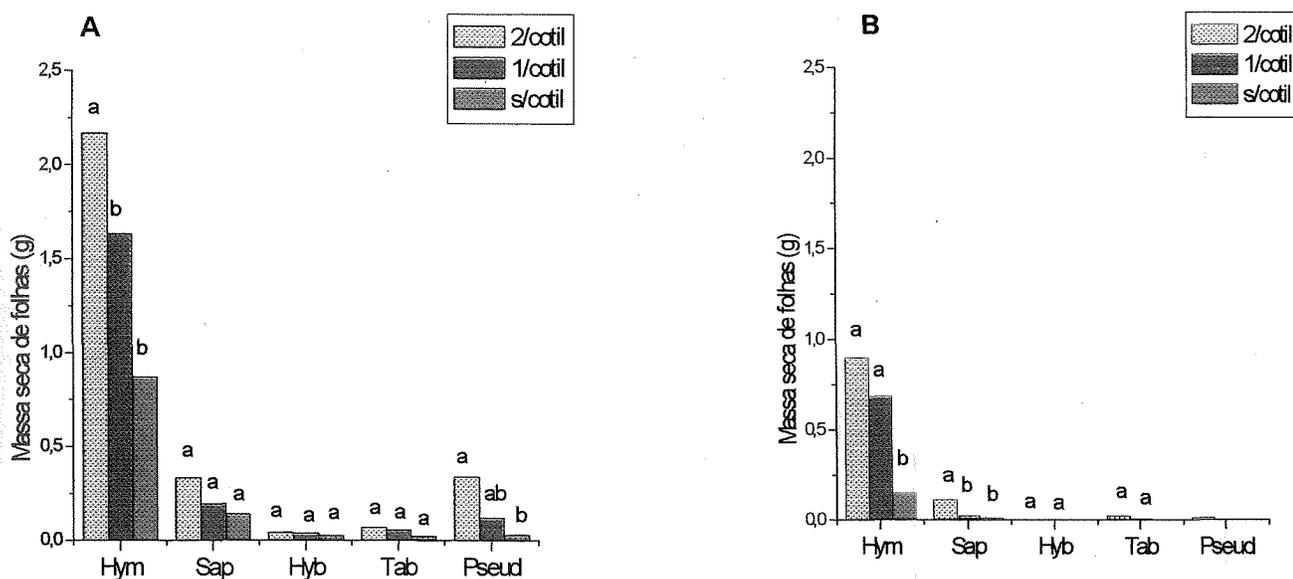


Figura 14 Massa seca das folhas das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus*, *Tabebuia* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total ou parcial dos cotilédones mantidas por 10 semanas a 50 (A) e 1%(B) de intensidade luminosa. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

4.2.4 Massa seca do caule

A figura 15 mostra que em relação as plantas intactas, houve uma forte redução na massa seca do caule para as plântulas de *H.courbaril*, com a remoção total e parcial dos cotilédones, sob 50% e 1% da DFF por dez semanas. *S.saponaria* apresentou uma redução significativa com a remoção total dos cotilédones quando comparada com as plântulas controle e as que tiveram remoção parcial dos cotilédones.

H.atropurpureus, *T.chrysotrica* e *P.grandiflorum* não apresentaram redução significativa da massa seca do caule, quando foram submetidas à remoção total e parcial dos cotilédones, sob 50% da DFF. Quando as plântulas dessas espécies foram mantidas a 1% da DFF, com remoção total dos cotilédones, não sobreviveram.

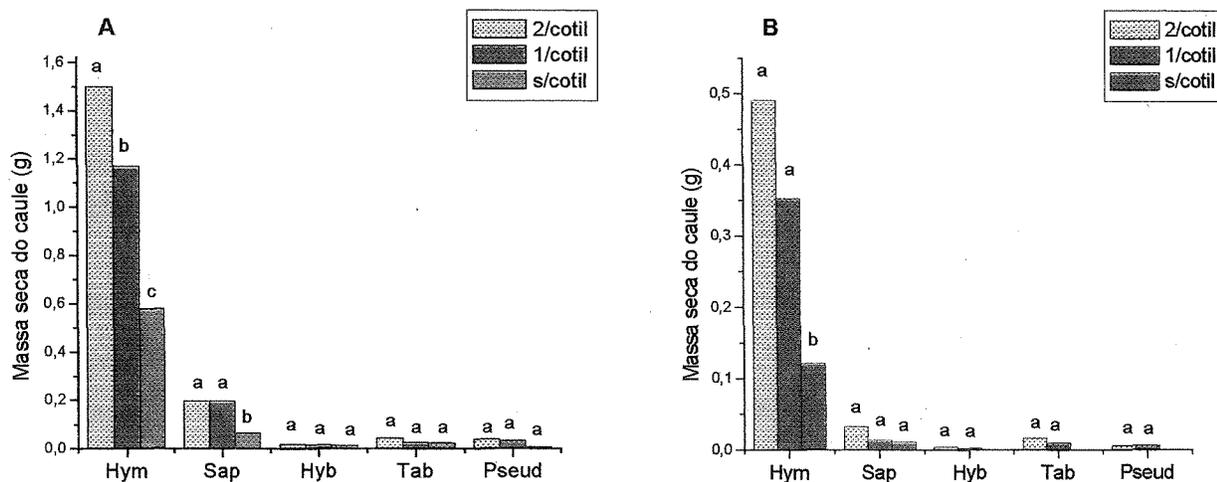


Figura 15: Massa seca do caule das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus*, *Tabebuia* e *Pseudobombax*, após a remoção total ou parcial dos cotilédones mantidas por 10 semanas a 50 (A) e 1%(B) de intensidade luminosa. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

4.2.5 Massa seca da raiz

A figura 16 mostra uma redução na massa seca da raiz nas plântulas de *H.courbaril* submetidas a remoção total e parcial dos cotilédones a 50% e 1% da DFF, quando comparada com as plântulas controle (com dois cotilédones).

S.saponaria mostrou uma redução significativa com a remoção total e parcial dos cotilédones a 50% da DFF, quando comparada com as plântulas controle; o mesmo não foi observado com as plântulas mantidas a 1% da DFF.

H.atropurpureus e *T.chrysotrica* não apresentaram nenhuma redução na massa seca da raiz quando foram submetidas a remoção total e parcial dos cotilédones a 50% da DFF. Porém, quando estas plântulas foram mantidas a 1% da DFF apresentaram mortalidade total com a remoção total dos cotilédones.

P.grandiflorum mostrou uma redução da massa seca da raiz, quando estas tiveram a remoção total dos cotilédones, a 50% da DFF, quando comparada com as plantas controle e com as plantas que tiveram a remoção parcial dos cotilédones. Mas quando estas plântulas foram mantidas a 1% da DFF apresentaram mortalidade total com a remoção dos dois cotilédones.

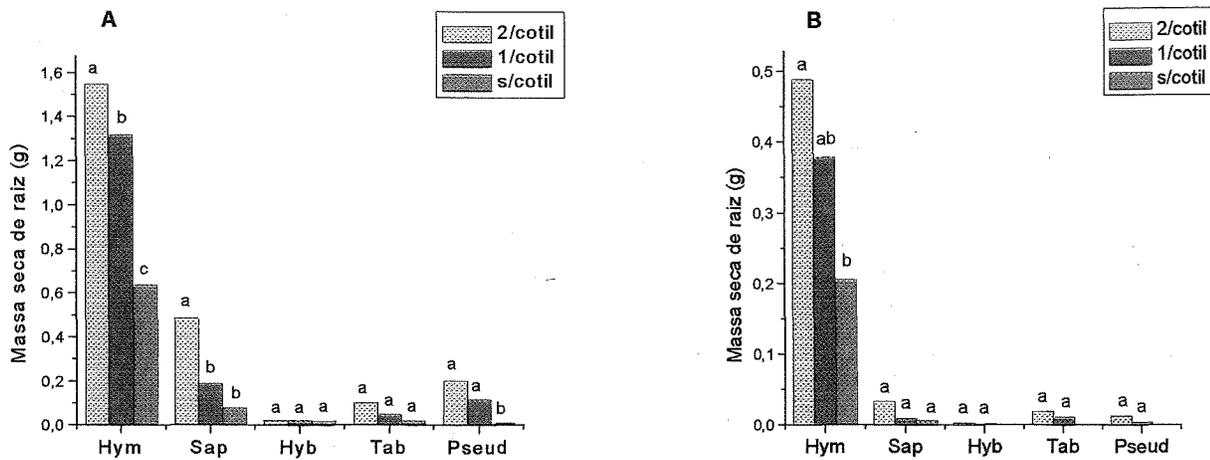


Figura 16: Massa seca da raiz das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus*, *Tabebuia* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total ou parcial dos cotilédones mantidas por 10 semanas a 50% (A) e 1%(B) de intensidade luminosa. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

4.2.6. Massa seca total

A figura 17 mostra que houve uma redução da massa seca total de *H.courbaril* e *S. saponaria* quando sofreram a remoção total e parcial dos cotilédones, sob 50% e 1% da DFF, quando comparadas com as plantas intactas. *H.artropurpureus* e *T.chrysotrica* não mostraram nenhum efeito significativo com relação à da massa total, quando estas foram submetidas a remoção total e parcial dos cotilédones, a 50% da DFF. Estas plântulas mantidas a 1% da DFF não sobreviveram ao tratamento. *P.grandiflorum* mostrou uma redução da massa seca total com a remoção dos dois cotilédones, em comparação com as plantas que tiveram apenas a remoção parcial dos cotilédones e

foram mantidas por dez semanas a 50% da DFF. Quando as plântulas de *P.grandiflorum* foram mantidas a 1% da DFF, não houve diferença significativa entre plântulas que sofreram a remoção parcial dos cotilédones e as plantas intactas a 1% da DFF. Porém, as plântulas que sofreram a remoção total dos cotilédones não sobreviveram.

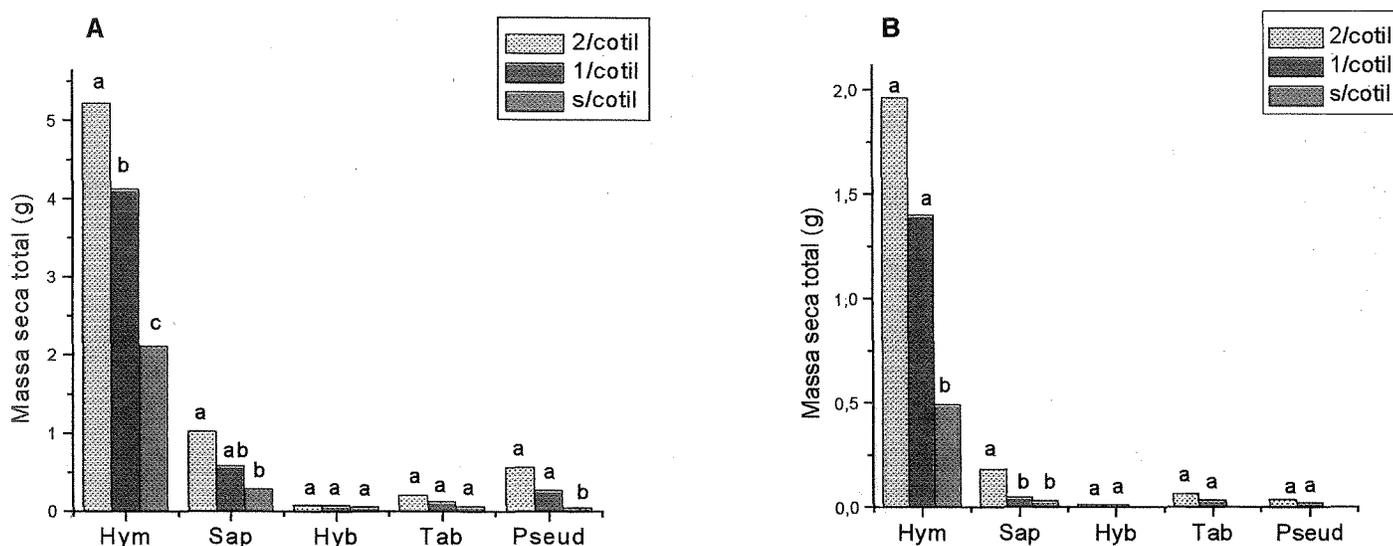


Figura 17: Massa seca total das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus*, *Tabebuia* e *Pseudobombax*, após a remoção total ou parcial dos cotilédones, mantidas por 10 semanas a 50 (A) e 1%(B) de DFF. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

4.2.7 Razão Raiz/Parte aérea

As plântulas de *S.saponaria* e *T. chrysotrica* submetidas à remoção total e parcial dos cotilédones, a 50% da DFF, exibiram um maior crescimento da parte aérea em relação ao sistema radicular. *H.artropurpureus*, *T.chrysotrica* e *P.grandiflorum* não sobreviveram à remoção total dos cotilédones, quando mantidas a 1% da DFF. De

modo geral variações da razão R/PA foram resultado do aumento do crescimento da parte aérea em relação às raízes (Tabela 5),

Tabela 5: Razão R/PA das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus atropurpureus*, *Tabebuia chrysotrica* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total e parcial dos cotilédones mantidos por dez semanas a 50% e 1% da DFF. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade)

| Espécie | R/PA 50% DFF | | |
|-------------------------|---------------------|---------------------|-----------------------|
| | <u>2cotilédones</u> | <u>1 cotilédone</u> | <u>Sem cotilédone</u> |
| <i>H.courbaril</i> | 0,45 a | 0,51 a | 0,47 a |
| <i>S. saponaria</i> | 0,94 a | 0,47 b | 0,36 b |
| <i>H. atropurpureus</i> | 0,24 a | 0,41 b | 0,49 b |
| <i>T. chrysotrica</i> | 1,46 a | 0,66 b | 0,55 b |
| <i>P. grandiflorum</i> | 0,55 a | 0,84 a | 0,19 b |

| Espécie | R/PA 1% DFF | | |
|-------------------------|---------------------|---------------------|-----------------------|
| | <u>2cotilédones</u> | <u>1 cotilédone</u> | <u>Sem cotilédone</u> |
| <i>H.courbaril</i> | 0,34 a | 0,37 a | 0,60 b |
| <i>S. saponaria</i> | 0,23 a | 0,19 a | 0,15 a |
| <i>H. atropurpureus</i> | 0,30 a | 0,20 ab | + |
| <i>T. chrysotrica</i> | 0,74 a | 0,50 a | + |
| <i>P. grandiflorum</i> | 0,58 a | 0,32 a | + |

4.2.8 Razões da massa seca de folhas (RMF), caule (RMC) e raiz (RMR).

De forma geral, as plantas de *T.chrysotrica* e *P. grandiflorum*, mostraram uma redução na RMF, com 50% da DFF, quando submetidas à remoção total e parcial dos cotilédones, quando comparada com as plantas intactas. *H.atropurpureus*, *T.chrysotrica* e *P.grandiflorum* não sobreviveram à remoção total dos cotilédones a 1% da DFF. *H. courbaril* e *H. atropurpureus* não mostraram diferenças significativas com a remoção total e parcial dos cotilédones com 50% da DFF. *H. courbaril* e *S. saponaria* mostraram uma redução RMF quando submetidas a remoção total dos cotilédones (tabela 6).

A RMC não sofreu uma redução significativa quando estas espécies foram submetidas à remoção total e parcial dos cotilédones a 50% e 1% da DFF (tabela 7)

A alocação de fotossintatos para a raiz foi reduzida quando as plantas de *S. saponaria*, *T. chrysotrica* e *P. grandiflorum* foram submetidas à remoção total e parcial dos cotilédones, a 50% da DFF. *H. courbaril* e *H. artropurpureus* não apresentaram diferenças significativas em RMC quando estas foram submetidas a remoção total e parcial dos cotilédones. Quando estas plantas foram mantidas a 1% da DFF, a redução da RMR foi mais acentuada para *H. courbaril* e *S. saponaria*. *H.atropurpureus*, *T.chrysotrica* e *P.grandiflorum* não sobreviveram a este tratamento (tabela 8).

Tabela 6: RMF das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus atropurpureus*, *Tabebuia chrysotrica* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total e parcial dos cotilédones mantidas por dez semanas a 50% e 1% da DFF. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

| Espécie | RMF 50% DFF | | |
|-------------------------|---------------------|---------------------|-----------------------|
| | <u>2cotilédones</u> | <u>1 cotilédone</u> | <u>Sem cotilédone</u> |
| <i>H.courbaril</i> | 0,414 a | 0,402 a | 0,391 a |
| <i>S. saponaria</i> | 0,50 a | 0,33 b | 0,33 b |
| <i>H. atropurpureus</i> | 0,51 a | 0,50 a | 0,44 a |
| <i>T. chrysotrica</i> | 0,43 a | 0,33 ab | 0,26 b |
| <i>P. grandiflorum</i> | 0,58 a | 0,44 ab | 0,39 b |

| Espécie | RMF 1% DFF | | |
|-------------------------|---------------------|---------------------|-----------------------|
| | <u>2cotilédones</u> | <u>1 cotilédone</u> | <u>Sem cotilédone</u> |
| <i>H.courbaril</i> | 0,49 a | 0,47 a | 0,21 b |
| <i>S. saponaria</i> | 0,62 a | 0,39 b | 0,25 b |
| <i>H. atropurpureus</i> | 0,38 a | 0,21 b | + |
| <i>T. chrysotrica</i> | 0,40 a | 0,26 a | + |
| <i>P. grandiflorum</i> | 0,45 a | 0,44 a | + |

Tabela 7: RMC das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus atropurpureus*, *Tabebuia chrysotrica* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total e parcial dos cotilédones, mantidos por dez semanas a 50% e 1% da DFF. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

| Espécie | RMC 50% DFF | | |
|-------------------------|---------------------|---------------------|-----------------------|
| | <u>2cotilédones</u> | <u>1 cotilédone</u> | <u>Sem cotilédone</u> |
| <i>H.courbaril</i> | 0,28 a | 0,27 a | 0,28 a |
| <i>S. saponaria</i> | 0,18 b | 0,33 a | 0,22 ab |
| <i>H. atropurpureus</i> | 0,22 a | 0,21 a | 0,19 a |
| <i>T. chrysotrica</i> | 0,17 b | 0,20 b | 0,36a |
| <i>P. grandiflorum</i> | 0,06a | 0,11 a | 0,07 a |

| Espécie | RMC 1% DFF | | |
|-------------------------|---------------------|---------------------|-----------------------|
| | <u>2cotilédones</u> | <u>1 cotilédone</u> | <u>Sem cotilédone</u> |
| <i>H. courbaril</i> | 0,24 a | 0,24 a | 0,20 a |
| <i>S. saponaria</i> | 0,18b | 0,22 ab | 0,30 a |
| <i>H. atropurpureus</i> | 0,35 a | 0,19b | + |
| <i>T. chrysotrica</i> | 0,27a | 0,33 a | + |
| <i>P. grandiflorum</i> | 0,22 a | 0,30 a | + |

Tabela 8: RMR das plantas de *Hymenaea courbaril*, *Sapindus saponaria*, *Hybanthus atropurpureus*, *Tabebuia chrysotrica* e *Pseudobombax grandiflorum*, após a remoção total e parcial dos cotilédones mantidos por dez semanas a 50% e 1% da DFF. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade)

| Espécie | RMR 50% DFF | | |
|-------------------------|--------------|--------------|----------------|
| | 2cotilédones | 1 cotilédone | Sem cotilédone |
| <i>H.courbaril</i> | 0,32 a | 0,31 a | 0,30 a |
| <i>S. saponaria</i> | 0,46 a | 0,32 b | 0,23 b |
| <i>H. atropurpureus</i> | 0,33 a | 0,28 a | 0,26 a |
| <i>T. chrysotrica</i> | 0,45 a | 0,39 ab | 0,32b |
| <i>P. grandiflorum</i> | 0,43 a | 0,35 a | 0,12b |

| Espécie | RMR 1% DFF | | |
|-------------------------|---------------------|---------------------|-----------------------|
| | <u>2cotilédones</u> | <u>1 cotilédone</u> | <u>Sem cotilédone</u> |
| <i>H.courbaril</i> | 0,31 a | 0,27 a | 0,25a |
| <i>S. saponaria</i> | 0,18 a | 0,16 a | 0,10 a |
| <i>H. atropurpureus</i> | 0,25 ^a | 0,14 a | + |
| <i>T. chrysotrica</i> | 0,41 a | 0,32 a | + |
| <i>P. grandiflorum</i> | 0,36 a | 0,23 b | + |

5. DISCUSSÃO

5.1 O tamanho da semente e a morfologia funcional dos cotilédones, de algumas espécies de florestas tropicais, quanto à tolerância a diferentes níveis de sombreamento.

A luz tem sido considerada o principal fator que controla os processos de crescimento de espécies das florestas tropicais, sendo especialmente crucial na fase de estabelecimento da plântula (Lee *et al.*; 1996; Whitmore, 1996). Embora muitos trabalhos relatem efeitos da redução da radiação fotossinteticamente ativa sobre o crescimento, poucos são os que somam a estes, as alterações devidos às mudanças na qualidade espectral. O sombreamento provoca diferentes efeitos sobre as espécies vegetais. Normalmente as mudanças na quantidade da luz afetam o crescimento das plantas, enquanto alterações na composição espectral, principalmente na região do vermelho, são conhecidas por alterar a sua morfologia (Dale & Causton, 1992 ; Stuefer & Huber, 1998)

Neste trabalho, a maioria das espécies estudadas conseguiu sobreviver por cinco e dez semanas em ambientes altamente sombreados e apresentou algumas características da síndrome de adaptação à sombra. *S. parahyba* e *T. chrysotrica* mostraram-se intolerantes ao sombreamento, pois sua sobrevivência foi muito baixa ou nula nestas condições, indicando que poderiam estar abaixo de seu ponto de compensação de luz e/ou apresentar altas taxas de respiração, o que, segundo Grime & Hunt (1975), conduziria à rápida deterioração e mortalidade em plântulas densamente sombreadas. Augspurger (1984b) observou que os danos por herbivoria seriam a causa principal da mortalidade de plântulas no sub-bosque, mas no trabalho

aqui desenvolvido não houve danos aparentes causados por herbivoria, nas plantas intolerantes ao sombreamento.

A sobrevivência das plântulas na sombra não mostrou estar correlacionada com o tamanho da semente ou com a morfologia funcional da plântula, uma vez que a mesma foi alta para espécies com sementes grandes (*H. courbaril*, *L. muehlbergianus*), sementes médias (*E. contortisiliquum*, *S. saponaria*) e sementes pequenas (*C. priscus* e *T. chrysotrica*). Entre as plântulas que apresentaram altas taxas de mortalidade, encontra-se *S. parahyba* que possui uma semente grande quando comparada com as demais do grupo.

Contudo, Hutchinson (1967) observou que sementes recém germinadas, quando colocadas no escuro, foram mais persistentes do que plântulas da mesma espécie que receberam um tratamento de luz antes de serem submetidas ao sombreamento. O autor atribui isto ao fato de que a matéria seca produzida no ambiente com luz impõe uma demanda respiratória maior quando as plantas são mantidas por longo período no escuro.

Relações entre sobrevivência de plântulas em ambiente sombreado e o tamanho da semente são bem documentadas na literatura. No entanto, parece que não existe um padrão muito claro nestas relações, considerando-se diferentes autores. Estes trabalhos partem do princípio de que plântulas oriundas de sementes grandes teriam mais reservas, ou para sobreviver por longos períodos em locais onde a disponibilidade de energia é baixa, ou para produzir plântulas maiores, tendo assim vantagem competitiva em relação às plântulas vizinhas (Hutchinson, 1967).

Grime & Jeffrey (1965) e Hutchinson (1967) verificaram que espécies com sementes grandes persistiram por mais tempo em condições de sombreamento severo. Augspurger (1984a) verificou que tolerância à sombra não estava relacionada com a reserva de sementes em 18 espécies arbóreas tropicais dispersas pelo vento e, posteriormente, Leishman & Westoby (1994) observaram que, em níveis de luz acima de $5 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, a taxa de sobrevivência das plântulas não se mostrou correlacionada com o tamanho de sementes maiores. Estas plântulas sobreviveram significativamente mais tempo do que plântulas com sementes pequenas, quando mantidas em ambiente com 99% de sombreamento.

Metcalf & Grubb (1997) relataram que *Melastoma malabathricum*, uma espécie normalmente encontrada em bordas de florestas e com sementes pequenas ($33\mu\text{g}$) apresentou 75% de sobrevivência por 21 semanas, quando mantidas em apenas 1% de luminosidade.

Para Grime & Jeffrey (1965), sementes grandes teriam vantagens em ambiente com vegetação baixa, onde pequenas diferenças na altura estariam associadas com grandes mudanças na intensidade, direção e qualidade da radiação, enquanto que, no chão da floresta, o crescimento inicial em altura pode não ser tão importante, uma vez que os gradientes de luz são menos pronunciados. A vantagem de plântulas maiores produzidas por sementes grandes no interior das florestas estaria relacionada com a capacidade destas em vencer a barreira imposta pela serrapilheira (Molofsky & Augspurger, 1992).

Kohyama & Grubb (1994) verificaram que plântulas oriundas de sementes grandes seriam beneficiadas no interior de florestas, em microsítios cobertos pela serrapilheira, pela produção de uma raiz principal, e que plântulas com sementes pequenas se desenvolveriam em solos rochosos, com ausência de serrapilheira, pelo desenvolvimento de raízes laterais finas.

No presente trabalho, as espécies que exibiram germinação fanerocotiledonar epígea de reserva, sobreviveram quando submetidas aos tratamentos de 10% e 1 % da DFF, com exceção de *S.parahyba* que teve mortalidade total quando mantida a 1% da DFF. Isto também foi verdadeiro para as espécies com germinação fanerocotiledonar epígea foliácea.

Garwood (1996) sugere que a morfologia da plântula deveria ser usada como critério para relacionar o estabelecimento com o tipo de habitat. Neste sentido, a autora verificou, por dados de literatura, que plântulas com germinação epígea fanerocotiledonar seriam preferencialmente encontradas em ambientes abertos e teriam sementes pequenas.

Kitajima (1996) encontrou uma relação inversa entre a taxa de liberação de O₂ e espessura da folha cotiledonar; logo, cotilédones mais grossos teriam função de reserva e não fotossintética, o que poderia ser favorável em situações em que a disponibilidade de energia luminosa fosse limitante.

Grime (1983) relata algumas conclusões de várias pesquisas sobre o efeito do sombreamento no crescimento e morfogênese das plantas. Os autores dessas pesquisas verificaram que a maioria das plantas produz menos matéria seca, retém

fotossintatos na parte aérea às custas do menor crescimento das raízes e produz folhas maiores e mais finas.

Apesar do sombreamento não ter causado expansão da lâmina foliar na maioria das espécies estudadas, a área foliar específica foi maior para a maioria das espécies mantidas em baixa DFF, exceto para *L.muehlbergianus*, que apresentou maior espessura da folha no tratamento de 50% da DFF tanto em cinco quanto em dez semanas de tratamento. Segundo Björkman (1981), é importante que a área fotossintetizante ativa por massa total da planta seja a mais alta possível, e que, ao mesmo tempo, o sombreamento mútuo entre as folhas seja minimizado. A maximização da área fotossinteticamente ativa pode ser alcançada de duas maneiras; uma delas seria dada pelo aumento da área foliar específica e a outra pelo aumento da razão da massa da folha em relação à massa total da planta. A área foliar específica, portanto, pode ser um importante indicador, entre outros, da capacidade de adaptação das plantas a condições de baixa irradiância. Nas espécies aqui estudadas, o aumento da área foliar específica foi causado pela redução da biomassa das folhas; folhas mais finas podem apresentar diminuição das camadas de parênquima paliçádico e assim facilitar a capacidade de difusão do CO₂ no interior das células do mesófilo (Lee, 1988). Reduções dos componentes fotossinteticamente inativos, tais como parede celular do tecido epidérmico e tecido vascular, poderiam também causar o aumento na área foliar específica (Björkman, 1981).

De outra maneira, Walters *et al.* (1993) e Kitajima (1994) observaram que plantas tolerantes ao sombreamento não apresentaram aumento da área foliar específica em ambiente de baixa irradiância. Os autores sugeriram que folhas mais fortes poderiam

proteger as plantas contra danos de herbívoros e assim garantir maior longevidade foliar. Portanto, em ambiente altamente sombreado, como o interior de florestas tropicais, nem sempre a expansão da área foliar e a diminuição de sua espessura podem garantir o sucesso no estabelecimento.

A tolerância à sombra tem sido utilizada como o critério principal na classificação em estádios sucessionais de espécies arbóreas, podendo ser usada no sentido de sobrevivência e/ou crescimento das plantas em sub-bosques de florestas (Popma & Bongers, 1988). No estudo aqui desenvolvido, a não sobrevivência de plantas de *S.parahyba* e *T.chrysotrica* em uma das condições de sombreamento utilizada (1%) revelou uma intolerância destas espécies à baixa intensidade luminosa, o que sugere um alto grau de intolerância ao sombreamento.

As espécies que sobreviveram ao sombreamento apresentaram uma série de alterações em seu crescimento. Como observado em diversos outros estudos (Augsburger, 1984b; Popma & Bongers, 1988; Court & Mitchel, 1989; Osunkoya & Ash, 1991), houve redução de altura nas plantas sombreadas. Sabe-se que respostas de extensão do caule são controladas pelo fitocromo, sendo determinadas pela razão V/VE da radiação.(Ballaré *et al.* 1991b; Casal & Sanchez, 1992; Gilbert *et al.*, 1995). Neste caso, parece não ter havido um efeito direto da razão V/VE, uma vez que nas condições dos tratamentos a razão V/VE não foi alterada, mesmo após ter diminuído a radiação fotossinteticamente ativa. É possível que a baixa atividade fotossintética seja a principal responsável pela redução do comprimento do caule. Augspurger (1984a) e Kitajima (1994), relacionaram também, tolerância a sombra com a densidade do lenho da planta adulta. A densidade do lenho poderia contribuir para o

aumento de defesa contra danos físicos e agentes bióticos, além do maior suporte estrutural.

Reduções da matéria seca também ocorrem sob sombreamento (Kwesiga & Grace, 1986; Thompson *et al.*, 1988; Court & Mitchell, 1989; Osunkoya & Ash, 1991; Tinoco-Ojanguren & Pearcy, 1995). De modo geral, o fato do sombreamento artificial ter causado na redução massa seca total, demonstrou também que esta resposta pode ter sido conseqüência das baixas irradiâncias, que limitaram a fotossíntese.

Plantas mantidas sob condições de sombreamento parecem apresentar caracteristicamente menor razão raiz/parte aérea e maior RAF e AFE (Popma & Bongers, 1988, 1991; Osunkoya & Ash, 1991; Walters *et al.*, 1993; Osunkoya *et al.* 1994). Com poucas exceções, estas três respostas estiveram presentes nas espécies aqui estudadas. Alocação de matéria seca à parte aérea em detrimento da raiz pode contribuir para o aumento relativo do aparelho fotossintético da planta. Mesmo que isto não ocorra, no caso da matéria ser alocada preferencialmente a caules e pecíolos, e não a lâminas foliares, esta resposta pode contribuir indiretamente para economizar carboidratos, uma vez que a respiração das raízes, em geral é maior que a do caule (Corré, 1983). Em geral, aumentos da AFE sob sombra são causados por um número menor de camadas de células do mesófilo e menor quantidade de carboidratos (Lambers & Poorter, 1992), podendo contribuir para a maximização da interceptação da radiação em ambientes sombreados e diminuição da resistência à difusão de CO₂ (Fitter & Hay, 1983). A razão da massa foliar representa a fração da biomassa total alocada às folhas, enquanto que a razão de área foliar representa a dimensão relativa do aparelho fotossintético da planta (Corré, 1983), mais importante do que a área foliar

total em si (Lee, 1988). Portanto, tais características em conjunto, são consideradas adaptativas ao sombreamento porque aumentam a taxa de fotossíntese em relação à respiração, ao nível de planta inteira, e contribuem para a manutenção de um balanço positivo de carbono e para a maximização do crescimento à sombra (Kitajima, 1994).

Mudanças na composição dos pigmentos sob as condições de luz prevalentes são reconhecidas para um grande número de espécies (Demming-Adams *et al.*, 1995). Entre estas, destaca –se o duplo papel exercido pelos carotenóides, tanto como pigmentos acessórios sob baixa iluminação, quanto como pigmento protetor contra estresse ocasionado por alta intensidade luminosa (Young, 1991). Embora os níveis de carotenóides totais tenham sido reduzidos sob condições de mais alta intensidade luminosa, as espécies estudadas exibiram uma maior proporção da razão carotenóides/clorofila total nesta condição, indicando o possível papel deste conjunto de pigmentos sob alta densidade luminosa. Parte do conteúdo dos carotenóides em plantas crescendo sob alta DFF pode conter uma significativa porção dos pigmentos do ciclo da xantofila (Logan *et al.*; 1996; Rosevear *et al.*; 2001).

Diferenças no regime de luz não afetam apenas o crescimento e a capacidade fotossintética, mas também podem ocasionar mudanças na morfologia foliar e no conteúdo de pigmentos. Dentre estas características, as alterações na razão clorofila a/b podem ser consideradas como um exemplo clássico de aclimatação à baixa densidade luminosa (Chow *et al.*, 1991; Osborne *et al.*, 1994). Tipicamente, a razão de clorofila a/b decresce e a quantidade de clorofila associada aos coletores de luz aumenta em resposta às reduções na irradiância (Anderson *et al.*, 1988). Sob baixa irradiância, modificações na ultra – estrutura do cloroplasto são observadas. Aumentos

na razão do comprimento dos tilacóides prensados e não prensados são consistentes com as mudanças na razão da clorofila a/b, devido á composição relativa dos diferentes pigmentos que constituem os dois tipos de membranas (Anderson *et al.*, 1988).

De fato, muitas espécies submetidas a baixa irradiância apresentam decréscimos na razão da clorofila a/b (Lee, 1988; Cao, 2000; Evans & Poorter, 2001). Uma proporção relativamente maior de clorofila *b* em relação à clorofila *a* é considerada uma estratégia para o aumento da absorção de limitada luz vermelha, tipicamente encontrada no sub-bosque das florestas tropicais (Björkman, 1981). De forma geral, as espécies em estudo exibiram maior conteúdo de clorofila *a*, *b* e total (por unidade de massa) em condições de 10 e 1% da DFF, sugerindo aumento do complexo pigmento-proteína sob baixa DFF. Um maior conteúdo de clorofila também é considerado um importante mecanismo de adaptação á sombra, uma vez que amplia a capacidade de coleta de luz em ambientes limitados por este fator (Lee *et al.*, 1996). Porém, tais aumentos nas espécies em estudo não ocasionaram reduções da razão clorofila a/b, mostrando que, embora esta resposta seja comum para um grande número de espécies, ela não é universal (Murchie & Horton, 1997). Similarmente, *Tradescantia albiflora* (Chow *et al.*, 1991) e *Mycelis muralis* (Osborne *et al.*, 1994), ambas herbáceas e tolerantes ao sombreamento, apresentaram valores constantes da razão clorofila a/b, apontando para uma estrutura similar das membranas dos tilacóides nas diferentes condições de luminosidade. Tais resultados indicam uma inabilidade das espécies aclimatarem todos os componentes do aparelho fotossintético à DFF, fato este que não exclui o potencial para colonização em diferentes ambientes, visto que outras

características, como assimilação de carbono, taxas de respiração e estrutura da folha podem ser mais importantes do que a concentração dos pigmentos em si. (Osborne *et al.*, 1994; Evans & Poorter, 2001).

A relação entre a taxa de crescimento relativo e a massa das sementes tem sido relatada em alguns trabalhos (Shiple, 1990; Westoby & Jurado, 1992; Marañón & Grubb, Westoby, Jurado & Leishman, 1992; Osunkoya *et al.* 1994; Wright & Westoby, 1999; Ganade & Westoby, 2000). Westoby & Jurado (1992) mostraram experimentalmente uma forte correlação entre a TCR e a massa das sementes 10 dias após a germinação, e sugeriram que tal relação seria bastante forte nos primeiros 15 a 20 dias que sucedem o processo germinativo e diminuiria gradativamente após este período. Essa relação também foi observada nas espécies estudadas com cinco semanas de tratamento. Segundo Westoby *et al.* (1996) haveria três explicações que justificariam as vantagens das sementes maiores:

a- Efeito do tamanho da plântula: sementes maiores dariam origem a plântulas maiores imediatamente após a germinação. Desse modo, raízes de tais plântulas atingem maiores profundidade do solo, obtendo melhores suprimentos de água e/ou produzem maiores partes aéreas para atingirem maiores níveis de luz fotossinteticamente ativa (PAR).

b- Efeito de reserva: sementes maiores apresentam recursos metabólicos em maior disponibilidade para que as plântulas suportem déficits de carbono.

c- Efeitos metabólicos: como as espécies de sementes maiores tendem a ter menores taxas de crescimento relativo (por razões não conhecidas) talvez tenham menores taxas de respiração ou, de alguma outra maneira, consomem recursos

metabólicos mais vagorosamente, e seria então isso, ao invés do tamanho da semente o que lhes permitiria sobreviver por mais tempo após injúria ou quando expostas a condições de sombreamento.

Recentemente, Kidsón & Westoby (2000) demonstraram que espécies de sementes grandes tendem a ter uma menor "plântula funcional", ou seja, tais plântulas são pequenas sob o ponto de vista da superfície fotossintética ou funções autotróficas, já que a massa dos cotilédones é muito superior à sua área. Também possuem mais reservas armazenadas do que o esperado, de modo que tais reservas são mobilizadas lentamente. Isso corresponde ao efeito de reserva citado anteriormente.

Entretanto, a variável taxa de crescimento relativo parece ser bastante dependente dos fatores ambientais, visto que há uma relação negativa entre a taxa de crescimento relativo e o tamanho das sementes quando as plântulas são submetidas a um drástico sombreamento, tanto no interior da mata quanto no sombreamento artificial. Osunkoya *et al.* 1994, estudando 12 espécies arbóreas de uma floresta tropical australiana, também observaram diminuição da relação TCR-massa das sementes quando as plantas foram submetidas a drásticos níveis de sombreamento. Fenner (1978) notou que apesar de espécies com sementes pequenas terem maiores valores de TCR, esta vantagem era perdida abaixo do dossel. Ganade & Westoby (1999) também observaram, quando compararam espécies crescendo em ambientes iluminados e sob sombreamento, que a relação entre a TCR e massa das sementes era negativa sob baixos níveis de radiação.

Segundo Scarpa & Válio (2002) as tendências encontradas parecem não mostrar muita diferença entre os grupos sucessionais considerados (pioneiras e secundárias), o

que quer dizer que, pelo menos em relação aos parâmetros analisados, a massa da semente parece ser o fator determinante tanto na massa da plântula quanto da TCR.

As alterações nestes parâmetros, relacionadas à morfologia foliar – razão de área foliar, e área foliar específica observadas com aumento de idade das plantas, as quais ocorreram em sentido inverso aos tratamentos sombreados, revelam a capacidade de adaptação das folhas às condições variáveis de radiação ao longo do desenvolvimento das plantas. A influência similar, na maioria dos casos, do sombreamento artificial sobre estas respostas principalmente a baixas irradiâncias (Corré, 1983), mostrou também, que em alguns casos as baixas razões V/VE parecem também ter influência sobre estas respostas (Kwesiga & Grace, 1986; Lee, 1988; Kasperbauer & Hunt, 1992; Dale & Causton, 1992). Também aqui, em algumas espécies, a resposta foi levemente acentuada em um dos tipos de sombreamento, não havendo, entretanto, nenhum padrão distinto de alteração.

Além disso, no estudo de Lee (1988) sobre efeitos de sombreamento em algumas espécies de lianas, nenhuma respondeu da mesma maneira a baixas densidades de fluxo de fótons e a baixas razões V/VE, tendo sido considerado que ambas as variáveis foram importantes em controlar as respostas à sombra. Cabe ressaltar que os tratamentos de sombreamento aqui utilizados não foram idênticos entre-si em relação à quantidade de radiação fotossinteticamente ativa e nem a outras variáveis ambientais, como temperatura e umidade relativa, que podem ter influenciado as respostas das plantas de alguma maneira. Para poder distinguir claramente efeitos de baixa razão V/VE, seria necessário o cultivo das plantas em condições totalmente controladas, onde apenas uma das variáveis fosse alterada. Por outro lado, estudos de

campo podem ser vantajosos na interpretação de resultados, porque o conceito de tolerância à sombra não separa radiação de outros efeitos climáticos (Wang *et al.*, 1994).

5.2 Efeito da remoção de órgãos vegetais no crescimento de plântulas.

A fase de estabelecimento de uma plântula difere em muitos aspectos dos estádios posteriores do ciclo de vida das mesmas, tanto em termos de dependência dos recursos derivados da planta mãe, quanto em relação às rápidas mudanças de desenvolvimento e padrões de alocação (Kitajima, 1996).

A remoção dos cotilédones mostrou claramente a importância destes para o estabelecimento inicial nas espécies *H. courbaril*, *H. atropurpureus*, *T. chrysotrica* e *P. grandiflorum*. A maioria destas espécies conseguiu sobreviver com a remoção total ou parcial dos cotilédones nos diferentes tipos de sombreamentos. Entretanto, a maneira pela qual as plantas respondem a eventos destrutivos pode depender de suas características, como tamanho da semente e taxas de crescimento, e de fatores externos, como disponibilidade de recursos no ambiente (Armstrong & Westoby, 1993; Rosenthal & Kotanen, 1994).

No início do crescimento, as espécies estudadas mostraram uma redução na altura quando submetidas à remoção total e parcial dos cotilédones nos tratamentos de 50% e 1% da DFF, quando comparadas com as plantas intactas. Um mecanismo de crescimento compensatório sobre a folha foi observado entre as plantas que sofreram a remoção total e parcial dos cotilédones nos tratamentos de 50% e 1% DDF, indicando que, até certo nível de sombreamento, as espécies foram capazes de crescer e compensar o órgão perdido. Este atributo fisiológico já foi observado em gramíneas

(Poorter & Nagel, 2000) e em *Trema micrantha*, uma espécie arbórea pioneira (Válio, 2001). Dentro deste contexto, as características como crescimento compensatório podem ser fundamentais nas espécies citadas para a sobrevivência em ambiente de floresta tropical onde os riscos de perda de tecidos são altas. Herbivoria e danos causados por patógenos têm sido considerados tão importantes quanto a luz em limitar a sobrevivência das espécies tropicais (Kitajima, 1994).

Embora o crescimento em altura tenha sido semelhante nestes dois tratamentos, algumas diferenças fazem-se notar, refletindo o papel fisiológico destes órgãos sobre o crescimento inicial da planta. Todas as espécies foram sensíveis de algum modo à remoção total dos cotilédones, quando comparadas com a remoção parcial destes. Resultados semelhantes foram obtidos por Bonfill (1998), onde plantas com cotilédones foram menos afetadas pela herbivoria quando comparado às plantas sem cotilédones. Os efeitos da remoção dos cotilédones foram amplificados quando as plantas são mantidas em condições de sombreamento.

O aumento na razão R/PA nestes tratamentos, quando comparado às plantas intactas, deveu-se não ao aumento do crescimento da raiz, mas sim à diminuição do crescimento da parte aérea, apontando para a importância destes órgãos no estabelecimento inicial desta espécie. Em condições de casa de vegetação e em 50% e 1% da DFF, plantas com remoção total dos cotilédones mostraram maior razão R/PA, também devido ao menor crescimento da parte aérea, quando comparado às plantas intactas. Este resultado indicou que a mobilização de reservas dos cotilédones seria direcionada para o crescimento das primeiras folhas e não para o crescimento do sistema radicular em plantas intactas. Em *Hymenaea courbaril*, uma leguminosa com

semente grande, foi verificado por meio da aplicação de ^{14}C , que a mobilização de reservas cotiledonares foi usada para a construção de tecido fotossintético, o qual torna-se depois capaz de produzir açúcares e providenciar o crescimento para o sistema radicular (Santos, 2002).

Evidências da mobilização de reservas cotiledonares para o crescimento da parte aérea, nas espécies estudadas, foi demonstrada comparando-se plantas intactas com plantas em que apenas os cotilédones foram removidos. Nesta situação, plantas apenas com cotilédones apresentaram massa seca das raízes significativamente reduzida em relação às plantas intactas, evidenciando que o principal dreno para a mobilização de reservas cotiledonares nesta espécie são os eófilos (Sanches, 2004).

Alguns estudos têm mostrado que plântulas oriundas de sementes grandes normalmente apresentam maior habilidade para sobreviver em condições de sombreamento quando comparadas às plântulas oriundas de sementes menores (Foster & Janson, 1985; Foster, 1986; Westoby *et al.*, 1992; Leishman & Westoby, 1994), o que poderia ser explicado pelos recursos extras fornecidos pelas sementes sob baixa DFF (Saverimuttu & Westoby, 1996). No entanto, plântulas maiores oriundas de semente grande requerem mais recursos para sua manutenção levando a altas taxas de respiração, o que seria desvantajoso em condições de sombreamento denso (Souza & Válio, 2001).

Logo, o tamanho da semente pode não ser a causa primária da tolerância da plântula ao sombreamento. A maneira como as plântulas usam suas reservas pode ser crucial para sua sobrevivência em baixa DFF. Isso poderia explicar algumas exceções. Uma espécie com semente grande e também baixo metabolismo (baixo ponto de

compensação lumínica), como *Hymenaea courbaril*, reúne um conjunto de características que as tornam capacitadas para sobreviver no sub-bosque da floresta tropical (Silvestrini, 2000; Santos, 2002). Por outro lado, *Schyzolobium parahyba*, uma leguminosa com semente grande, apresentou sobrevivência nula no interior da Reserva de Santa Genebra, provavelmente devido às suas altas taxas de crescimento (Souza & Válio, 2001). Então, a vantagem de uma semente grande existe, mas pode ser em alguns casos efêmera (Walters & Reich, 2000) ou espacial, auxiliando as plântulas a penetrar ou emergir de uma camada de serrapilheira (Molofsky & Augspurger, 1992; Seiwa & Kikuzawa, 1996; Metcalfe & Grubb, 1997). Também plântulas oriundas de sementes maiores são mais capazes de tolerar melhor a perda de folhas que plântulas oriundas de sementes menores (Armstrong & Westoby, 1993; Bonfil, 1998), ou de sobreviver em períodos de escassez de água (Baker, 1972; Grubb & Metcalfe, 1996). No entanto, vários estudos têm apontado fracas correlações entre o tamanho da semente e sobrevivência em baixa luz, tanto em amplo (Augspurger, 1984; Souza & Válio, 2001) quanto em estreitos pares filogeneticamente contrastados (Ellison *et al.*, 1993; Grubb & Metcalfe, 1996). Apesar do seu reduzido tamanho da semente (Sanchez & Válio, 2002 a), *Gouania* foi capaz de sobreviver com remoção total de cotilédones e/ou folhas primárias mesmo em condições de 1,6% da DFF. Os cotilédones em *Gouania* são verdes e fotossintéticos, correspondem a 19% do peso seco total da plântula e permanecem aderidos à planta por um maior período se comparado a *Canavalia* (Sanchez, 2004).

Estudos, como avaliação de produção de aminoácidos, alocação e produção de carboidratos, também auxiliariam no estabelecimento da relação do tamanho da

semente, da presença de cotilédones e a sobrevivência ao sombreamento. Tais estudos seriam necessários para melhor compreensão da sobrevivência das espécies vegetais e auxiliariam no manejo e recuperação de matas e florestas em todo mundo, garantindo a sobrevivência das mesmas e da biodiversidade.

6. Considerações Finais

O sombreamento mostrou efeitos diferenciados nas espécies estudadas, afetando o crescimento e a morfologia das plantas em diferentes maneiras:

Houve uma redução da altura, do número de folhas, aumento na área foliar específica e na razão de área foliar.

Observou-se uma redução na massa seca total nas plantas crescidas sob 10% e 1% da DFF nos dois períodos. Pôde-se observar que, em relação ao direcionamento dos fotossíntatos entre raiz/parte aérea, as plântulas investiram em mais biomassa para a parte aérea em qualquer situação.

Com relação à massa da semente e a taxa de crescimento relativo, notou-se uma correlação negativa, com cinco semanas de tratamento, nos diferentes níveis de sombreamento. Após dez semanas essa correlação foi menor entre a massa da semente e a taxa de crescimento relativo.

Quanto ao conteúdo de clorofila *a*, clorofila *b* e clorofila total notou-se um aumento nas folhas das sete espécies estudadas com o aumento do sombreamento. Este aumento também refletiu em alterações da razão clorofila *a/b* e carotenóides, quando as folhas foram submetidas à radiação de 10% e 1% nos dois períodos. Com dez semanas, o conteúdo de carotenóides foi maior a 10% e 1% da DFF. No entanto este aumento não foi observado na razão carotenóides/ clorofila total com o aumento do sombreamento nos dois tratamentos.

A remoção total e parcial dos cotilédones mostrou claramente a importância destes para o estabelecimento inicial das espécies estudadas. A maioria das espécies estudadas conseguiu sobreviver com a remoção total e parcial dos cotilédones nos

diferentes tipos de sombreamento. No entanto um mecanismo de crescimento compensatório das folhas foi observado na maioria das espécies que sofrem a remoção total e parcial dos cotilédones nos tratamentos de 50% e 1% da DFF. Isso indica que, até certo nível de sombreamento, as espécies foram capazes de crescer e compensar o órgão perdido.

7.LITERATURA CITADA

- Anderson, M. J. & Osmond, C. B. 1987. Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition. **Topics in Photosynthesis 9**: 1-38.
- Anderson, J.M., Chow W.S. & Goodchild, D.J. 1988. Thylakoid membrane organization in sun/shade acclimation. **Australian Journal Plant Physiology 15**: 11-26.
- Anderson, C & Frost I. 1996. Growth of *Quercus robur* seedlings after experimental grazing and cotyledon removal. **Acta Botanica Neerlandica. 45**: 85-94.
- Armstrong, D.P. & Westoby, M.1993. Seedlings from large seed tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. **Ecology 74**: 1092-1100.
- Arnon, D.I., 1949. Copper enzymes in isolated chloroplast polyphenoloxidases in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology 24**: 1-15.
- Atkinson, C.J., 1984. Quantum flux density as a factor controlling the rate of growth carbohydrate partitioning and wood structure of *Betula pubescens* seedlings. **Annals of Botany 54**: 397-411.
- Augspurger, C. K. 1984 a. Light requirements of neotropical tree seedlings: A comparative study of growth and survival. **Journal Ecology 72**: 777-795.
- Augspurger, C.K., 1984b. Seedling of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. **Ecology 65**: 1705-1712.
- Augspurger, C. K. & Kelly, C. K. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings : experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density and light conditions. **Oecologia 61**: 211-217.

- Bain, J. M. & Mercer, F. V., 1966 a. Subcellular organization of the cotyledons in germinating seeds and seedlings of *Pisum sativum* L. **Australian Journal of Biology Science** **19**: 69 – 84.
- Bain, J. M. & Mercer, F. V., 1966 b. The relationship of the axis and the cotyledons in germinating seeds and seedlings of *Pisum sativum* L. **Australian Journal of Biology Science** **19**: 85 – 86.
- Baker, H. G., 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. **Ecology** **53**: 997-1010.
- Ballaré, C.L; Scopel, A.L. & Sánchez, R.A., 1991. On the opportunity cost of photosynthate invested in stem elongation reactions mediated by phytochrome. **Oecologia** **86**: 561-567.
- Bazzaz, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. **Annual Review of Ecology and Systematics** **10**:351-371.
- Bazzaz, F.A., 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. In: Medina, E.; Mooney, H.A. & Vázquez-Yanes, C (eds). **Physiological ecology of the wet tropics**. Dr.W. Junk Publishers The Hague.p.233-243.
- Bazzaz, F. A. & Pickett, S.T. A. 1980. Physiological Ecology of tropical succession: a comparative review. **Annual Review of Ecology and Systematics** **11**: 287-310.
- Björkman, O.1981.Responses to different quantum flux densities. In: **Physiological Plant Ecology I Encyclopedia of Plant Physiology**, (O.L Lange; C.B. Osmond and H .Ziegler, eds.), N.S., 12A.Springer-Verlag, Heidelberg,pp.57-107.
- Boardman, N. K., 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology** **28**:355-377.

- Bonfil, C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). **American Journal of Botany** **85**:79-87.
- Brokaw, N.V.L., 1985. Gape-phases regeneration in a tropical forest. **Ecology**, **66**: 682-687.
- Brokaw, N. I. & L. Smallwood, 1982. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics** **13**:201-228.
- Brokdam, J. 1977. Seedling morphology of some African Sapotaceae and its taxonomical significance. **Medeleingen lanbowhogeschool, Wageningen**.
- Brokaw, N. V. L. & Scheiner, S. (1989). Species composition in gaps and structure of a tropical forest. **Ecology**, **70**: 538-541.
- Cao, K-F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heat forest. **Canadian Journal of Botany** **78**: 1245-1253.
- Casal, J.J. & Sánchez, R. A, 1992. Physiological relationship between phytochrome effects on internode extension growth and dry matter accumulation in light-grown mustard. **Phochemistry. Photobiology** **56**: 571-577.
- Chandrashekhara, U.M. & Ramakrishnan, P.S., 1993. Gape phase regeneration of tree species of differing successional status in a humid tropical forest of Kerala, India. **J. BioScience** **18**:279-290.
- Chazdon, R.L.1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. **Advances in Ecological Research** **18**:1-63.

- Chazdon, R.L. & Pearcy, R.W. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. **BioScience** **41**: 760-766.
- Chazdon, R.L.; Pearcy, R.W.; Lee, D.W. & Fetcher, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments: *In* **Tropical Forest Plant Ecophysiology** (S.S. Mulkey; R.L. Chazdon and A. P. Smith eds.), Chapman & Hall, New York, pp. 5-55.
- Chow, W.S; Adamson, H.Y. & Anderson J. M., 1991. Photosynthetic acclimation of *Tradescantia albiflora* to growth irradiance: Lack of adjustment of light- harvesting components and its consequences. **Physiologia Plantarum** **81**: 175-182.
- Cook, R. 1979. The biology of seeds in the soil. **Topics in Plant Population Biology** (Ed. By O.T. Solbrig, S. Jain, G.B. Johnson, and P.H. Raven). Pp 207-231. Columbia University Press. New York.
- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. **Ecological Monographs** **53**:209 – 233.
- Coley, P.D & Kursar, T. A. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: Physiological constraints and Ecological trade -offs. *In*: **tropical Forest Plant Ecophysiology**, (S.S. Mulkey; R.L. Chazdon and A.P. Smith, eds) Chapman & Hall New York, pp.305-336.
- Corré, W.J.1983. Growth and morphogenesis of sun and shade plants. I: The influence of light intensity. **Acta Botanica Neerlandica** **32**: 49-62.
- Court, A.J. & Mitchell, N. D., 1989. The growth responses of *Dysoxylum spectabile* (Meliaceae) to a shaded environment. **New Z. Bot.**, **27**: 353-357.

- Dale, M. P. & Causton, D.R. 1992. The ecophysiology of *Veronica chamaedrys*, *V. Montana* and *V. officinalis*. I. Light quality and light quantity. **Journal of Ecology** **80**: 483-492.
- Dangerfield, J.M. & Modukanele, B. 1996. Overcompensation by *Acacia erubescens* in response to simulated browsing. **Journal of Tropical Ecology** **12**: 905-908.
- DeLucia, E.H.; Sipe, T.W.; Herrick, J. & Maherali, H. 1998. Sapling biomass allocation and growth in the understory forest. **American Journal of Botany** **85**: 955-963.
- Demmig-Adams, B., Adams W.W., Logan, B.A. & Verhoeven, A.S. 1995. Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible photosystem II efficiency in plants acclimated to light stress. **Australian Journal Plant Physiology** **22**: 249-260.
- Denslow, J.S., 1980. Gap partitioning among rainforest trees. **Biotropica** **12** (supplement): 47-55.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual Review Ecology and Systematics** **18**: 431-451.
- Denslow, J.; Schultz, J.C.; Vitousek, P. M. & Strain, B. R. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. **Ecology** **71**: 165-179.
- Duke, J. A. 1965. Key for the identification of seedlings of some prominent wood species in eight forest types in Puerto Rico. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **52**: 314-350.
- Ellis A. R.; Hubbel, S. P. & Potvin, C. 1999. In situ measurements of photosynthetic rates of tropical tree species: a test of the functional group hypothesis. **Canadian Journal of Botany** **78**: 1336-1347.

- Evans, J. R. & Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance : the acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant Cell and Environment** **24**:755-767.
- Fenner, M. 1978. A comparison of the abilities of colonizers and closed-turf species to establish from seed in artificial sward. **Journal of Ecology** **66**: 953-963.
- Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman and Hall. New York.
- Fenner, M. 1986. A bioassay to determine the limiting minerals for seeds from nutrient-deprived *Senecio vulgaris* plants. **Journal of Ecology** **74**:497-505.
- Fenner, M. 1987. Seedlings. **New Phytologist** **106**: 35-47.
- Fetcher, N.; Strain, B.R. & Oberbauer, S. F. 1983. Effects of light regime on the growth, leaf morphology, and water relations of seedlings of two species of tropical trees. **Oecologia** **58**: 314-319.
- Fetene, M. & Felek, Y. 2001. Growth and photosynthesis of seedling of four tree species from a dry tropical afro-montane forest. **Journal of Tropical Ecology** **17**: 269-283.
- Fitter, A. H. & Hay, R. K.M., 1983. Environmental physiology of plants. Academic Press, London. 355p.
- Foster, S. A. & Janson, C. H., 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. **Ecology** **66**: 773-780.
- Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees a
- Gadd, M. E; Truman, P. Y. & Palmer, T. M. 2001. Effects of simulated shoot and leaf herbivory on vegetative growth and defense in *Acacia drepanolobium*. **Oikos** **92**: 515-521.

- Ganade, G & Westoby, M. 1999. Seed mass and the Evolution of Early-Seedling Etiolation. **The American Naturalist**. **154 (4)**: 469-480.
- Gandolfi, S. 2000. História natural de uma floresta semidecidual no interior de São Paulo, SP. **Tese de Doutorado**. Instituto de Biologia – Unicamp.
- Garwood, N.C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs*, 53: 150-181.
- Garwood, N.C., 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. *In: Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings* (M.D.Swaine,ed) Unesco/Parthenon, Paris/Canfort, pp.59-138.
- Gilbert, I.R.; Seavers, G.P.; Jarvis, P.G. & Smith, H., 1995. Photomorphogenesis and canopy dynamics. Phytochrome mediated proximity perception accounts for the growth dynamics of canopies of *Populus trichocarpa* X *deltoids* *Beauparé*. **Plant Cell Environment** **18**: 475-497.
- Gómez-Pompa, A. & Vázquez-Yanes, C., 1974. Studies on the secondary succession on tropical lowlands: the life cycle of secondary species. **Proc. First Intern. Congr. Ecolo**. The Hague.p.336-342.
- Grime, J.P., 1983. *Plants strategies process*. John Wiley, New York. pp 222.
- Grime, J.P. Jeffrey, D.W (1965) Seedlings establishment in vertical gradients of sunlight. **Journal of Ecology** **53**: 621-642.
- Grime, J.P. & Hunt, R., 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance. **Journal of Ecology** **63**: 393-422.

- Gross, K. L. & Werner, P.A. 1982. Colonizing abilities of biennial plant species in relation to ground cover: implications for their distributions in a successional sere. **Ecology**. **63**: 921-931.
- Grubb, P.J. 1976. A theoretical background to the conservation of ecologically distinct groups of annuals and ecosystem. **Biological Conservation** **10**: 53-76.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Review** **52**, 107-145.
- Grubb, P.J. & Metcalfe, D.J. 1996. Adaptation and inertia in the Australian tropical lowland rain-forest flora: contradictory trends in intrageneric comparisons of seed size in relation of light demand. **Functional Ecology** **10**: 512-520.
- Gvinish, T. J., 1988. Adaptation to sun and shade : a whole-plant perspective. **Australian Journal Plant Physiology** **15**: 63-92.
- Harris, M., Mackender, R. O. & Smith, D. L. 1986. Photosynthesis of cotyledons of soybean seedlings. **New Phytologist** **104**: 319-329.
- Hartshorn, G.S. (1978). Tree falls and tropical forest dynamics. Pages 617-638 in P.B. Tomhnson & M.H. Zimmermann systems. **Cambrige University Press, Cambrige, Eglan**d.
- Hartshorn, G.S., 1980. Neotropical forest dynamics. **Biotropica** **12** (supplement) : 23-30.
- Hladik, A. & Miquel, S. 1990. Seedling types and plant establishment in an African rain forest. In Bawa, K.S. and Hadley, M. (eds). **Reproductive Ecology of tropical Forest Plants**, pp. 261-282. Unesco/Parthenon, Paris/Carnforth.

- Hoagland, D.R. & Arnon, D.I. ; 1938. The water-culture method for growing plants without Soil. Berkeley. **University of California Agricultural Experiment Station**, 39p.
- Hodgson, J.G. & Mackey, J. M. L., 1986. The ecological specialization of dicotyledoneous families within a local flora : some factors constraining optimization of seed size and their possible evolutionary significance. **New Phytologist 104**: 497-515.
- Honkanen, T.; Haukioja, E. & Suomela, J. 1994. Effects of simulated defoliation and debudding on needle and (*Pinus sylvestris*): implications of plant-herbivore studies. **Functional Ecology 8**: 631-639.
- Howe, H. F., & J. Smallwood 1982. Ecology of seed dispersal. Annual Review of **Ecology and Systematics 13**: 201-228.
- Howe, H.F., Schupp, E.W. and Westley, L. C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). **Ecology 66**: 781-791.
- Hunt, R., 1982. Plant growth curves. **The functional approach to plant growth analysis**. Edward Arnold, London, 248p.
- Hutchinson, T.C., 1967. Comparative studies of the ability of species to withstand prolonged periods of darkness. **Journal of Ecology 55**:291-299.
- Kasperbauer, M.J. & Hunt, P. G., 1992. Cotton seedling morphogenic responses to FR/R ratio reflected from different colored soils covers. **Photochemistry Photobiology 56**: 579-584.
- Kidson, R. & Westoby, M. 2000. Seed mass and seedling dimensions in relation to seedling establishment. **Oecologia 125**: 11-17.

- King, D. A. 1991. Correlations between allocation, relative growth rate and light environment in tropical forest saplings. **Functional Ecology** 5:485-492.
- Kitajima, K. 1992 Relationship between photosynthesis and thickness of cotyledons for tropical tree species. **Functional Ecology** 6:582-589.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedlings shade tolerance of 13 tropical tree species. **Oecologia** 98: 419-428.
- Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. *In: Tropical Forest Plant Ecophysiology*, (S.S. Mulkey, R.L.Chazdon and A. P. Smith, eds.), Chapman & Hall, New York, pp.559-596.
- Kitajima, K & Fenner, M.2000. Seedling regeneration ecology seeds: **Ecology of Regeneration in Plant Communities**. 2nd edn (ed. M. Fenner), p 331-360. CAB International. Wallingford, V.K.
- Knapp, A. P. & Carter, G. A. 1998. Variability in leaf optical properties among 26 species from a broad range of habitats. **American Journal of Botany** 85: 940-946.
- Kohyama, T. & Grubb, P.J., 1994. Below and above-ground allometries of shade-tolerant seedlings in a Japanese warm-temperate rain forest. **Functional Ecology** 8: 229-236.
- Krigel, I. 1967. The early requirement for plant nutrients by subterranean clover seedling (*Trifolium Subterraneum*). **Australian Journal of Agricultural Research** 18: 879-886.
- Kursar, T.A & Coley, P. D. 1999. Contrasting modes of light acclimation in two species of the rainforest understory. **Oecologia** 121: 489-498.

- Kwesiga, F.R.; Grace, J. & Sandford, A. P., 1986. Some photosynthetic characteristics, of tropical timber trees as affected by the light regime during growth. **Annals Botany** 58:23-32.
- Kwesiga, K. Grace, J. 1986. The role of the red /far-red ratio in the response of tropical tree seedlings to shade. **Annals of Botany** 57: 283-290.
- Lambers, H., 1987. Does variation in photosynthetic rate explain variation in growth rate and yield? **Neth. J. Agric. Sci.**, 35: 505-519.
- Lambers, H & Poorter, H., 1992. Inherent variations in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. **Advances Ecological Research** 23: 187-261.
- Langenheim, J.H.; Osmond, C.B.; Brooks, A. & Ferrar, P.J. 1984. Photosynthetic responses to light in seedlings of selected Amazonian and Australian rainforest tree species. **Oecologia** 63: 215-224.
- Lebrón, M.L. 1979. An autoecological study of *Palicourea riparia* Benthham as related to rain forest disturbance in Puerto Rico. **Oecologia** 42:31-46.
- Lee, D.W. & Graham, R. 1986. Leaf optical properties of rainforest sun and extreme shade plants. **American Journal of Botany** 73: 1100-1108.
- Lee, D.W., 1987. The spectral distribution of radiation in two neotropical rainforests. **Biotropica**, 19: 161-166.
- Lee, D.W., 1988. Simulating forest shade to study the developmental ecology of tropical plants: Juvenile growth in three vines in India. **Journal of Tropical Ecology** 4: 281-292.

- Lee, D.W.; Bone, R.A.; Tarsis, S. L. & Storch, D. 1990. Correlations of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants. **American Journal of Botany** **77**:370-380.
- Lee, D.W.; Krishnapilay, B.; Mansor M.Mohamad & Yap S. K., 1996. Irradiance and spectral quality affect asian tropical rain forest tree seedling development. **Ecology** **77**: 568-580.
- Leishman, M. R. & Westoby, M., 1994. The role of large seed size in shade conditions : experimental evidence. **Functional Ecology** **8**: 205-214.
- Levey, D. J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. **Ecology** **69**: 1076-1089.
- Lichtenthaler , H. K., 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in enzymology** **148**: 351-383.
- Loach, K. 1970. Shade tolerance in tree seedlings. II. Growth analysis of plants raised under artificial shade. **New Phytologist** **69**: 273-286.
- Logan, B. A.; Barker, D. H.; Demmig-Adams, B. & Adams, W.W.1996. Acclimation of leaf carotenoid composition and ascorbate levels to gradients in light environment within an Australian rainforest. **Plant, Cell and Environment** **19**: 1083-1090.
- Longbrake, A.C.W. & McCarthy, B. 2001. Biomass allocation and resprouting ability of princess tree (*Paulownia tomentosa*: Scrophulariaceae) across a light gradient. **American Midland Naturalist** **146**: 388-403.
- Lovell, P. & Moore, K. 1971. A comparative study of the role of the cotyledons in seedling development. Journal of cotyledons of soybean seedlings. **New Phytologist**, **104**: 319-329.

- Lusk, C.H. & Del Pozo, A. 2002. Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: Gaps exchange and biomass distribution correlates. **Austral Ecology** 27:173-182.
- Maranon, T. & Grubb, P. J. 1993. Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. **Functional Ecology** 7: 591-599.
- Mack, A. L. 1998. An advantage of large size: Tolerating rather than succumbing to seed predators. **Biotropica** 30 (4) 604-608.
- Marks, P.L. 1974. The role of pin cherry (*Prienus pennsylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. **Ecological monographs** 44: 73-88.
- Marshall, P. E. & Kozlowski, T.T. 1974. The role of cotyledons in growth and development of wood angiosperms. *Can. J. Bot.* 52: 239 – 245.
- Mckiernan, M. & Baker, N. 1991. Adaptation to shade of light-harvesting apparatus in *Silene dioica*. **Plant Cell and Environment** 14: 205-212.
- Metcalf, D.J. & Grubb, P.J. 1997. The responses to shade of seedlings of very small-seeded tree and shrub species from tropical rain forest in Singapore. **Functional Ecology** 11: 215-221.
- Meyer, G.A. 1998. Pattern of defoliation and its effect on photosynthesis and growth of Goldenrod. **Functional Ecology** 12:270-279.
- Miquel, S. 1987. Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 4^{ème} série, Section B, Adasonia* 9:101 –121.

- Molosfsky, J. & Augspurger, C. K., 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. **Ecology** **73**: 68-77.
- Murchie, E.H. & Horton, P. 1997. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species. Chlorophyll content, photosynthetic capacity and Habitat preference. **Plant, Cell and Environment** **20**: 438-448.
- Ng.F.S.P. 1978. Strategies of establishment in Malaysian forest trees. In: Tomlinson, P.B. & Zimmerman, M. H. **Tropical trees as living systems** Cambridge University Press, Cambridge.p. 129-162.
- Oba, G. 1994. Responses of *Indigofera spinosa* to simulated herbivory in a semidesert of North-West Kenya. **Acta Oecologia** **15**: 105-117.
- Okali, D.U.U. & Onyeachusim, H.D. 1991. The ground flora and rain forest Reserve Nigeria. In Gómez-Popma, A., Whitmore, T.C. and Hadley, M (eds). **Rain Forest Regeneration and Management**, p.273-283. Unesco/Parthenon, Paris/ Carnforth.
- Olofinboba, M.O, 1975. Studies, on seedlings of *Theobroma cacao* L., variety F3 Amazon.I. role of cotyledons in seedling development. *Turrialba*, 25: 121-127.
- 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 Phytologist** **127**:363-375.
- Osunkorya, O. O. & Ash, J.E., Hopkins, M.S. & Graham, A. W., 1992. Factors affecting survival of tree seedlings in North Queensland rainforests. **Oecologia**, **91**: 569-578.
- Osunkoya, O.O. ; Ash, J.E.; Hopkins, M.S.; Graham, A .W. 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. **Journal of ecology** **82**:149 -163.

- Osunkoya, O.O.; Ash, J.E. 1991. Acclimation to a change in light regime in seedlings of six Australian rainforest tree species. **Australian Journal of Botany** **39**: 591-605.
- Paige, K.N. 1999. Regrowth following ungulate herbivory in *Ipomopsis aggregata*: geographic evidence for overcompensation. **Oecologia** **118**:316-323.
- Platt, W. J. 1975. The colonization and formation of equilibrium plant communities on badger disturbances in a tall-grass prairie. **Ecological Monographs** **45**: 285-305.
- Penner, D. & Ashton, F. M.; 1967. Hormonal control of proteinase activity in squash cotyledons. **Plant Physiology** **42**: 791 – 796.
- Pickett, S.T.A, 1983. Differential adaptation of tropical tree species in canopy gaps and its role in community dynamics. **Tropical Ecology** **24**:68-84.
- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological, traits. **Functional Ecology** **13**:396-410.
- Poorter, H. & Pothmann, P. 1992. Growth and carbon economy of fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on ontogeny. **New Phytologist** **120**: 159-166.
- Poorter, H. & Nagel, O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. **Australian Journal Plant Physiology** **27**: 597-607.
- Popma, J. & Bongers, F. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. **Oecologia** **75**: 625-632.

- Popma, J. & Bongers, F., 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. **Journal of Tropical Ecology** 7: 85-97.
- Popma, J., Bongers, F., & Werger, M.J.A. 1992. Gap dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rainforest in Mexico. **Oikos** 63:207-214.
- Poulson, T.L. & Platt, W.J. 1989. Gap light regimes influence canopy tree diversity. **Ecology** 70: 553-559.
- Rabionowitz, D. 1978. Early growth of mangrove seedlings in Panama and an hypothesis concerning the relationship of dispersal and zonation. **Journal of Biogeographs** 5: 113-133.
- Raich, J.W. 1989. Seasonal and spatial variation in the light environment in a tropical dipterocarp forest and gaps. **Biotropica** 21: 299-302.
- Raich, J. W. & Khoon, G., 1990. Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian dipterocarp forest. **Journal of Tropical Ecology** 6: 203-217.
- Ramakrishnan, P.S., Shukla, R.P. & Boojh, R., 1982. Growth strategies of trees and their application to forest management. **Curr. Sci.** 51: 448-455.
- Rao, P. B. & Singh, S. P., 1989. Germination of certain climax and successional Himalayan trees as affected by moisture gradient: implications for revegetation of bare areas. **Tropical Ecology** 30: 274-284.
- Reich, P.B.; Tjoelker, M. G.; Walters, M.B.; Vanderklein, D.W. & Buschena, C. 1998. Close association of RGR, leaf and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. **Functional Ecology** 12: 327-338.

- response to simulated browsing. **Journal of Tropical Ecology** 12:905-908.
- Richards, P.W. 1952. **The Tropical Rain Forest**. Cambridge University Press, Cambridge, 450p.
- Rosenthal, J.P. & Kotanen, P.M. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. **Trends in Ecology and Evolution** 9: 145-148.
- Rosevear, M. J.; Young, A. J. & Johnson, G. N. 2001. Growth conditions are more important than species origin in determining leaf pigment content of British plant species. **Functional Ecology** 15: 474-480.
- Sanches M.C, 2004. Crescimento e atividade fotossintética em duas espécies de Lianas de uma Floresta Estacional Semidecidual. **Dissertação de Doutorado**. Instituto de Biologia Vegetal, UNICAMP, Campinas.
- Sanches, M.C. & Válio.I.F.M.2002. Seed and seedling survival of some climber species in a Brazilian tropical forest. **Biotropica** 34: 323-323.
- Santos, H. P. 2002. Importância ecofisiológica da reserva de xiloglucano e o controle de sua mobilização em cotilédones de *Hymenaea courbaril* L. **Tese de Doutorado**, Instituto de Biologia, Unicamp, Campinas, S.P.
- Sasakai, S. & Kozlowski, T.T., 1968. The role of cotyledons in early development of pine seedlings. **Canadian Journal of Botany** 46: 1173 –1183.
- Sasakai, S. & Kozlowski, T.T., 1969. Utilization of seed reserves and currently produced photosynthates by embryonic tissues of pine seedlings. **Ann.** 33: 473 – 482.
- Saverimuttu, T. & Westoby, M. 1996. Seedlings longevity under deep shade in relation to seed size. **Journal of Ecology** 84: 681-689.

- Scarpa F.M. 2002. Crescimento inicial de espécies pioneiras e não pioneiras das florestas semidecíduais do Estado de São Paulo. **Dissertação de Mestrado**. Instituto de Biologia vegetal, UNICAMP, Campinas.
- Seiwa, K. & Kikuzawa, K. 1996. Importance of seed size for the establishment of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species. **Vegetatio** **123**: 51-64.
- Schuluz, J. P. 1960. Ecological studies on rain forest in northern Surinam. **Proceedings Koninkly nederlands Academie van wetenschappen**, 253-267.
- Schupp, E.W. 1988. Predation on seeds and early seedlings in the forest understory and in treefall gaps. **Oikos** **51**:71-78.
- Shipley, B. & Peters, R.H, 1990. The allometry of seed weight and seedling relative growth rate. **Functional Ecology** **4**: 523-529.
- Silvestrini, M 2000. Fotossíntese e acúmulo de biomassa em plantas jovens de duas espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos (pioneira x clímax) de uma floresta estacional semidecidual. **Tese de mestrado**. Instituto de Biologia, Unicamp, Campinas.
- Sonesson, KL. 1994. growth and survival after cotyledon removal in *Quercus robur* seedlings grown in different natural soil types. **Oikos** **69**: 65 – 70.
- Sork, V.L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. **Ecology** **68**: 1341-1350.
- Souza, R.P. & Válio, I.F.M.2001. Seed size, seed germination and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status. **Biotropia** **33**: 447-457.

- Smith, C.C & Fretwell, S. D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. **American Naturalist** **108**: 499-506.
- Strauss-Debenedetti, S. & Bazzaz, F.A. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. **Oecologia** **87**: 377-387.
- Strauss-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 and A .P.Smith, eds, Chapman & Hall, New Yorky,pp.162-186,
- Stuefer, J. F. & Huber, H. 1998. Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. **Oecologia** **117**:1-8.
- Swaine, M.D.; Whitmore, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rainforests. **Vegetatio** **75**: 81-86.
- Thompson, W.A; Stocker, G.C. & Kriedemann, P. E., 1988. Growth and photosynthetic response to light and nutrients of *Flindersia brayley* with broad tolerance to sun and shade. **Australian Journal Plant Physiology** **15**: 299-315.
- Thompson, W.A; Kriedemann, P.E. & Craig, I.E. 1992 . Photosynthetic response to light and shade-tolerant rain forest trees. In Growth,leaf anatomy and nutrient content. **Australian Journal Plant Physiology** **19**:1-18.
- Tinoco-Ojanguren,C. & Pearcy, R. W., 1995. A comparison of light quality and quantity effects on dynamic photosynthetic characteristics of three tropical tree species. **Functional Ecology** **9**: 222-230.

- Válio, I. F.M. 2001. Effects of shading and removal of plants parts on growth of *Trema micrantha* seedlings. **Tree Physiology** 21: 65-70.
- Vázquez-Yanes, C., 1980. Notas sobre la autoecología de los arboles pioneros de rapido crecimiento de la selva tropical Lluviosa. **Tropical Ecology** 21: 103-142.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world: a review. *In: Physiological Ecology of Plants in the Wet Tropics*, (E. Medina, H.A. Mooney and C. Vázquez-Yanes, eds), Dr. W. Junk, The Hague, The Netherlands, pp. 37-50.
- Vogelmann, T.C. 1993. Plant tissue optics. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 44: 231-251.
- Walters, M.B.; Kruger, E.L. & Reich, P.B., 1993. Growth, biomass distribution and CO₂ exchange of northern hardwood seedlings in light and low light: relationships with successional status and tolerance. **Oecologia** 94: 7-16.
- Walters, M. B. & Reich, P. B. 1996. Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. **Ecology** 77: 841-853.
- Walters, M.B. & Reich, P.B. 2000. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. **Ecology** 81: 1887-1901.
- Wang, G.G; Qian, H. & Klinka, K. 1994. Growth of *Thuja plicata* Seedlings along a light gradient. *Canadian Journal of Botany* 72: 1749-1754.
- Werner, P.A. 1977. Colonization success of a biennial plant species: experimental field studies of species colonization and replacement. **Ecology** 58:840-849.
- Westoby, M. & Jurado, E. 1992. Comparative evolutionary Ecology of seed size. **Trends of Ecology and Evolution** 7 (11): 368-372.

- Westoby, M., Leishman, M. & Lord 1996, J. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Phil. Trans.R. Soc. Lond.B* (351): 1309-1318.
- Whitmore, T.C. 1975. Tropical rain forest of the far east. **Oxford University Press, Oxford.**
- Whitmore, T.C., 1978. Gaps in the forest canopy. In: Tomlinson, P.B. & Zimmerman, M.H. **Tropical trees as living systems**. Cambridge University Press, Cambridge.p. 639-655.
- 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: **Ecology of Tropical Tree Seedlings**. Parthenon Unesco/, Paris/ Carnforth, pp.3-39.
- Wright, I.J. & Westoby, M. 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trout correlations among species and trut shifts along nutrient compared to rainfall gradients. **Journal of Ecology** **87**:85-97.
- Young, A.J. 1991. The photoprotective role of carotenoids in higher plants. *Physiologia Plantarum* **83**: 702-708.
- Zhang, J, Maun. MA. 1991. Effects of partial removal of seed reserves on some aspects of seedling ecology of seven dune species. **Canadian Journal of Botany** **69**: 1457-1456.

