



ROGÉRIA PEREIRA DE SOUZA

**GERMINAÇÃO, CRESCIMENTO, ATIVIDADE FOTOSSINTÉTICA E
TRANSLOCAÇÃO DE COMPOSTOS DE CARBONO
EM ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS:**

ESTUDO COMPARATIVO E INFLUÊNCIA DE SOMBREAMENTO NATURAL.

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) Rogéria Pereira de Souza e aprovada pela Comissão Julgadora.

24/10/96
[Handwritten signature]

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas para a obtenção do título de Doutor em Ciências.

Orientador: Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio

Campinas

1996



CIDADE BC
 N.º CHAMADA: UNICAMP
So 89 g
 Ex. 9
 COMBO BC/ 29154
 ROC. 667/96
 C D
 RECO R. 8.11.00
 ATA 23/11/96
 • CPD
M.00095053-8

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

So89g Souza, Rogéria Pereira de
 Germinação, crescimento, atividade fotossintética
 e translocação de compostos de carbono em espécies
 arbóreas tropicais: estudo comparativo e influência de
 sombreamento natural / Rogéria Pereira de Souza.
 Campinas, SP : [s.n.], 1996.

Orientador: Ivany Ferraz Marques Válio.
 Tese (doutorado) - Universidade Estadual de
 Campinas. Instituto de Biologia.

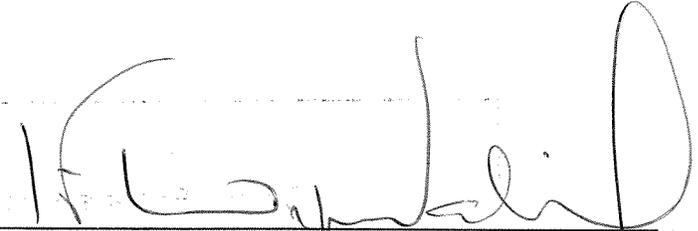
1. Germinação. 2. Crescimento (Plantas).
 3. Fotossíntese. 4. Ecofisiologia. I. Válio, Ivany Ferraz
 Marques. II. Universidade Estadual de Campinas.
 Instituto de Biologia. III. Título.

LOCAL E DATA: Campinas, 24 de outubro de 1996

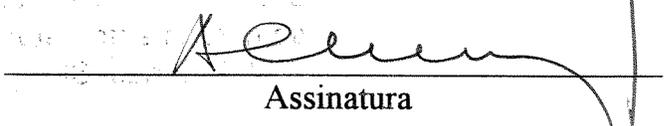
BANCA EXAMINADORA:

TITULARES:

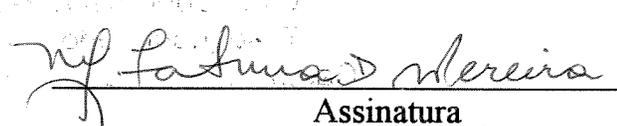
Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio


Assinatura

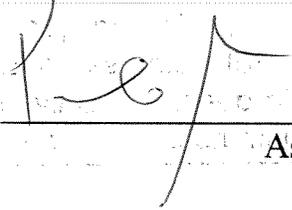
Prof. Dr. Antonio Celso N. Magalhães


Assinatura

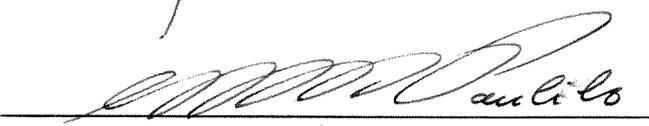
Prof^ª. Dr^ª. Maria de Fátima D.A. Pereira


Assinatura

Prof. Dr. Paulo Mazzafera


Assinatura

Prof^ª. Dr^ª. Maria Terezinha S. Paulilo


Assinatura

SUPLENTES:

Prof. Dr. Ladaslav Sodek

Assinatura

Prof. Dr. Luiz Gonzaga Santoro

Assinatura

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio pela orientação dada a este trabalho, pela confiança, apoio e contribuição à minha formação científica.

À Prof^ª. Dr^ª. Maria de Fátima D.A. Pereira, Prof. Dr. Antonio C.N. Magalhães e Prof. Dr. Paulo Mazzafera pela análise prévia da tese e sugestões.

Aos professores do Departamento de Botânica da UNICAMP, em particular ao Prof. Jorge Y. Tamashiro, pela identificação das espécies utilizadas neste trabalho.

Ao Prof. Dr. Hilton Silveira Pinto pelo uso do espectrorradiômetro; ao Dr. Jurandir Zullo Júnior pela realização das diversas medidas de espectros da radiação solar e pelo auxílio nas medidas de propriedades ópticas de folhas e aos demais funcionários do Centro de Ensino e Pesquisa em Agricultura (CEPAGRI/UNICAMP) pelos auxílios prestados.

Ao Prof. Dr. Ladaslav Sodek pelo auxílio inicial na metodologia de trabalho com compostos radioativos e aos demais professores do Departamento de Fisiologia Vegetal pela colaboração.

Ao Dr. Celso Jamil Marur (IAPAR) pelo auxílio inicial na utilização do Sistema de Fotossíntese Portátil.

Ao Prof. Dr. Leandro Ferreira de Aguiar (UFMS) e Prof^ª. Dr^ª. Leila Maria de Queiroz Oliveira (UFMS) pelo fornecimento de lotes de sementes de *Trema micrantha* utilizados neste trabalho.

Ao Instituto Agrônomo de Campinas pela realização da análise química da terra.

À Fundação José Pedro de Oliveira pelo acesso à Reserva Municipal de Santa Genebra e aos funcionários da Reserva pelos auxílios prestados.

Aos funcionários do Departamento de Fisiologia Vegetal pela colaboração e, em especial, à Dulcinéia Pereira de Souza pelo auxílio na determinação de área foliar pelo método gravimétrico.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e à Fundação de Apoio ao Ensino e à Pesquisa (FAEP/UNICAMP) pelo auxílio financeiro.

À minha família por todo o apoio e ajuda, fundamentais para o desenvolvimento deste trabalho.

A todos os amigos e colegas que estiveram presentes durante a realização deste trabalho pela convivência, estímulo, troca de idéias e colaboração, em especial à Regina M. Sasaki, Sílvia M.G. Aveiro, Eliana A. Simabukuro, Simone Montedioca e Silvana Buzato.

ÍNDICE

RESUMO	i
SUMMARY	v
I. INTRODUÇÃO GERAL	1
II. CAPÍTULO 1: GERMINAÇÃO DE SEMENTES E SOBREVIVÊNCIA DE PLÂNTULAS EM ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS: ESTUDO COMPARATIVO E INFLUÊNCIA DE SOMBREAMENTO NATURAL	9
1. INTRODUÇÃO	9
2. MATERIAIS E MÉTODOS	17
2.1. Materiais vegetais	17
2.2. Caracterização das sementes	17
2.3. Método geral de germinação	18
2.4. Germinação das sementes e sobrevivência das plântulas no campo	19
2.5. Análise estatística	21
3. RESULTADOS	22
3.1. Tamanho e massa das sementes	22
3.2. Teor de umidade das sementes	22
3.3. Germinação das sementes em condições controladas	25
3.4. Germinação de sementes e sobrevivência das plântulas em condições de campo	45
4. DISCUSSÃO	65

III. CAPÍTULO 2: CRESCIMENTO EM ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS: ESTUDO COMPARATIVO E INFLUÊNCIA DE SOMBREAMENTO NATURAL E ARTIFICIAL	73
1. INTRODUÇÃO	73
2. MATERIAIS E MÉTODOS	81
2.1. Materiais vegetais	81
2.2. Obtenção das plantas	81
2.3. Condições experimentais	82
2.4. Avaliação do crescimento	83
2.4.1. Altura, número e comprimento de entrenós, número de brotações laterais e número de folhas presentes	85
2.4.2. Massa da matéria seca e razão raiz/parte aérea	85
2.4.3. Área foliar	86
2.4.4. Área foliar específica, razão de massa foliar e razão de área foliar	86
2.4.5. Taxa de assimilação líquida e taxa de crescimento relativo	87
2.5. Análise estatística	88
3. RESULTADOS	89
3.1. Caracterização inicial de parâmetros de crescimento	89
3.2. Sobrevivência	89
3.3. Altura, número e comprimento de entrenós, número de brotações laterais e de folhas presentes	92
3.4. Massa da matéria seca total e razão raiz/parte aérea.	116

3.5. Área foliar	122
3.6. Área foliar específica	125
3.7. Razão de massa foliar	129
3.8. Razão de área foliar	131
3.9. Taxa média de assimilação líquida	134
3.10. Taxa média de crescimento relativo	134
4. DISCUSSÃO	139
IV. CAPÍTULO 3: ATIVIDADE FOTOSSINTÉTICA EM ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS: ESTUDO COMPARATIVO E INFLUÊNCIA DE SOMBREAMENTO NATURAL	
154	
1. INTRODUÇÃO	154
2. MATERIAIS E MÉTODOS	163
2.1. Materiais vegetais	163
2.2. Obtenção de plantas	163
2.3. Condições experimentais	164
2.4. Medidas de fotossíntese e parâmetros relacionados	166
2.5. Conteúdo de clorofila	167
2.6. Propriedades ópticas de folhas	168
2.7. Análise dos dados	168
3. RESULTADOS	170
3.1. Fotossíntese e parâmetros relacionados	170
3.1.1. Plantas cultivadas em casa de vegetação	170

3.1.2. Plantas cultivadas sob radiação plena e sombreamento natural	179
3.2. Conteúdo de clorofila	196
3.2.1. Plantas cultivadas em casa de vegetação	196
3.2.2. Plantas cultivadas sob radiação plena e sombreamento natural	198
3.3. Propriedades ópticas de folhas	200
3.3.1. Plantas cultivadas em casa de vegetação	200
3.3.2. Plantas cultivadas sob radiação plena e sombreamento natural	200
4. DISCUSSÃO	206
V. CAPÍTULO 4: TRANSLOCAÇÃO DE COMPOSTOS DE CARBONO EM ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS: ESTUDO COMPARATIVO E INFLUÊNCIA DE SOMBREAMENTO NATURAL	223
1. INTRODUÇÃO	223
2. MATERIAIS E MÉTODOS	229
2.1. Materiais vegetais	229
2.2. Obtenção de plantas	229
2.3. Condições experimentais	230
2.4. Avaliação da translocação de compostos de carbono	231
2.4.1. Tratamento com carbonato de bário marcado ($Ba^{14}CO_3$)	231
2.4.2. Tratamento com ^{14}C -sacarose	232
2.4.3. Processamento do material coletado	233
2.4.4. Determinação da radioatividade	233
2.5. Análise estatística	234

3. RESULTADOS	235
3.1. Plantas cultivadas em casa de vegetação	235
3.2. Plantas cultivadas sob condições de radiação plena e sombreamento natural	243
4. DISCUSSÃO	251
VI. DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES	258
VII. LITERATURA CITADA	264
VIII. APÊNDICE	290

RESUMO

A luz tem sido reconhecida como um fator fundamental na substituição de espécies durante o processo de sucessão secundária em comunidades florestais. O grau de tolerância à sombra pode ser importante na determinação das seqüências sucessionais, uma vez que estas são condicionadas pela habilidade ou inabilidade das espécies de se ajustarem às condições ambientais predominantes. O objetivo deste trabalho consistiu em investigar e comparar características de germinação, crescimento, atividade fotossintética e translocação de compostos de carbono em uma série de espécies arbóreas tropicais pertencentes a diferentes estádios sucessionais e em verificar nestas mesmas espécies, em condições experimentais no campo, a influência de sombreamento natural sobre estas respostas. As espécies estudadas ao longo deste trabalho foram *Solanum granuloso-leprosum*, *Trema micrantha*, *Cecropia glazioui*, *Croton priscus*, *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, *Senna macranthera*, *Schizolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Pseudobombax grandiflorum*, *Chorisia speciosa*, *Ficus guaranitica*, *Esenbeckia leiocarpa*, *Pachystroma longifolium*, *Myroxylon peruiferum* e *Hymenaea courbaril*. Os experimentos de campo foram realizados na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP, cujos ambientes de interior e exterior de mata foram caracterizados quanto aos espectros de radiação.

Germinação destas quinze espécies foi conduzida em condições controladas de luz/escuro e em ambientes de borda e interior de mata. Fotoblastismo positivo foi detectado em espécies com sementes de tamanho pequeno, pertencentes principalmente a estágio pioneiro de sucessão, como *S. granuloso-leprosum* e *C. glazioui*; em *T. micrantha*, embora provável, a ocorrência de fotoblastismo não pode ser conclusivamente demonstrada. Necessidade de luz para a promoção da

germinação esteve presente também nas sementes pequenas de *F. guaranitica*; as demais espécies, com sementes de maior tamanho, mostraram-se indiferentes à luz para a germinação. Outros mecanismos de dormência, que não relacionados à luz, estiveram presentes de modo mais recorrente em espécies também pertencentes a estádios iniciais. Em experimentos sob condições de campo, todas as espécies, mesmo as com respostas fotoblásticas positivas, mostraram-se capazes de germinar no ambiente sombreado do interior da mata, onde baixas razões vermelho/vermelho-extremo predominaram. No entanto, avaliação subsequente da sobrevivência das plântulas indicou que, espécies de estádios tardios de sucessão, como *E. leiocarpa* e *M. peruiiferum*, apresentaram taxas de sobrevivência no ambiente sombreado maiores que as apresentadas por espécies de estádios iniciais. Nenhuma das espécies, nem mesmo as consideradas mais tolerantes, apresentou maior sobrevivência no interior da mata em relação à borda. *M. peruiiferum* destacou-se pela sobrevivência total no interior da mata.

Experimentos de avaliação de crescimento envolveram o cultivo de plantas das quinze espécies em casa de vegetação e no campo, sob condições de radiação solar plena e de sombreamento natural imposto pela cobertura vegetal. Sombreamento artificial imposto por camadas de tela sombrite - proporcionando redução da densidade de fluxo de fótons similar ao do sombreamento de sombreamento natural, porém sem alterações da razão vermelho/vermelho-extremo - foi também utilizado. Plantas de *S. granuloso-leprosum* e de *T. micrantha* não sobreviveram a uma das condições de sombreamento utilizadas. As demais espécies sobreviveram parcial ou totalmente ao sombreamento, apresentando em resposta a este uma série de alterações de crescimento. De modo geral, foram observadas reduções de altura, número de entrenós, massa da matéria seca e área foliar total das plantas, bem como diminuições de taxas de crescimento

relativo, taxas de assimilação líquida e das razões raiz/parte aérea, acompanhadas de aumentos das razões de área foliar, razões de massa foliar e área foliar específica. Apesar deste padrão geral, as quinze espécies estudadas variaram quanto à apresentação e a extensão destas respostas. Espécies consideradas de estádios mais tardios de sucessão, como *E. leiocarpa*, *H. courbaril* e especialmente *M. peruiferum*, apresentaram respostas ao sombreamento de menor magnitude, revelando uma baixa plasticidade fenotípica. Grande parte dos parâmetros de crescimento avaliados foi influenciada similarmente por tratamentos de sombreamento artificial e natural; respostas diferentes a estes tratamentos foram também observadas, sendo, no entanto, bastante variáveis de acordo com o parâmetro e as espécies. As espécies pertencentes a estádios tardios de sucessão apresentaram crescimento relativamente menor que espécies de estádios iniciais, tanto sob condições sombreadas quanto não sombreadas. *T. micrantha* destacou-se, entre todas as espécies, pelas suas altas taxas de crescimento.

Avaliação da atividade fotossintética e parâmetros relacionados envolveu o cultivo de seis espécies - *C. glazioui*, *S. parahyba*, *C. speciosa*, *E. leiocarpa*, *M. peruiferum* e *H. courbaril* - em casa de vegetação e sob condições de radiação solar plena e sombreamento natural. As taxas de assimilação máxima, excetuando-se as de *S. parahyba*, apresentaram-se correlacionadas com o estágio sucessional das espécies, com *C. glazioui* apresentando os maiores e *H. courbaril* os menores valores. Irradiâncias para saturação da fotossíntese, taxas de respiração no escuro e pontos de compensação de luz tenderam também a ser maiores para espécies de estádios mais iniciais e menores para as tardias. Valores de condutância estomática, embora mais variáveis, dificultando o estabelecimento de um padrão, apresentaram-se maiores para *C. glazioui* e menores para *H. courbaril*, espécies que consistentemente apresentaram as maiores e as menores taxas de

transpiração. Plantas de todas as espécies apresentaram, quando mantidas no interior sombreado da mata, valores bastante baixos de fotossíntese, sendo capazes, entretanto, de responder rapidamente a aumentos abruptos do nível de radiação. De modo geral, plantas cultivadas sob sombreamento apresentaram reduções das taxas de assimilação líquida e das irradiâncias necessárias para saturação da fotossíntese, além de queda maior da atividade fotossintética em irradiâncias elevadas. Tendências de redução das taxas de respiração no escuro e dos pontos de compensação de luz estiveram também presentes em resposta ao sombreamento. *S. parahyba* foi afetada diferentemente das outras espécies pelo tratamento de sombreamento em muitos dos parâmetros avaliados. *H. courbaril* se destacou, entre as seis espécies, por uma baixa plasticidade fotossintética, não sofrendo alterações de resposta marcantes em função do sombreamento. As respostas ao sombreamento envolveram ainda aumentos dos teores de clorofila, diminuições da razão clorofila a/b e alterações de propriedades ópticas de folhas. As três espécies mais tardias mostraram-se mais eficientes em alterar as propriedades ópticas das folhas, no sentido de aumentar a captura da radiação em condições de sombreamento.

Avaliação da translocação de compostos de carbono foi feita em plantas de *C. glazioui*, *S. parahyba*, *M. peruiferum* e *H. courbaril* cultivadas em casa de vegetação, sob radiação plena e sob sombreamento natural, mediante tratamento com compostos radioativamente marcados. As respostas de distribuição a curto termo destes compostos se mostraram variáveis e, embora algumas diferenças no padrão de distribuição entre espécies e em respostas ao sombreamento tenham sido observadas, nenhuma tendência nítida em relação à classificação sucessional das espécies pode ser observada.

SUMMARY

Germination, growth, photosynthesis and translocation of carbon in tropical tree species: a comparative study and the influence of natural shade.

Light has been recognized as a major factor in species replacement during secondary succession in forests. The degree of shade tolerance may be important in determining successional sequences, since these are conditioned by species ability/inability to adjust to the prevailing environmental conditions. The objective of this study was to verify and to compare germination, growth, photosynthesis and translocation of carbon in a number of tropical tree species of different successional status and to verify, under experimental field conditions, the influence of natural shade on these responses. The species selected for the study were *Solanum granuloso-leprosum*, *Trema micrantha*, *Cecropia glazioui*, *Croton priscus*, *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, *Senna macranthera*, *Schizolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Pseudobombax grandiflorum*, *Chorisia speciosa*, *Ficus guaranitica*, *Esenbeckia leiocarpa*, *Pachystroma longifolium*, *Myroxylon peruiferum* and *Hymenaea courbaril*. Field experiments were carried out at the forest of the Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP, whose light environments at the understory and open sites were characterized by measurements of spectral distribution of radiation.

Germination of these fifteen species was carried out under controlled light/dark conditions and in the field, at the forest edge and understory. Positive photoblastism was detected basically in small-seeded early-successional species, such as *S. granuloso-leprosum* and *C. glazioui*; in *T. micrantha*, although likely, the occurrence of positive photoblastism could not be conclusively

demonstrated. A light requirement for germination promotion was also presented by the small seeds of *F. guaranitica*; all the other species, with larger seeds, were light-indifferent for germination. Other dormancy mechanisms, not light-related, were also more frequent in early-successional species. In field experiments, all species, even those with photoblastic seeds, were able to germinate in the shaded understory of the forest, where low red/far-red ratios were predominant. However, subsequent evaluation of seedling survival indicated that late-successional species, like *E. leiocarpa* and *M. peruiferum*, had higher survival rates than early species. None of the species, not even the most shade-tolerant ones, survived better in the understory than the forest edge. *M. peruiferum* stood out by showing total seedling survival in the understory.

For growth evaluation, plants of all the species studied were grown in the greenhouse and in the field, under conditions of full sun and natural shade imposed by the plant canopy. Artificial shade, imposed by layers of neutral screen, providing a similar decrease of the photon flux density as natural shade, but without changes in red/far-red ratio, was also utilized. *S. granuloso-leprosum* and *T. micrantha* did not survive under one of the shade treatments. All the other species partially or totally survived under shade and, under these conditions, exhibited a series of growth alterations. In general, decreases in plant height, internode number, dry weight and total leaf area were observed, as well as decreases in relative growth rates, net assimilation rates and root/shoot ratios, with increases in leaf area ratio, leaf weight ratio and specific leaf area. Despite this general trend, variation in exhibition and extent of these responses were presented by the fifteen species studied. Late-successional species, like *E. leiocarpa*, *H. courbaril* and specially *M. peruiferum*, showed less pronounced responses to shade treatment, revealing a smaller degree of phenotypic plasticity. The majority of evaluated growth parameters was influenced similarly by artificial and

natural shade treatments; different responses to these treatments were also observed, however, these were quite variable dependent on parameters and species. Late-successional species exhibited relatively slower growth than early species under shaded and non-shaded conditions. *T. micrantha* stood out, among all species, by its high growth rates.

Photosynthesis and related parameters were evaluated in six species - *C. glazioui*, *S. parahyba*, *C. speciosa*, *E. leiocarpa*, *M. peruvianum* and *H. courbaril* - which were grown in the greenhouse and under conditions of full sun and natural shade. Maximum CO₂ assimilation rates, except those presented by *S. parahyba*, were correlated with successional status of the species, with the greatest and the smallest values being presented, respectively, by *C. glazioui* and *H. courbaril*. Dark respiration rates, light saturation and light compensation points tended to be greater in early species and smaller in late ones. Stomatal conductance values, although variable, making the establishment of a general trend more difficult, were greater for *C. glazioui* and smaller for *H. courbaril*; accordingly these species exhibited the greatest and the smallest transpiration rates. Plants of all the species, kept in the shaded understory of the forest, exhibited quite low photosynthetic rates, being able, however, to respond rapidly to abrupt increases of the light levels. In general, shaded plants showed reduced net assimilation rates and light saturation points, besides greater decreases of photosynthetic activity under high irradiance. Trends of reduced dark respiration rates and reduced light compensation points were still present in response to shade. *S. parahyba* was, in relation to the other species, differently affected by shade treatment in many of the evaluated parameters. *H. courbaril* stood out, among the six species, by its low photosynthetic plasticity, showing slight alterations in response to shade. Shade responses also included increases in chlorophyll levels, decreases in chlorophyll a/b ratios and changes of leaf

optical properties. The three late-successional species were more efficient in altering their leaf optical properties in order to maximize radiation capture under shaded conditions.

Carbon translocation evaluation was made for *C. glazioui*, *S. parahyba*, *M. peruiferum* and *I. courbaril* plants grown in the greenhouse and under conditions of full sun and natural shade, by means of radiolabelled compounds. The responses for short-term distribution of these compounds were variable. Although some differences in the distribution pattern among species and in the shade responses were observed, no clear trend in relation to species successional status could be observed.

1. INTRODUÇÃO GERAL

Nas últimas décadas, tem surgido um crescente interesse no estudo de florestas tropicais, em vista das preocupantes taxas de destruição destes ecossistemas. Composição florística, estrutura da vegetação e dinâmica destes ecossistemas têm sido objeto de pesquisas (CATHARINO, 1989; TORRES, 1989; GANDOLFI, 1991; KOTCHETKOFF-HENRIQUES & FOLY, 1994). Dentre os diferentes aspectos que se têm estudado, um dos quais tem recebido mais atenção é o processo de sucessão secundária, responsável pela regeneração natural que se processa dentro das florestas (GANDOLFI, 1991; MATTHES, 1992; CASTELLANI & STUBBLEBINE, 1993; MANTOVANI, 1993).

A sucessão secundária envolve mudanças na composição de espécies e na estrutura da comunidade ao longo do tempo, acompanhada de mudanças no microclima. (LÉBRON, 1980). Dentre os fatores que determinam a substituição de espécies durante uma seqüência sucessional está a inabilidade de algumas espécies de se ajustarem às condições ambientais predominantes (LÉBRON, 1980). Dentro deste contexto, estudos de natureza ecofisiológica com espécies ecologicamente importantes podem significativamente contribuir para o conhecimento do processo de sucessão secundária, proporcionando um entendimento da adaptação das espécies ao ambiente. Tais estudos podem também auxiliar na indicação de medidas que podem ser tomadas a fim de minimizar danos em áreas perturbadas (LÉBRON, 1980). Além disso, estudos baseados na ecologia fisiológica de plantas pertencentes a diferentes estádios sucessionais podem apoiar tentativas de classificação de espécies em categorias sucessionais (TURNBULL *et al.*, 1993).

Dentro de comunidades florestais, a luz é um recurso altamente variável e freqüentemente limitante (TURNBULL, 1991) e tem sido reconhecida como um fator fundamental na substituição de espécies durante o processo de sucessão secundária (BAZZAZ, 1979). O grau de tolerância à sombra pode ser importante em determinar seqüências sucessionais nas florestas (BAZZAZ, 1979). Na maioria das florestas tropicais úmidas, onde a água geralmente não limita o crescimento das plantas, a variabilidade na quantidade e qualidade de radiação pode afetar fortemente os padrões da vegetação (CHAZDON & FETCHER, 1984).

Caracterizações do ambiente luminoso em florestas tropicais têm sido feitas. Valores de porcentagem de transmissão da radiação solar medidos em diversas florestas do mundo se situam na faixa de 0,4% a 3,8%, dependendo da estrutura da floresta e das condições meteorológicas (CHAZDON & FETCHER, 1984). Medidas realizadas em florestas da Costa Rica e Panamá mostraram que as densidades de fluxo de fótons sob sombra ocasionada pelo dossel vegetal corresponderam, respectivamente, a 1,17 % e 1,49% da radiação solar plena (LEE, 1987). Estudos também têm demonstrado que os “sunflecks”, feixes de radiação solar direta que penetram no dossel por períodos de tempo curtos e freqüentemente imprevisíveis (CHAZDON & PEARCY, 1991), são responsáveis por grande parte - 60% a 80% - do fluxo diário total de fótons no sub-bosque (PEARCY, 1988). Além desta redução da quantidade, a radiação filtrada pela vegetação é fortemente alterada em sua composição espectral devido à absorção seletiva de determinados comprimentos de onda pelo dossel, resultando em uma razão vermelho/vermelho-extremo (V/VE) diminuída em relação à radiação solar total. Valores de razão V/VE medidos sob radiação plena são da ordem de 1,2 a 1,3, enquanto que aqueles medidos sob sombra vegetal mostraram-se na faixa de 0,3 a 0,4 (CHAZDON & FETCHER, 1984; LEE, 1987). “Sunflecks” podem

apresentar razão V/VE da ordem de 0,8 a 0,9, enquanto que em clareiras, valores semelhantes a estes puderam ser observados (CHAZDON & FETCHER, 1984; LEE, 1987).

Enquanto a redução da quantidade de radiação afeta a fotossíntese e conseqüentemente o crescimento das plantas, a alteração da razão V/VE , detectada pela planta através do fitocromo, pode funcionar como um indicador de sombreamento, induzindo uma série de respostas morfogênicas (FITTER & HAY, 1983; SMITH & WHITELAM, 1990). Respostas fotomorfogênicas importantes incluem germinação de sementes e aspectos do crescimento de plantas (JONES, 1992).

Do ponto de vista da sucessão, espécies pioneiras ou pertencentes a estádios iniciais de sucessão são, em geral, consideradas intolerantes ao sombreamento, dependendo de condições de radiação plena para seu estabelecimento e crescimento. Por outro lado, espécies de estádios finais de sucessão ou clímax são consideradas tolerantes à sombra, uma vez que podem se estabelecer e sobreviver sob um dossel vegetal formado (SWAINE & WHITMORE, 1988). É reconhecido, no entanto, que entre estes dois extremos, existem espécies com características intermediárias na tolerância à sombra (HARTSHORN, 1980), sendo estes grupos nem sempre identificáveis facilmente (SMITH, 1992).

Trabalhos sobre ecologia fisiológica de plantas pertencentes a diferentes estádios sucessionais têm resultado em uma série de generalizações sobre características de plantas de estádios iniciais e tardios de sucessão, no que se refere a características de germinação de sementes, taxas de crescimento e reprodução de plantas, entre outras (BAZZAZ, 1979; BAZZAZ & PICKET, 1980; SWAINE & WHITMORE, 1988). Estas, inclusive, são utilizadas, muitas vezes, na atribuição de uma classe sucessional a uma determinada espécie. No entanto, pesquisas ainda

são necessárias antes que estas características sejam estabelecidas como regra geral (BAZZAZ, 1984).

Muitas das investigações sobre o efeito de sombreamento sobre o crescimento e desenvolvimento vegetal têm assumido sombreamento como sinônimo de redução da densidade de fluxo de fótons (FETCHER *et al.*, 1983; ATKINSON, 1984; WALTERS *et al.*, 1993). Mudanças na distribuição espectral nem sempre têm sido levadas em consideração, de modo que as condições experimentais dificilmente são comparáveis àquelas experimentadas sob sombra natural da vegetação. Algumas exceções, em que tentativas de simulação de sombra natural têm sido feitas em condições de câmara de crescimento ou casa de vegetação, incluem os trabalhos de KWESIGA & GRACE (1986) e LEE (1988). No entanto, parece haver evidências de que materiais crescidos em condições de campo comportam-se muito diferentemente daqueles crescidos em ambientes controlados (JONES, 1992). Embora experimentos de campo possam sofrer de um pobre controle ambiental, as condições estão mais próximas ao ambiente natural do que em casa de vegetação ou câmaras de crescimento, de modo que os resultados obtidos podem ser bastante importantes (JONES, 1992).

O objetivo geral deste trabalho consistiu em investigar e comparar características de germinação, crescimento, atividade fotossintética e translocação de compostos de carbono em uma série de espécies pertencentes a diferentes estádios sucessionais e em verificar, nestas mesmas espécies em condições experimentais no campo, a influência do sombreamento natural sobre estas respostas.

Espécies Estudadas

As espécies estudadas ao longo deste trabalho estão listadas na Tabela 1.1 juntamente com as famílias a que pertencem, suas sinonímias botânicas e nomes vulgares mais comuns. Todas estas espécies encontram-se de forma nativa na mata da Reserva Municipal de Santa Genebra, na área de vegetação semidecídua, localizada no município de Campinas, SP (22°44'45"S, 7°06'33"W, 670m de altitude) (MORELLATO & LEITÃO-FILHO, 1995).

Quanto à categoria sucessional a que pertencem estas espécies, informações levantadas da literatura estão apresentadas na Tabela 1.2. Quanto à definição dos estádios sucessionais, tem-se, de modo geral, que pioneiras são as primeiras espécies a colonizarem ambientes perturbados, desenvolvendo-se em clareiras, bordas de matas e em locais abertos. Em um outro extremo, tem-se as espécies clímax, que são as espécies finais na substituição sequencial que ocorre na sucessão e que conseguem se instalar no interior das florestas, podendo permanecer no sub-bosque por toda vida ou alcançarem o dossel ou mesmo a condição de emergente. Entre estes dois extremos - pioneiras e clímax - existe um grande número de espécies que apresentam características ou adaptações ecológicas intermediárias. Quando as características são mais parecidas com as das pioneiras, estas espécies são chamadas de secundárias iniciais; quando são mais parecidas com as das espécies clímax, são chamadas de secundárias tardias (RODRIGUES, 1995).

No entanto, a classificação sucessional de espécies florestais tem sido um ponto muito polêmico e, muitas vezes, são apresentadas classificações das espécies sem definições precisas, como salientado por SWAINE & WHITMORE (1988). Mesmo quando estas são apresentadas, diferenças de conceitos podem resultar em classificações diferentes das espécies. Por exemplo,

ANDOLFI (1991), em seu trabalho, considera três categorias sucessionais - pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias -, não utilizando a categoria clímax. CATHARINO (1989) apresenta em seu trabalho uma classificação que considera o estágio pioneiro como sendo constituído predominantemente por vegetação herbáceo-arbustiva. Neste caso, o estágio secundário inicial seria formado por um estrato denso e homogêneo de arvoretas e árvores, onde se incluiriam espécies tipicamente pioneiras, de acordo com a definição geral acima apresentada, como *Trema micrantha* e *Solanum granuloso-leprosum*. Mesmo CATHARINO (1989) acaba por considerar espécies como *S. granuloso-leprosum* e *Piptadenia gonoacantha* como pioneiras. Além disso, a falta de conhecimento da auto-ecologia das espécies, que poderia contribuir para uma classificação mais adequada, torna ainda mais difícil as tentativas de categorização das espécies (RODRIGUES, 1995). Em vista de tais considerações e devido ao fato de que nem todas as espécies foram classificadas pelos mesmos autores, seguindo as mesmas definições, procurou-se colocar, na Tabela 1.2, não só o estágio sucessional a que as espécies pertencem quando citadas, mas também observações existentes a respeito dos ambientes de ocorrência das mesmas.

Tabela 1.1 - Espécies arbóreas da mata da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP, utilizadas neste trabalho.

NOME CIENTIFICO	FAMILIA	SINONÍMIA BOTÁNICA	NOMES VULGARES MAIS COMUNS
<i>Solanum granuloso-leprosum</i> Dun.	Solanaceae	<i>S. cortex-virens</i> Dun.; <i>S. receptum</i> Heurcke et Muell. Arg.; <i>S. umbellatum</i> Mill. ¹	fumo-bravo ^{1,2}
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blum.	Ulmaceae	<i>Celtis canescens</i> H.B.K.; <i>C. micrantha</i> Sw.; <i>C. schiedeana</i> Schl.; <i>Rhamnus micrantha</i> L.; <i>Spondia mollis</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Desc. ³	pau-pólvora, candiúba ³
<i>Cecropia glaziovii</i> Sneath.	Cecropiaceae	<i>C. salutaris</i> (Casar.) ⁵	embaúba-vermelha ⁴
<i>Croton priscus</i> Croizat.	Euphorbiaceae	<i>B. pruinosa</i> Vog.; <i>B. candicans</i> Benth.; <i>B. forficata</i> Link var. <i>pruinosa</i> (Vog.) Hassler; <i>B. forficata</i> var. <i>candicans</i> (Benth.) Hassler ex Latzina; <i>Pauletia candicans</i> (Benth.) Schmitz; <i>P. pruinosa</i> (Vog.) Schmitz; <i>B. forficata</i> auct. non Hook. et Arn.; <i>B. forficata</i> auct. non Link. ⁷	cambraia ⁶ pata-de-vaca ⁷
<i>Bauhinia forficata</i> Link subsp. <i>pruinosa</i> (Vog.) Fortun. et Wund.	Caesalpinaceae	<i>Cassia macranthera</i> DC. ex Collad.; <i>C. spectiosa</i> Schrad. ³	manduirana, aleluia, ³
<i>Senna macranthera</i> (Collad.) Irwin et Barn.	Caesalpinaceae	<i>S. excelsum</i> Vog. ³	guapuruvu, fischeira ³
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) Blake	Mimosaceae	<i>Acacia gonoacantha</i> Mart.; <i>P. communis</i> Benth.; <i>Pityrocarpa gonoacantha</i> (Mart.) Brenan. ³	pau-jacaré, angico-branco ³
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) Macbr.	Bombacaceae	<i>Bombax grandiflorum</i> Cav.; <i>Caroleia alba</i> Lodd.; <i>Pachira cyatophora</i> Casar.; <i>Pachira commersonii</i> Planch.; <i>B. cyatophorum</i> (Casar.) Schum.; <i>B. album</i> (Lodd.) Bakh. ³	embiríçu, paina-amarela ³
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A. Rob.	Bombacaceae	--	paineira ³
<i>Chorisia speciosa</i> St. Hil.	Moraceae	--	figueira-branca, mata-pau ³ , guapoí ⁸
<i>Ficus guaranitica</i> Schodat.	Rutaceae	--	guarantã ³ canxim ³
<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.	Euphorbiaceae	<i>P. ilicifolium</i> M. Arg.; <i>Ilex longifolia</i> Nees. ³	
<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M. Johns.	Fabaceae	<i>M. balsamum</i> (L.) Harms; <i>Toluifera peruifera</i> (L.f.) Baill. ³	cabreúva ³
<i>Myroxylon peruiferum</i> L.f.	Caesalpinaceae	<i>H. stilbocarpa</i> Hayne ³	jatobá ³
<i>Hymenaea courbaril</i> L.			

¹Pio-Correa, 1931; ²Faria, 1995; ³Lorenzi, 1992; ⁴Mantovani, 1993; ⁵Passos, 1995; ⁶Rodrigues, 1995; ⁷Fortunato, 1986; ⁸Figueiredo, 1995.

Tabela 1.2 - Classificação de estágio sucessional e observações sobre o ambiente de ocorrência das espécies estudadas.

ESPECIE	ESTADIO SUCESSIONAL	OBSERVAÇÕES
<i>Solanum granulosum-leprosum</i>	pioneira ^{1,2} estádio inicial de sucessão ³	comum em capoeiras ^(*) e locais ensolarados ² .
<i>Trema micrantha</i>	pioneira ^{1,4,5,6,7} estádio inicial de sucessão ²	comum em áreas abertas e capoeiras ² ; ocorre em áreas abandonadas ⁵ .
<i>Cecropia glaziovii</i>	pioneira ^{2,8,9}	aparece na regeneração de matas menos alteradas ² .
<i>Croton priscus</i>	pioneira ^{6,10}	frequente nas bordas das matas e menos comum no interior das florestas ¹⁰ . <i>C. floribundus</i> considerada pioneira como <i>C. priscus</i> ¹⁰ pode também ser encontrada como secundária inicial ⁸ .
<i>Bauhinia forficata</i> subsp. <i>pruinosa</i>	estádio inicial de sucessão ²	ocorre sempre em formações secundárias como capoeiras e capoeirões ^(*) ; rara no interior da mata primária densa ⁵ ; comum nas capoeiras, carrascais ^(*) e beiras de matas ² .
<i>Senna macranthera</i> .	pioneira ⁵	frequente em formações secundárias; rara no interior da floresta primária densa ⁵ .
<i>Schizolobium parahyba</i>	pioneira ⁵ secundária inicial ⁸	preferência por matas abertas e capoeiras, rara na floresta primária densa ⁵ .
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	pioneira ² secundária inicial ^{1,6,11}	comum em áreas em regeneração ² ; ocorre quase que exclusivamente em associações secundárias como capoeiras e capoeirões ⁵ ; associações secundárias e bordas de matas ¹¹ .
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	--	encontrada em fundo de vales, beira de rios e várzeas no interior da floresta primária densa, é encontrada também em formações secundárias como capoeiras ou capoeirões ⁵ .
<i>Chorisia speciosa</i>	secundária ¹²	comum nas matas e capoeiras, ocorrendo também na mata ripária ^(*) ² ; ocorre tanto no interior da floresta primária densa como em formações secundárias ⁵ .
<i>Ficus guaranitica</i>	--	encontrada em matas e capoeiras ² ; encontrada tanto no interior da floresta primária como em formações secundárias ⁵ . Outras espécies de <i>Ficus</i> (<i>F. enormis</i> , <i>F. pulchella</i> , <i>F. gomeleira</i>) consideradas climax ⁸ ; outras ainda (<i>F. insipida</i> , <i>F. yaponensis</i> , <i>F. maxima</i>) consideradas pioneiras ¹³ .
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	secundária tardia ¹ estádio avançado ¹⁴ climax ^{6,12}	não encontrada em formações secundárias por não tolerar insolação direta quando jovem ⁵ .
<i>Pachystroma longifolium</i>	--	desenvolve-se no interior de florestas ⁵ ; espécie de mata pouco perturbada ¹¹ .
<i>Myroxylon peruiferum</i>	climax ⁶	ocorre em matas e capoeirões ² ; ocorre tanto no interior da mata primária densa como nas formações secundárias ⁵ .
<i>Hymenaea courbaril</i>	climax ^{6,8}	ocorre em mata, preferencialmente em solos úmidos ² ; tolerante à sombra ^{15,16} .

(*) carrascal = vegetação formada por ervas, arbustos e pequenas árvores; capoeira = vegetação formada por estrato denso e homogêneo de arvores e árvores; capoeirão = vegetação de maior complexidade e maior número de estratos, no limite com o estágio climax, correspondente à mata virgem; mata ripária = associação vegetal florestal que ocorre ao longo dos cursos de água².

¹Gandolfi, 1991; ²Catharino, 1989; ³Castellani, 1986; ⁴Castellani & Stubblebine, 1993; ⁵Lorenzi, 1992; ⁶Rodrigues, 1995; ⁷Kotchetkoff-Henriques & Joly, 1994; ⁸Mantovani, 1993; ⁹Spósito & Santos, 1995; ¹⁰Passos, 1995; ¹¹Matthes, 1992; ¹²Dias *et al.*, 1992; ¹³Brokaw, 1985; ¹⁴Ishiki & Kageyama, 1987 apud Figliola *et al.*, 1993; ¹⁵Langenheim *et al.*, 1984; ¹⁶Gerhardt, 1993.

II. CAPÍTULO 1

GERMINAÇÃO DE SEMENTES E SOBREVIVÊNCIA DE PLÂNTULAS EM ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS: ESTUDO COMPARATIVO E INFLUÊNCIA DE SOMBREAMENTO NATURAL

1. INTRODUÇÃO

O conhecimento da biologia de sementes é essencial para o entendimento de processos da comunidade vegetal, como o estabelecimento de plantas, a sucessão e a regeneração (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1993).

As espécies arbóreas tropicais costumam ser divididas em dois grupos principais em relação às características de germinação e estabelecimento de plantas. Um dos grupos inclui as espécies pioneiras ou intolerantes à sombra que germinam e estabelecem-se como plântulas somente nos ambientes instáveis criados pelas clareiras formadas nas florestas. O outro grupo inclui as espécies tolerantes à sombra, que são capazes de germinar e de se estabelecer no ambiente relativamente estável do interior da floresta (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1984). Estes grupos diferem entre si em várias características das sementes. Em geral, é considerado que 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, as quais permanecem 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, como qualidade de luz e flutuações de temperatura (GÓMEZ-POMPA & VÁZQUEZ-YANES, 1974; BAZZAZ & PICKET, 1980; SWAINE & WHITMORE, 1988; VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1984). Por outro lado, espécies tolerantes à sombra ou primárias são aparentemente caracterizadas por sementes grandes, produzidas periodicamente e em menor quantidade, com reservas substanciais e capazes de se estabelecer 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 & PICKET, 1980; VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1984).

Dentre os aspectos que têm sido mais estudados em relação à ecologia/fisiologia de sementes e da germinação em espécies iniciais e tardias de sucessão, estão as características de tamanho e dormência das sementes.

Com relação ao aspecto de tamanho das sementes, tem sido generalizado que espécies pioneiras têm sementes significativamente menores que espécies intolerantes 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 que aquelas que se regeneram em ambientes secundários (FOSTER, 1986; OSUNKOYA *et al.*, 1994; RAICH & KHOON, 1990). 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). Tais sementes possibilitam às plântulas tolerarem condições de sombreamento por um período maior de tempo em face de sua 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 ainda levar a maiores chances de sobrevivência das plântulas sob condições sombreadas pelo fato das maiores quantidades de reserva poderem proporcionar energia para a construção de grandes quantidades de tecido fotossintético - necessário para manter um balanço positivo de carbono quando as condições de luz estão próximas ao ponto de compensação - e também nutrientes para a reposição de tecidos perdidos ou danificados das plântulas, além de poderem conter compostos secundários para a defesa das plântulas contra patógenos e predadores. Em clareiras, por outro lado, as sementes grandes devem ser expostas a altas temperaturas de modo mais freqüente que as sementes pequenas, devido à menor probabilidade de serem enterradas, o que poderia limitar a sua viabilidade, além do fato de estarem mais sujeitas à estresse por 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 ainda adequados para a germinação de sementes pequenas (FOSTER, 1986).

Com relação ao aspecto de germinação e dormência, bastante atenção tem sido dada à ocorrência de fotoblastismo positivo nas sementes de espécies iniciais, o qual tem sido associado

com a preservação da dormência em sementes enterradas ou mantidas sob dosséis vegetais (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1990). Sementes de espécies tardias, por outro lado, não parecem necessitar de luz para a germinação (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1984).

É bem conhecido que o pigmento fitocromo participa da regulação da germinação controlada pela luz, permitindo às sementes detectar a composição espectral da luz e desencadeando a germinação quando as condições de luz se tornam apropriadas para o desenvolvimento das plantas (VÁZQUEZ-YANES & SMITH, 1982). Fitocromo é aparentemente único entre os fotorreceptores de plantas superiores, uma vez que existe em duas formas interconvertíveis - a forma F_v , que tem máximo de absorção no vermelho (660nm) e a forma F_{ve} , com máximo de absorção no vermelho-extremo (730nm). A estimulação da germinação pela luz é um fenômeno vermelho/vermelho-extremo reversível: sementes sensíveis à luz germinam quando expostas à luz vermelha, mas esta estimulação pode ser anulada por tratamento subsequente com vermelho-extremo (FITTER & HAY, 1983). Desse modo, a mudança na qualidade de luz com a formação de clareiras em condições naturais - com aumento da razão vermelho/vermelho-extremo (V/VE) em relação à radiação filtrada pelo dossel - parece ser o principal mecanismo controlador da germinação, permitindo que, em espécies iniciais de sucessão, a germinação seja sincronizada com a formação de clareiras (VÁZQUEZ-YANES & SMITH, 1982).

Diversos estudos têm demonstrado o efeito inibitório da radiação filtrada pelo dossel vegetal na germinação de várias espécies. VÁLIO & JOLY (1979) mostraram que as sementes fotoblásticas positivas de *Cecropia glazouii*, apesar de serem capazes de germinar em energias muito baixas de luz, não o fazem sob dossel vegetal devido à baixa razão V/VE predominante.

Inibição da germinação ocasionada pelo dossel também foi aparente para uma série de espécies arbóreas tropicais (RAICH & KHOON, 1990). Germinação das pioneiras arbóreas tropicais *Cecropia obtusifolia* e *Piper auritum* também foi inibida quando sementes foram colocadas no interior da floresta, embora a germinação tenha ocorrido em clareiras (VÁZQUEZ-YANES & SMITH, 1982) ou quando as sementes mantidas no interior da floresta foram expostas diariamente à radiação não filtrada por períodos variáveis de tempo (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1987). Estudos detalhados com estas espécies demonstraram que ambas necessitam de exposições repetidas ou contínuas à radiação com alta razão V/VE para máxima germinação. Tal necessidade pode estar possivelmente relacionada à habilidade das sementes em diferenciar clareiras de “sunflecks” que atingem o solo no interior da floresta. Um “sunfleck” de curta duração pode fornecer um pequeno período de radiação não filtrada com alta razão V/VE; porém, em seguida, a radiação filtrada com baixa razão V/VE pode reimpor a dormência. Uma clareira, por sua vez, permite um longo período de radiação não filtrada em dias consecutivos (VÁZQUEZ-YANES & SMITH, 1982). Em outros estudos no campo com *P. auritum*, foi mostrado que, embora grande parte das suas sementes permaneça dormente sob o dossel vegetal, uma germinação parcial pode ocorrer em locais onde os “sunflecks” são mais longos e frequentes (OROZCO-SEGOVIA & VÁZQUEZ-YANES, 1989) ou em função da variação na razão V/VE da radiação difusa no ambiente sombreado da floresta (OROZCO-SEGOVIA *et al.*, 1993). Nestes casos, os autores colocam que é provável que um dos papéis do fotoblastismo seja atrasar a germinação por um curto período de tempo até que as sementes sejam enterradas e fiquem, então, sob efeito de condições mais fortemente inibitórias (OROZCO-SEGOVIA & VÁZQUEZ-YANES, 1989). Além deste efeito inibitório da radiação filtrada pelo dossel sobre a germinação

de sementes sensíveis à luz, tem também sido mostrado que ela pode impor uma dormência secundária, gerando necessidade de luz para a germinação em sementes antes insensíveis, como mostrado por GÓRSKI (1975) e SILVERTOWN (1980) para espécies herbáceas. De fato, irradiações prolongadas com vermelho-extremo induzem requerimento secundário de luz em sementes não dormentes de muitas espécies (KARSSEN, 1980/1981).

Sendo assim, a qualidade espectral da luz é considerada um indicador ambiental bastante preciso das condições favoráveis para estabelecimento de espécies heliófitas incapazes de crescer sob sombra densa (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1982).

Além da alteração da qualidade espectral da luz, outra mudança que ocorre com a formação de clareiras é o desenvolvimento de grandes flutuações diurnas de temperatura na superfície do solo, enquanto que no interior da floresta, a temperatura do solo é quase constante durante todo o dia (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1994). *Heliocarpus donnel-smithii*, uma pioneira tropical com sementes insensíveis à luz, apresenta germinação máxima somente quando submetidas a alternâncias de temperaturas. A maioria de suas sementes permanece dormente no interior da floresta devido às temperaturas constantes, mas germinam em altas porcentagens nos centros de clareiras, onde as alternâncias são maiores (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1982). Este tipo de resposta regulada pela temperatura está freqüentemente relacionada com a presença de um tegumento duro nas sementes que pode se tornar permeável pelas alternâncias de temperaturas (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1993). Este tipo de dormência, também freqüente em espécies arbóreas tropicais de início de sucessão (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1984), espalha a germinação de uma coorte de sementes por um longo intervalo de tempo, de acordo com a taxa na qual os tegumentos se tornam

permeáveis e assim aumentam as chances de sobrevivência das plântulas (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1993). Além deste efeito da temperatura, sabe-se também que flutuações de temperatura podem alterar respostas das sementes à luz. Sementes que se apresentam dormentes sob escuro ou baixa razão V/VE em temperaturas constantes, podem germinar sob estas condições sob regime de flutuações de temperatura (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1993). Este é o caso de sementes de *C. obtusifolia* (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1990) e *C. sciadophylla* (HOLTHUIJZEN & BOERBOOM, 1982), que germinam parcialmente no escuro sob temperaturas alternadas.

Não há dúvidas de que as funções primárias da radiação e das flutuações de temperatura nas sementes sejam para a regulação da germinação em clareiras (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1994). No entanto, muitas espécies germinam no ambiente sombreado de sub-bosques, mas, ao contrário de plântulas verdadeiramente tolerantes, acabam morrendo, sugerindo que elas necessitam de clareiras para se estabelecerem (GARWOOD, 1983). Mesmo assim, tal comportamento pode ser vantajoso, uma vez que plântulas presentes quando uma clareira se abre podem ter vantagem competitiva sobre plântulas que venham a emergir mais tardiamente (GARWOOD, 1993).

Sobrevivência no campo ou em condições simuladas de espécies de diferentes estádios sucessionais tem sido observada em alguns estudos (RAMAKRISHNAN *et al.*, 1982; AUGSPURGER, 1984b; KHAN & TRIPATHI, 1991; CHANDRASHEKARA & RAMAKRISHNAN, 1993; GERHARDT, 1993) e tem sido mostrada variar com fatores como luz e outras condições ambientais, patógenos, herbivoria e predação. AUGSPURGER (1984b), em estudo comparativo com 18 espécies, observou que existe um contínuo nas respostas de tolerância

na sombra, estas não se encaixando numa dicotomia tolerância/intolerância. Neste estudo, foi verificada uma correlação positiva entre tolerância à sombra e valores de densidade de madeira das árvores, os quais podem ser tomados como um índice de estágio sucessional das espécies. No entanto, sobrevivência se mostrou sempre maior sob condição de exposição a maiores níveis de radiação, como também observado no estudo de OSUNKOYA *et al.* (1992) e CHANDRASHEKARA & RAMAKRISHNAN (1993). Segundo WHITMORE (1978), plântulas de todas as espécies, exceto aquelas que passam seu ciclo de vida inteiro sob sombra densa, morrem na ausência de clareiras. Isto ocorre porque as condições de luz abaixo do dossel frequentemente ficam próximas ou abaixo do ponto de compensação de luz mesmo das espécies mais tolerantes, evitando assim o crescimento ou a sobrevivência a longo termo das plântulas (FOSTER, 1986).

O objetivo deste trabalho foi verificar, em condições controladas, características da germinação de sementes, com ênfase na verificação de fotoblastismo, de diversas espécies pertencentes a diferentes estágios sucessionais e acompanhar a germinação de sementes e a sobrevivência das plântulas destas espécies no campo sob condições de sombreamento natural imposto por cobertura vegetal.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Materiais vegetais

Foram utilizadas sementes das seguintes espécies: *Solanum granuloso-leprosum*, *Trema micrantha*, *Cecropia glazioui*, *Croton priscus*, *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, *Senna macranthera*, *Schizolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Pseudobombax grandiflorum*, *Chorisia speciosa*, *Ficus guaranitica*, *Esenbeckia leiocarpa*, *Pachystroma longifolium*, *Myroxylon peruiferum* e *Hymenaea courbaril*. As sementes utilizadas neste trabalho foram coletadas na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP e/ou nas proximidades da Reserva (*H. courbaril*), no campus da Universidade Estadual de Campinas, SP (*P. grandiflorum*, *F. guaranitica*, *E. leiocarpa*, *M. peruiferum*), área urbana de Campinas, SP (*C. speciosa*), município de Peruíbe, SP (*C. glazioui*) e de Ilha Solteira, SP (*T. micrantha*). Informações a respeito do ambiente de ocorrência e estádios sucessionais destas espécies foram apresentados na Tabela 1.2.

2.2. Caracterização das sementes

As sementes foram caracterizadas quanto às suas dimensões - através das medidas dos eixos maior e menor, com auxílio de papel milimetrado - e quanto à massa. Medidas foram realizadas em 40 sementes de cada espécie, com exceção da determinação da massa em *S. granuloso-leprosum*, *T. micrantha*, *C. glazioui* e *F. guaranitica*, onde foram utilizadas 4 repetições de 25 sementes.

Teor de umidade de sementes recém-coletadas foi estimado a partir de medidas da massa fresca e da massa seca das sementes após secagem por no mínimo 48h em estufa a 80°C, utilizando-se a fórmula:

$$TU = \frac{MF - MS}{MF} . 100$$

onde,

TU = teor de umidade (em porcentagem),

MF = massa fresca,

MS = massa seca.

A amostragem utilizada para cada espécie para determinação do teor de umidade está indicada na Tabela 2.2.

2.3. Método geral de germinação

As sementes foram colocadas para germinar em placas de Petri ou caixas gerbox forradas com duas folhas de papel de filtro umedecido com água destilada e mantidas a 25°C em câmara FANEM 347F sob luz branca constante (3,2W.m⁻²) ou escuro. Para os tratamentos de escuro, as placas ou gerbox foram envoltos em 3 sacos plásticos pretos e as contagens de germinação foram feitas sob luz verde de segurança. O critério para se considerar a semente germinada foi a protrusão da radícula, exceto no caso de *M. peruiferum*, em que foi considerada germinada a semente com crescimento aparente e curvatura da radícula em direção ao substrato. Foram utilizadas 4 repetições de 25 sementes, à exceção de *C. priscus* e *P. longifolium* (4 repetições de 20), *S. parahyba* (4 repetições de 15) e *H. courbaril* (5 repetições de 10). Escarificação mecânica foi efetuada em sementes de algumas espécies: *S. macranthera* e *B. forficata* subsp. *pruinosa* foram escarificadas com auxílio de lixa, *S. parahyba* e *H. courbaril* em esmeril e *C. speciosa* com

uma pequena incisão no tegumento com auxílio de bisturi. Outros tratamentos realizados de forma não freqüente para algumas das espécies estão especificados posteriormente no texto ou legendas.

A germinação de sementes de *S. granuloso-leprosum* e *T. micrantha* também foi ensaiada em gerbox contendo vermiculita umedecida com água destilada como substrato. As caixas gerbox foram mantidas em câmaras a 25°C e em casa de vegetação. Nestes casos, foram utilizadas 4 repetições de 100 sementes.

2.4. Germinação das sementes e sobrevivência das plântulas no campo

A germinação das sementes das diversas espécies foi ensaiada em condições de campo - borda e interior de mata - na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. Sementes das espécies, à exceção de *S. granuloso-leprosum*, *T. micrantha*, *C. glazioui* e *F. guaranitica*, foram colocadas para germinar diretamente em bandejas com terra mantidas nos dois ambientes citados acima. Sementes de *B. forficata* subsp. *pruinosa*, *S. macranthera*, *S. parahyba* e *C. speciosa* foram previamente escarificadas; as demais foram colocadas intactas. No caso de *M. peruiferum*, foram utilizados os frutos secos intactos. Foram utilizadas 4 repetições de 40 sementes, à exceção de *C. priscus* (4 repetições de 100), *S. parahyba* (4 repetições de 30), *P. grandiflorum* (2 repetições de 40), *P. longifolium* (3 repetições de 20) e *H. courbaril* (4 repetições de 15). As bandejas mantidas na borda da mata foram irrigadas diariamente, enquanto as mantidas no interior receberam irrigação sempre que necessário. A germinação, considerada aqui como emergência da plântula, foi avaliada semanalmente. As plântulas emergidas foram marcadas e, semanalmente ao longo de 125 dias (175 dias para *S. macranthera*, 232 dias para *H. courbaril*), foi avaliada a sua sobrevivência com a concomitante verificação da presença de cotilédones. Porcentagem de

sobrevivência foi calculada através da razão n° plantas sobreviventes/ n° plantas emergidas e a porcentagem de plantas com cotilédones foi calculada através da razão n° plantas com cotilédones(1 ou 2 cotilédones)/ n° plantas sobreviventes.

Nos casos de *S. granuloso-leprosum*, *T. micrantha*, *C. glazioui* e *F. guaranitica*, as sementes foram colocadas para germinar em caixas gerbox com vermiculita umedecida com água destilada e igualmente mantidas em condições de borda e interior de mata. Foram utilizadas 4 repetições de 100 sementes. A vermiculita foi reumedecida com água destilada sempre que necessário e a avaliação da germinação (protrusão da radícula) foi semanal. Após a germinação, as plântulas foram transplantadas para bandejas com terra, em 4 repetições de 12 para *S. granuloso-leprosum*, 4 repetições de 10 para *T. micrantha* e 4 repetições de 20 para *C. glazioui* e *F. guaranitica*, para avaliação da sobrevivência. As plântulas que sobreviveram ao transplante após 7 dias foram igualmente marcadas e avaliadas semanalmente ao longo de 175 dias quanto à sobrevivência e presença de cotilédones.

O tempo médio para a perda total de cotilédones das plântulas foi estimado adaptando-se a fórmula para cálculo de tempo médio de germinação (LABOURIAU, 1983):

$$\bar{t} = \frac{\sum n_i t_i}{\sum n_i} \quad s_t^2 = \frac{\sum n_i (t_i - \bar{t})^2}{(-1 + \sum n_i)}$$

onde:

\bar{t} = tempo médio para a perda total dos cotilédones,

t_i = tempo em dias correspondentes aos dias de avaliação,

n_i = n° de plantas que perderam os dois cotilédones em cada intervalo de t_i ,

s_t^2 = variância do tempo médio.

A terra utilizada nestes experimentos de germinação no campo foi terra coletada da própria Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP, cuja análise química está apresentada no Apêndice (Tabela 8.1). Os espectros da radiação solar obtidos no exterior e interior da mata, as porcentagens de redução da intensidade da radiação sob sombreamento e as razões vermelho/vermelho-extremo também são apresentados no Apêndice (Figs. 8.1 a 8.4, Tabelas 8.2 e 8.3), embora caiba ressaltar que a radiação recebida na borda da mata deve ser diferente da radiação obtida no exterior sob radiação plena, pois a borda apresenta diferentes níveis de sombreamento ao longo do dia.

2.5. Análise estatística

Para análise estatística, os dados em porcentagem foram transformados para arco-seno \sqrt{p} , onde p = proporção de sementes germinadas ou proporção de plantas sobreviventes. Para comparação entre 2 e mais de 2 tratamentos, utilizou-se, respectivamente, teste t de Student e análise de variância simples, esta seguida, se necessário, do cálculo da diferença mínima significativa (DMS) pelo teste de Tukey, a nível de 5% de probabilidade (PIMENTEL-GOMES, 1990). Os resultados das análises estão indicados nas figuras ou tabelas através de letras. Os valores seguidos pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si.

3. RESULTADOS

3.1. Tamanho e massa das sementes

Sementes das várias espécies estudadas apresentaram uma variação de tamanho bastante grande, com valores desde cerca de 2mm a mais de 20mm. Valores de massa apresentaram uma variação ainda maior, a faixa estendendo-se de 0,85mg a 4395,25mg (Tabela 2.1). Os menores valores foram encontrados para as espécies *S. granuloso-leprosum*, *T. micrantha*, *C. glazioui* e *F. guaranitica*, enquanto que os maiores valores corresponderam às sementes de *S. parahyba* e *H. courbaril*, com as demais espécies apresentando tamanho/massa intermediários (Tabela 2.1).

3.2. Teor de umidade das sementes

A maioria das sementes apresentou teor de umidade abaixo de 15%. *T. micrantha*, *P. longifolium* e *M. peruiferum* destacaram-se por apresentar teores de umidade superiores (Tabela 2.2).

Tabela 2.1 - Dimensões e massa das sementes das várias espécies arbóreas estudadas.

Espécies	Dimensões (\pm sd) eixo maior X eixo menor (mm)X(mm)	Massa (\pm sd) (mg)
<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	2,2 (\pm 0,2) X 1,9 (\pm 0,2)	1,03 (\pm 0,10)
<i>Trema micrantha</i>	2,3 (\pm 0,2) X 2,0 (\pm 0,2)	3,10 (\pm 0,18)
<i>Cecropia glazioui</i>	2,2 (\pm 0,1) X 1,2 (\pm 0,1)	0,85 (\pm 0,06)
<i>Croton priscus</i>	7,9 (\pm 0,6) X 5,9 (\pm 0,5)	101,05 (\pm 17,82)
<i>Bauhinia forficata</i> subsp. <i>pruinosa</i>	12,9 (\pm 0,8) X 9,0 (\pm 0,6)	206,45 (\pm 30,78)
<i>Senna macranthera</i>	6,1 (\pm 0,5) X 5,2 (\pm 0,6)	30,88 (\pm 8,29)
<i>Schizolobium parahyba</i>	29,3 (\pm 1,6) X 17,4 (\pm 0,7)	1946,50 (\pm 270,56)
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	10,1 (\pm 1,0) X 7,6 (\pm 0,6)	42,28 (\pm 10,67)
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	5,9 (\pm 0,5) X 4,7 (\pm 0,3)	54,21 (\pm 12,56)
<i>Chorisia speciosa</i>	9,6 (\pm 0,5) X 8,0 (\pm 0,4)	20,91 (\pm 21,07)
<i>Ficus guaranitica</i>	1,6 (\pm 0,1) X 1,2 (\pm 0,1)	0,90 (\pm 0,08)
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	8,6 (\pm 1,3) X 6,2 (\pm 0,4)	92,36 (\pm 14,76)
<i>Pachystroma longifolium</i>	11,0 (\pm 0,8) X 10,0 (\pm 0,7)	381,34 (\pm 82,12)
<i>Myroxylon peruiferum</i>	14,8 (\pm 1,8) X 8,4 (\pm 1,1)	284,98 (\pm 65,64)
<i>Hymenaea courbaril</i>	26,0 (\pm 3,0) X 18,1 (\pm 1,7)	4395,25 (\pm 961,80)

Tabela 2.2 - Teor de umidade (TU) das sementes recém-coletadas das várias espécies arbóreas estudadas.

Espécies	TU(\pm sd) (%)	Amostragem
<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	10,01 (\pm 0,92)	5 repetições de 10
<i>Trema micrantha</i>	23,48 (\pm 2,36)	4 repetições de 25
<i>Cecropia glaziovii</i>	12,44 (\pm 0,28)	4 repetições de 30
<i>Croton priscus</i>	6,55 (\pm 0,84)	4 repetições de 5
<i>Bauhinia forficata</i> subsp. <i>pruinosa</i>	7,96 (\pm 0,83)	4 repetições de 10
<i>Senna macranthera</i>	14,05 (\pm 0,99)	5 repetições de 10
<i>Schizolobium parahyba</i>	4,76 (\pm 0,73)	10 sementes
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	11,15 (\pm 0,49)	4 repetições de 10
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	10,86 (\pm 0,74)	4 repetições de 10
<i>Chorisia speciosa</i>	13,04 (\pm 1,03)	4 repetições de 10
<i>Ficus guaranitica</i>	14,87 (\pm 0,33)	4 repetições de 25
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	5,74 (\pm 0,19)	4 repetições de 10
<i>Pachystroma longifolium</i>	20,06 (\pm 1,85)	4 repetições de 10
<i>Myroxylon peruiferum</i>	16,58 (\pm 0,82)	4 repetições de 5
<i>Hymenaea courbaril</i>	12,52 (\pm 2,45)	20 sementes

3.3. Germinação das sementes em condições controladas

Sementes de *S. granuloso-leprosum* não germinaram quando mantidas em condições controladas a 25°C (Fig. 2.1). Teste de germinação a 30°C e tratamentos de lavagem prévia das sementes em água corrente também não se mostraram efetivos em promover a germinação. Uma certa estimulação da germinação foi conseguida com tratamento com ácido giberélico (GA₃), revelando, sob esta condição, uma maior porcentagem de germinação sob condições de luz em comparação a escuro (Fig. 2.1). Sementes de *T. micrantha* também não apresentaram germinação sob condições controladas a 25°C (Fig. 2.2) e 30°C (dados não apresentados). Devido à presença de um tegumento duro nestas sementes, efeito de escarificação mecânica e química foi investigado. Escarificação química não se mostrou efetiva em promover significativamente a germinação (Fig. 2.2); escarificação mecânica com lixa também não apresentou resultados significativos, não tendo sido possível verificar diferenças de germinação entre luz e escuro. Germinação de sementes removidas de frutos verdes, os quais apresentam tegumento claro, em contrapartida ao tegumento escuro de sementes de frutos maduros, também falhou em ocorrer. A germinação de sementes de *S. granuloso-leprosum* e *T. micrantha* em vermiculita em câmara a 25°C também se mostrou baixa, embora, neste caso, a pequena germinação ocorrida na luz tenha sido estatisticamente diferente da germinação nula sob escuro (Tabela 2.3). Sob condições de casa de vegetação, uma maior promoção da germinação destas duas espécies foi obtida, atingindo porcentagens de germinação na faixa de 50 a 60% (Fig. 2.3A). Experimento inicial indicou que não ocorreram diferenças entre a germinação na luz e no escuro; porém, teste posterior revelou que a condição de escuro utilizada - caixas gerbox pretas - foi inadequada, permitindo a germinação das sementes fotoblásticas positivas de *F. guaranitica* (Fig. 2.3A). Cabe ressaltar

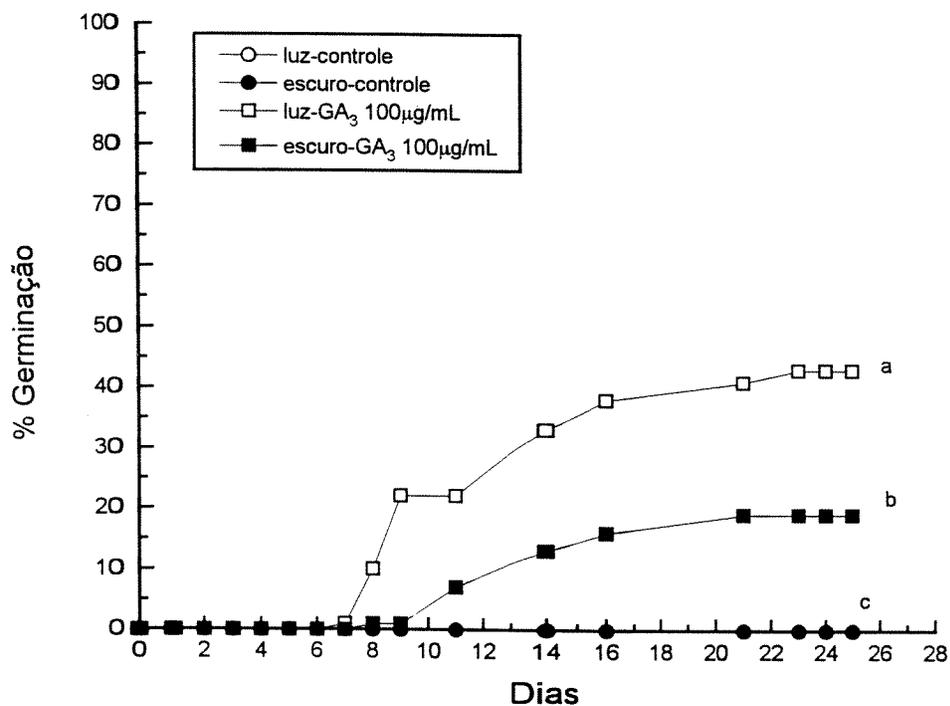


Figura 2.1 - Curvas de germinação de sementes de *Solanum granuloso-leprosum* sob condições de luz e escuro a 25°C e efeito de tratamento com GA₃. 1mL de solução de GA₃ 100µg/mL (0,29mM) foi utilizado para umedecer papel de filtro sobre o qual foram colocadas as sementes em placas de Petri de 5cm de diâmetro.

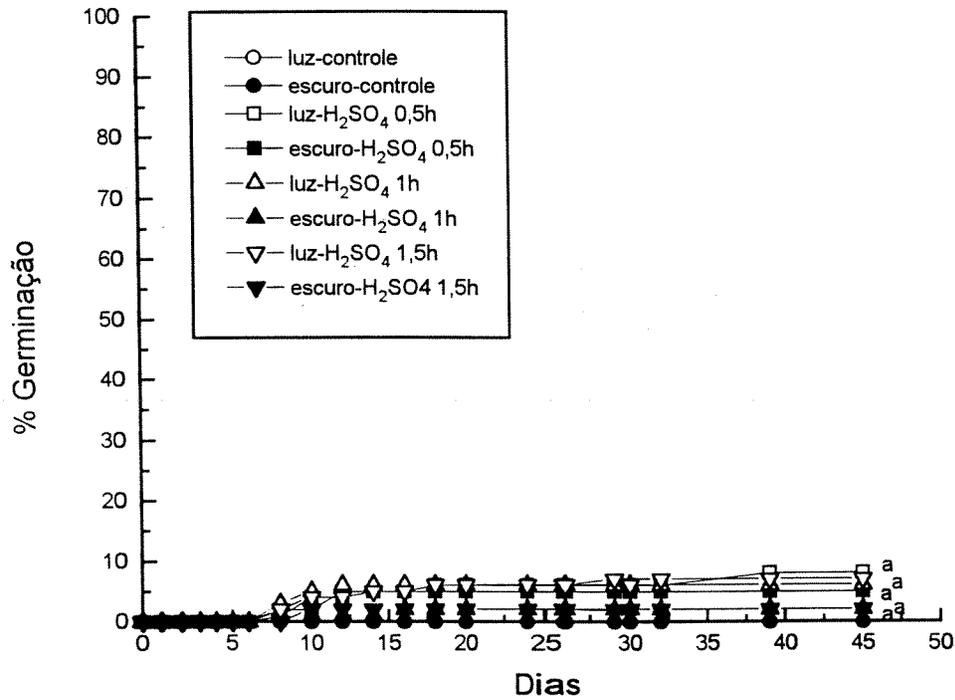


Figura 2.2 - Curvas de germinação de sementes de *Trema micrantha* sob condições de luz e escuro a 25°C e efeito de escarificação química. A escarificação química consistiu em imersão das sementes em H₂SO₄ concentrado seguida por lavagem por 15h em água corrente.

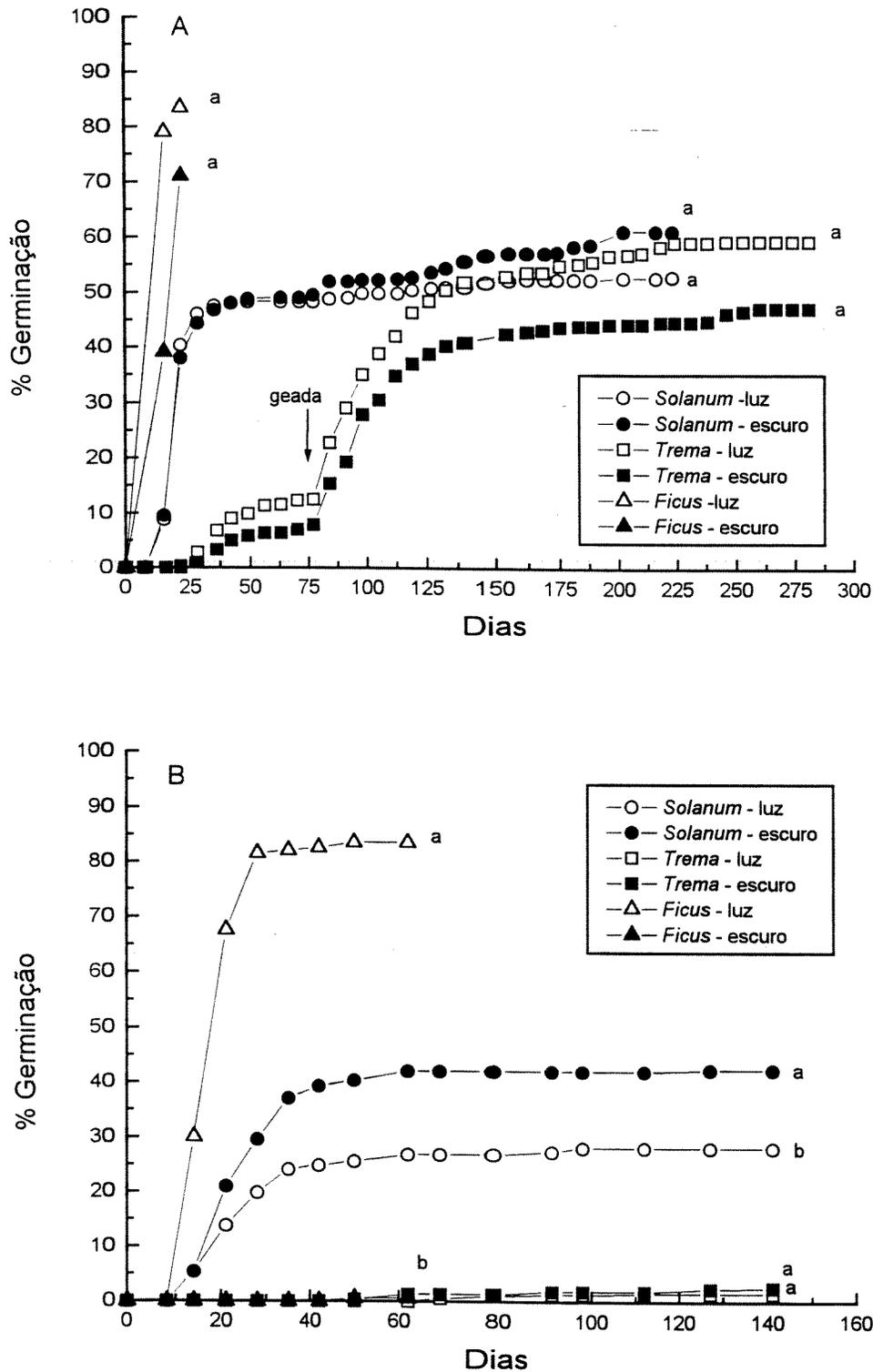


Figura 2.3 - Germinação de sementes de *Solanum granuloso-leprosum* e *Trema micrantha* em condições de casa de vegetação, utilizando-se vermiculita como substrato. A) Sementes mantidas em caixas gerbox transparentes (luz) e pretas (escuro) em umidificador e B) sementes mantidas em caixas gerbox transparentes (luz) e caixas gerbox envoltas por 3 sacos plásticos pretos (escuro). Germinação das sementes fotoblásticas positivas de *Ficus guaranitica* (4 repetições de 50 sementes) utilizada como controle para verificação da condição de escuro.

que, neste experimento, a germinação de *T. micrantha* parece ter sido estimulada após a ocorrência de uma geada (Fig. 2.3A). Repetição do experimento com condições adequadas de escuro, como revelado pela germinação simultânea de *F. guaranítica*, confirmou a ocorrência de germinação sob condições de escuro em *S. granuloso-leprosum*; novamente a germinação extremamente baixa obtida para *T. micrantha* não possibilitou a verificação da ocorrência de fotoblastismo (Fig. 2.3B).

Tabela 2.3 - Germinação de sementes de *Solanum granuloso-leprosum* e *Trema micrantha* em vermiculita em câmara a 25°C sob condições de luz e escuro após 155 dias.

Espécies	% Germinação	
	Luz	Escuro
<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	4,8a	0,0b
<i>Trema micrantha</i>	2,5a	0,0b

Sementes de *C. glazioui* apresentaram germinação alta sob luz e nula sob escuro (Fig. 2.4). Sementes de *C. priscus* apresentaram porcentagens baixas de germinação (Tabela 2.4). Remoção total do tegumento e remoção do tegumento somente na região da radícula não foram efetivos em promover a germinação (Tabela 2.4). Experimentos de remoção do tegumento permitiram constatar que *C. priscus* apresenta uma porcentagem muito alta de sementes vazias, ao lado da observação de que grande parte das sementes são predadas por insetos.

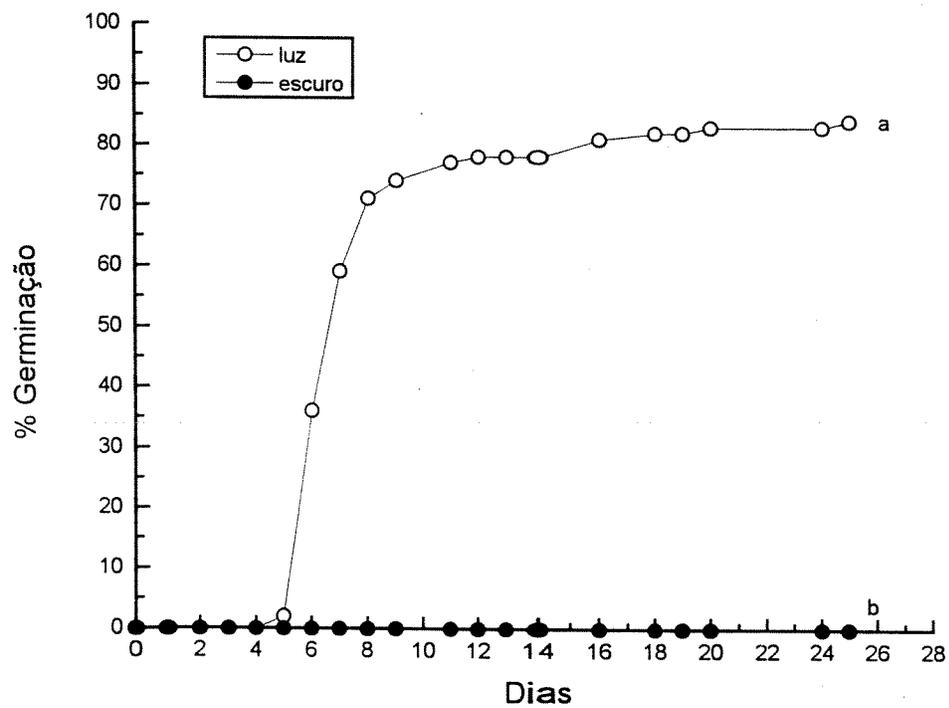


Figura 2.4 - Curvas de germinação de sementes de *Cecropia glazioui* sob condições de luz e escuro a 25°C.

Tabela 2.4 - Germinação de sementes de *C. priscus* sob condições de luz e escuro a 25°C após 15 dias.

Tratamentos	% Germinação	
	Luz	Escuro
Sementes recém-coletadas intactas	2,5a	7,5a
Sementes com remoção total do tegumento	5,0	-
Sementes com remoção do tegumento na região da radícula	3,3a	3,3a

Sementes de *B. forficata* subsp. *pruinosa* (Fig. 2.5A) e *S. macranthera* (Fig. 2.6A) germinaram até às porcentagens máximas quando intactas, porém, com as porcentagens finais sendo atingidas somente após períodos prolongados de tempo. Em ambos os casos, escarificação mecânica causou uma aceleração da germinação, que se mostrou completa em cerca de 10 dias (Fig. 2.5B, Fig. 2.6B). Sementes não escarificadas destas duas espécies apresentaram visivelmente heterogeneidade quanto à embebição. Já sementes de *S. parahyba*, que possuem tegumento extremamente duro, não apresentaram visualmente sinais de embebição quando intactas, sendo a escarificação necessária para a promoção da germinação, que se deu tanto sob luz quanto sob escuro (Fig. 2.7).

Sementes de *P. gonoacantha* também apresentaram germinação semelhante sob luz e escuro (Fig. 2.8). No caso desta espécie, sementes removidas de vagens secas, muitas vezes, apresentaram problemas de germinação, resultando em porcentagens finais baixas. Já sementes removidas de frutos ainda verdes apresentaram alta germinação (Fig. 2.8).

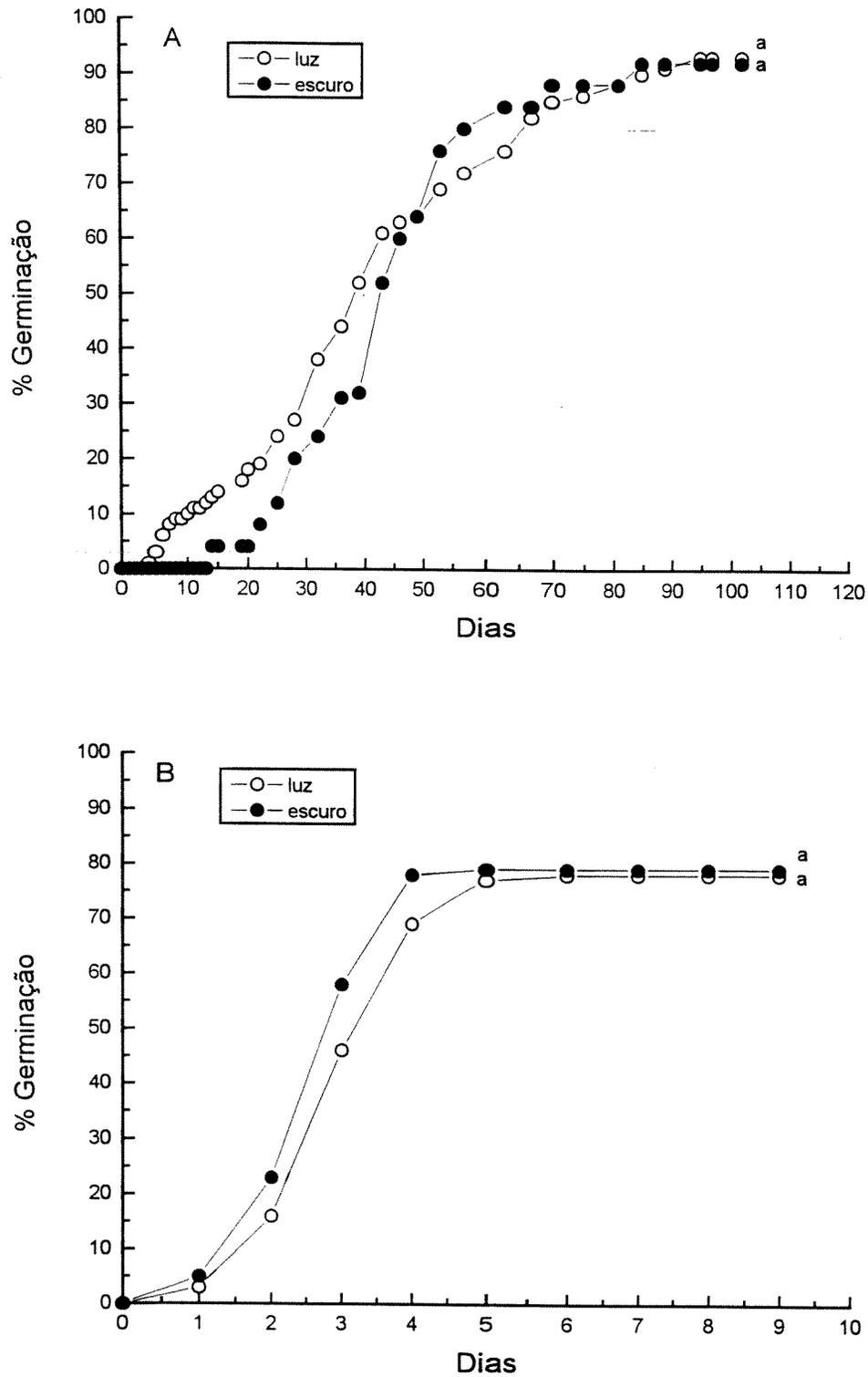


Figura 2.5 - Curvas de germinação de sementes de *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa* A) intactas e B) escarificadas mecanicamente sob condições de luz e escuro a 25°C.

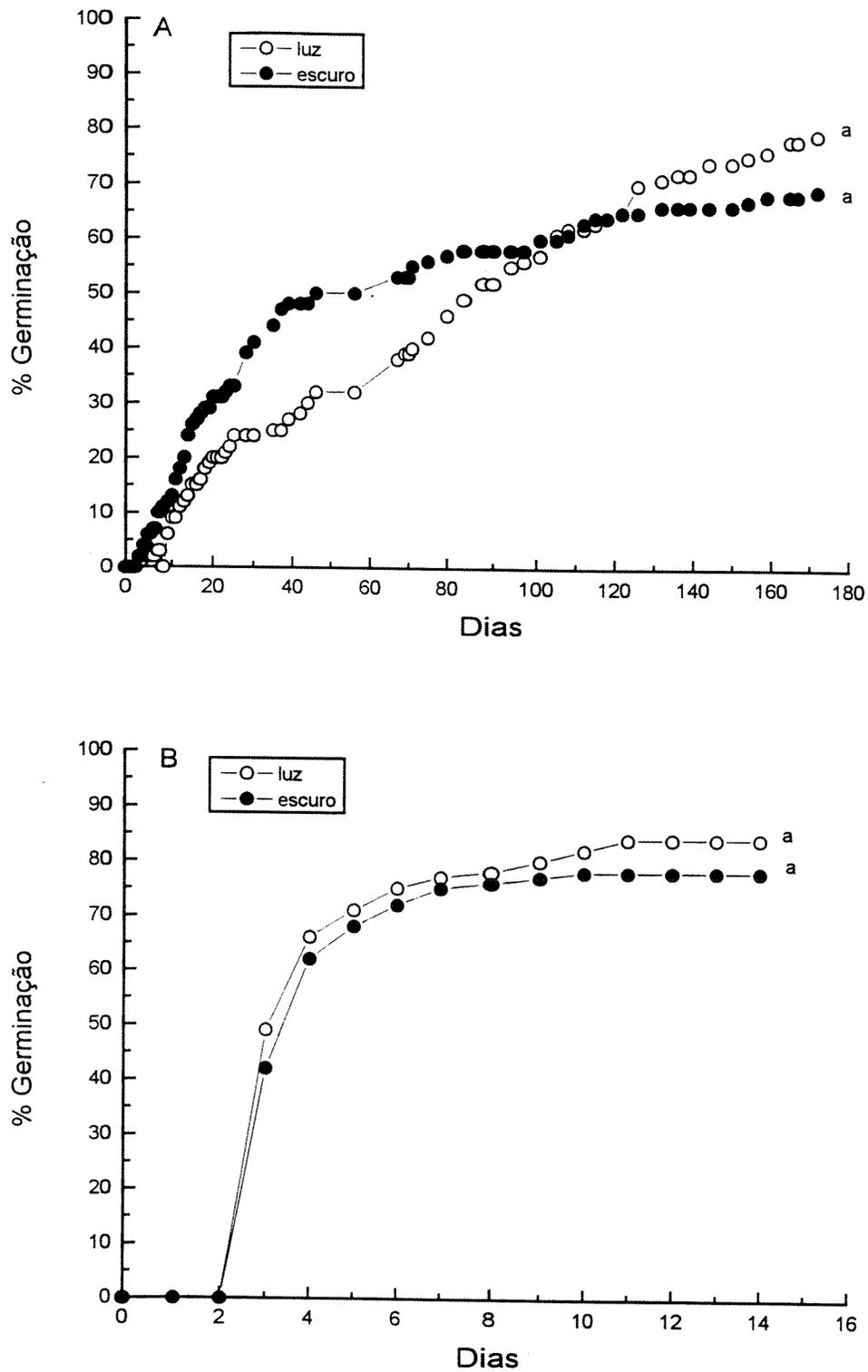


Figura 2.6 - Curvas de germinação de sementes de *Senna macranthera* A) intactas e B) escarificadas mecanicamente sob condições de luz e escuro a 25°C.

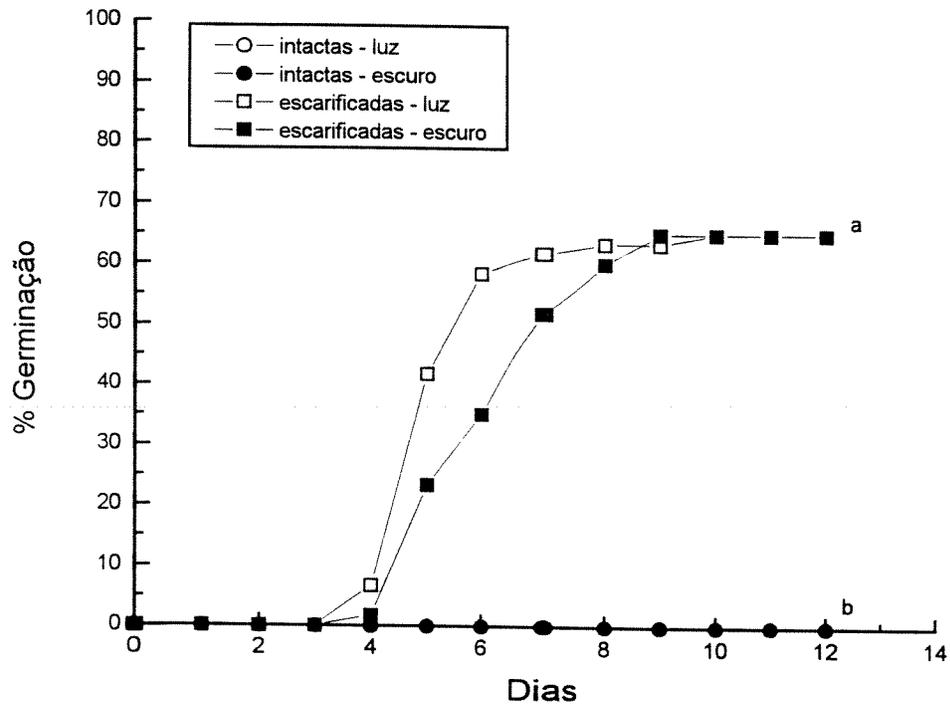


Figura 2.7 - Curvas de germinação de sementes de *Schizolobium parahyba* intactas e escarificadas mecanicamente sob condições de luz e escuro a 25°C.

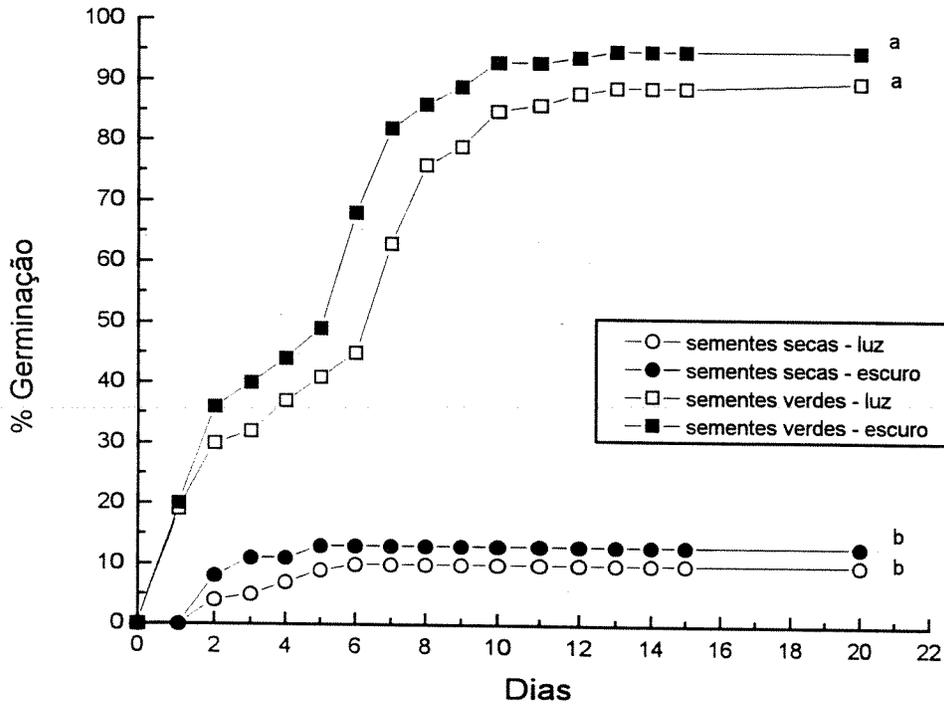


Figura 2.8 - Curvas de germinação de sementes de *Piptadenia gonoacantha* removidas de frutos secos e de frutos verdes sob condições de luz e escuro a 25°C.

P. grandiflorum apresentou porcentagens finais de germinação variáveis de acordo com o lote de sementes utilizado, conforme mostra a Figura 2.9. Em dois destes lotes, não foram detectadas diferenças estatisticamente significativas entre a germinação na luz e no escuro, embora em outro deles, o de maior porcentagem final de germinação, tal diferença tenha sido detectada. Sementes de *C. speciosa* germinaram igualmente bem sob luz e escuro sem nenhum tratamento especial quando recém-coletadas (Fig. 2.10). No entanto, após armazenamento, escarificação mecânica passou a ser necessária para aceleração da germinação, embora as porcentagens finais atingidas não tenham diferido entre sementes intactas e escarificadas (Tabela 2.5).

Tabela 2.5 - Germinação a 25°C de sementes intactas e escarificadas mecanicamente de *Chorisia speciosa* armazenadas por 1,5 ano.

Tratamentos	% Germinação			
	3 dias	8 dias	16 dias	24 dias
Sementes intactas	3,0b	17,0b	43,0a	58,0a
Sementes escarificadas	38,0a	56,0a	56,0a	56,0a

A germinação de *F. guaranítica* mostrou-se alta sob luz branca constante e insignificante sob escuro (Fig. 2.11), enquanto que em *E. leiocarpa*, altas porcentagens foram obtidas nas duas condições (Fig. 2.12). Germinação de sementes recém coletadas de *P. longifolium* mostrou-se também indiferente à luz (Fig. 2.13). Sementes desta espécie, armazenadas por apenas dois meses, com teor de umidade de 7,6%, apresentaram germinação nula, embora teste de tetrazólio tenha

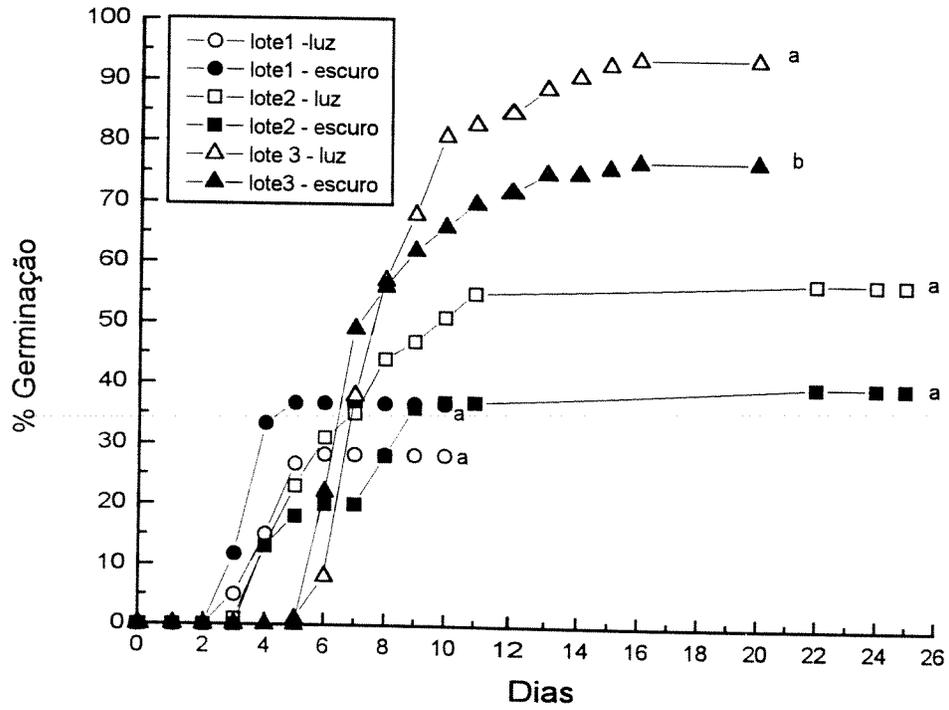


Figura 2.9 - Curvas de germinação de sementes de *Pseudobombax grandiflorum* pertencentes a três diferentes lotes sob condições de luz e escuro a 25°C.

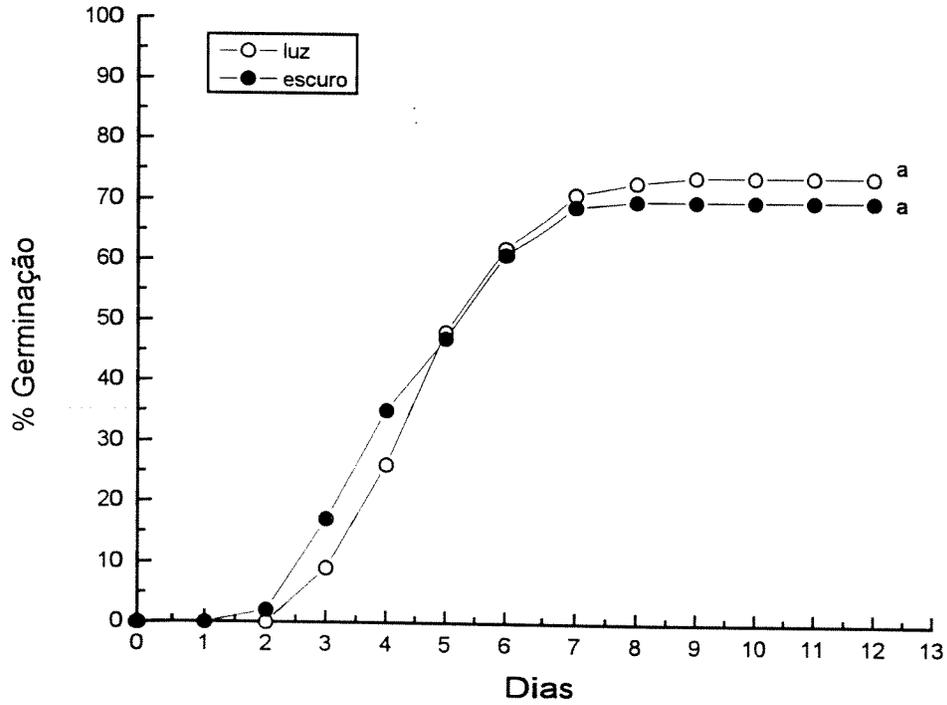


Figura 2.10 - Curvas de germinação de sementes recém-coletadas de *Chorisia speciosa* sob condições de luz e escuro a 25°C.

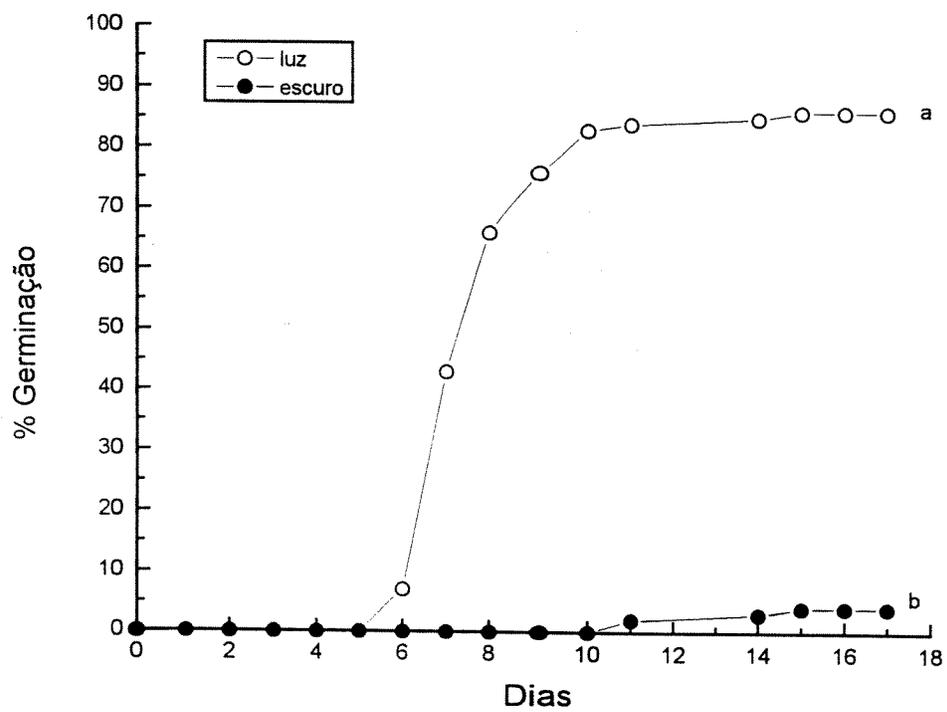


Figura 2.11 - Curvas de germinação de sementes de *Ficus guaranitica* sob condições de luz e escuro a 25°C.

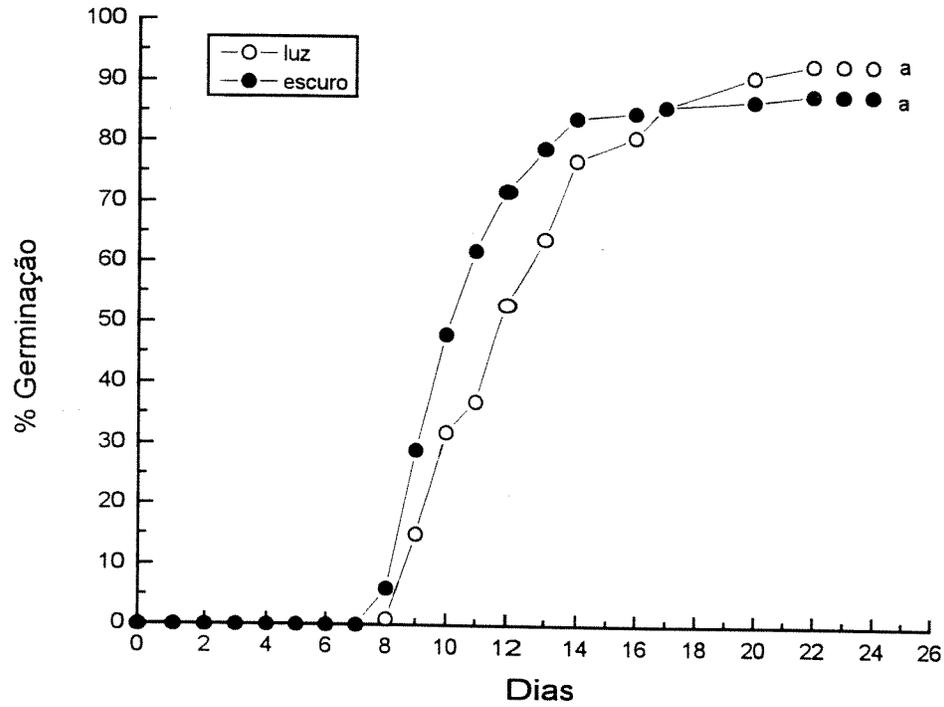


Figura 2.12 - Curvas de germinação de sementes de *Esenbeckia leiocarpa* sob condições de luz e escuro a 25°C.

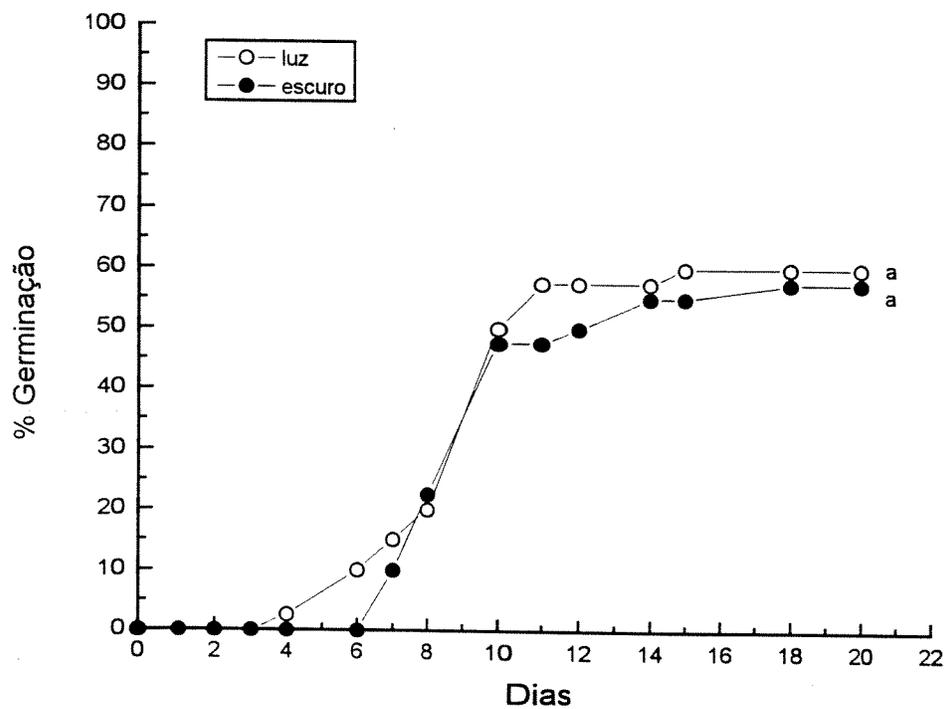


Figura 2.13 - Curvas de germinação de sementes recém-coletadas de *Pachystroma longifolium* sob condições de luz e escuro a 25°C.

indicado uma viabilidade de 92%. A Tabela 2.6 revela que, embora a viabilidade de sementes armazenadas por 3 meses se mostre inicialmente alta, esta decresce com o período de embebição, impedindo a germinação das sementes. Embriões isolados também falharam em germinar. Esterilização com hipoclorito de sódio de sementes inteiras e embriões isolados também não resultou em germinação (dados não apresentados).

M. peruiferum mostrou-se insensível à luz para a germinação (Fig. 2.14), o mesmo ocorrendo para *H. courbaril* (Fig. 2.15). Nesta última espécie, houve necessidade de escarificação para promoção da germinação, com sementes intactas apresentando porcentagens de germinação na faixa de 10 a 30%.

Tabela 2.6 - Viabilidade de sementes armazenadas por 3 meses de *Pachystroma longifolium* ao longo do período de embebição a 25°C sob luz branca constante.

Período de embebição	% sementes viáveis	Observações
0h	90%	-
24h	60%	solução de tetrazólio turva e com resíduos
48h	50%	solução de tetrazólio turva e com resíduos
72h	50%	solução de tetrazólio turva e com resíduos; sementes atacadas por fungos; endosperma em degradação
96h	20%	solução de tetrazólio turva e com resíduos; sementes atacadas por fungos; endosperma em degradação

Viabilidade das sementes verificadas através do teste de tetrazólio: sementes foram imersas em solução de cloreto de 2,3,5 trifenil-tetrazólio por 20h a 30°C e então cortadas longitudinalmente para visualização da coloração.

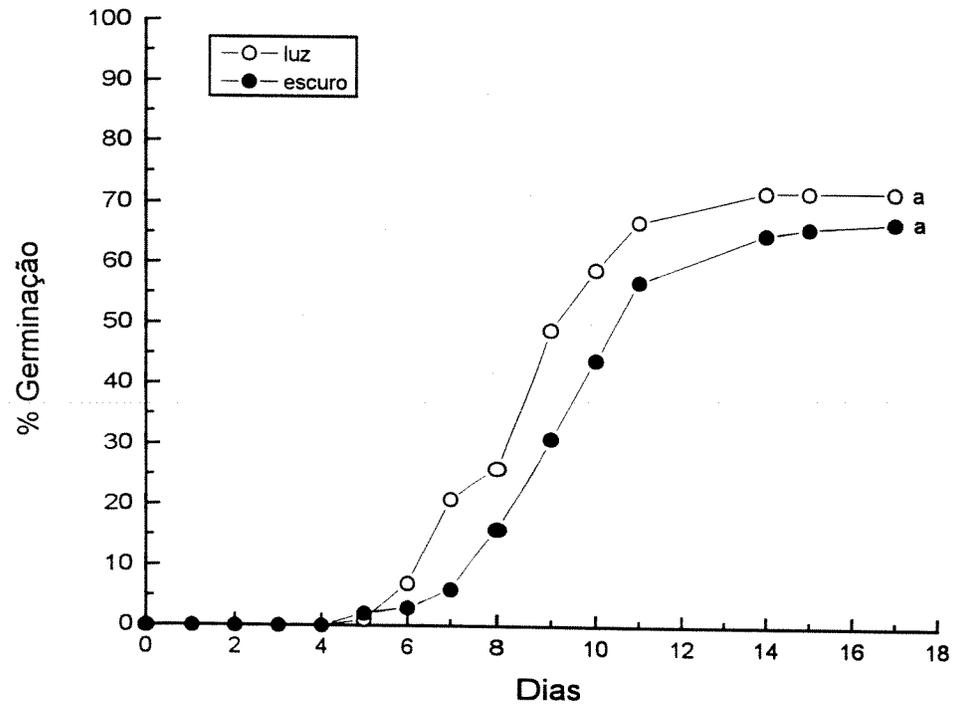


Figura 2.14 - Curvas de germinação de sementes de *Myroxylon peruiferum* sob condições de luz e escuro a 25°C.

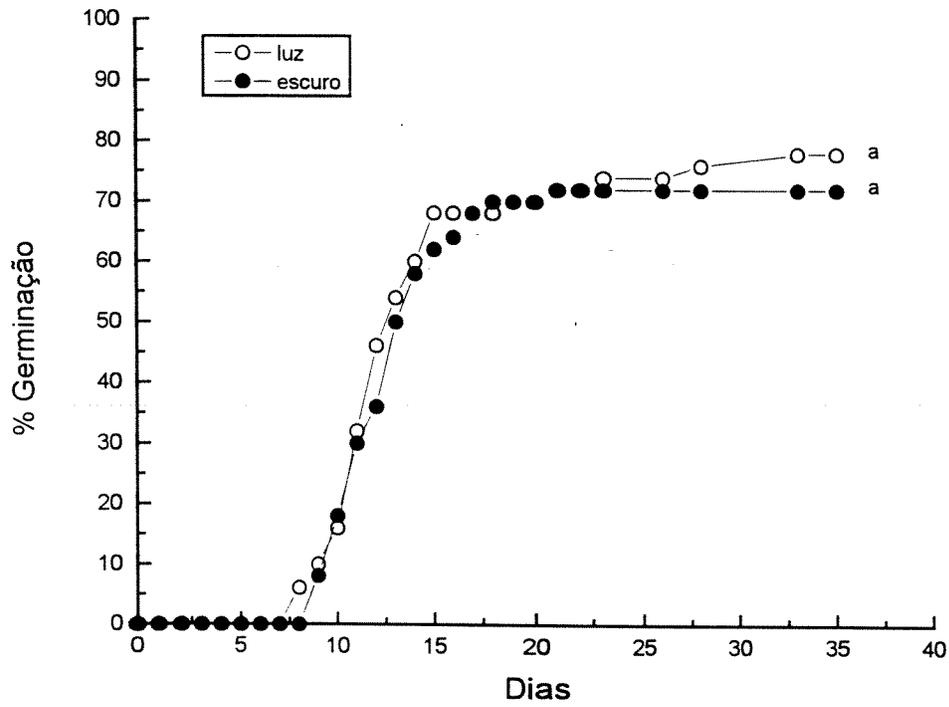


Figura 2.15 - Curvas de germinação de sementes de *Hymenaea courbaril* escarificadas mecanicamente sob condições de luz e escuro a 25°C.

3.4. Germinação de sementes e sobrevivência das plântulas em condições de campo

Sementes de todas as espécies estudadas, exceto *C. priscus* e *P. longifolium*, apresentaram porcentagens de germinação iguais estatisticamente na borda e interior da mata (Figs. 2.16A a 2.29A; Tabela 2.8). Em *C. priscus*, embora estatisticamente a germinação na borda tenha sido superior à do interior da mata, a germinação obtida nas duas condições foi extremamente baixa (Fig. 2.19A), o que torna tal diferença irrelevante. Sementes de *P. longifolium* não apresentaram germinação em nenhuma das condições.

No entanto, a sobrevivência das plântulas, na maioria dos casos, diferiu nas duas condições. Em *S. granuloso-leprosum* (Fig. 2.16B) e *T. micrantha* (Fig. 2.17B), a sobrevivência foi praticamente nula no interior da mata. Em *S. granuloso-leprosum*, pode-se observar que a curva de sobrevivência no interior seguiu o padrão da curva de perda de cotilédones, a qual ocorreu mais tardiamente em relação à borda (Fig. 2.16B). Já em *T. micrantha*, não foi possível verificar a perda de cotilédones no interior, uma vez que a morte das plântulas ocorreu antes que ela pudesse ser observada (Fig. 2.17B). Em *C. glazioui*, não foram observadas diferenças significativas entre sobrevivência na borda e no interior, uma vez que a mortalidade foi grande nas duas condições (Fig. 2.18B). Perda de cotilédones também foi mais tardia no interior da mata, sendo acompanhada por uma queda mais lenta da curva de sobrevivência (Fig. 2.18B). As poucas plântulas de *C. priscus* emergidas sobreviveram quase que totalmente na borda, enquanto que no interior a sobrevivência foi baixa. Os cotilédones foram mantidos nas plantas nas duas condições durante todo o período de avaliação (Fig. 2.19B). Em *B. forficata* subsp. *pruinosa* (Fig. 2.20B) e *S. macranthera* (Fig. 2.21B), a sobrevivência observada no interior da mata foi em torno de 50%, sendo que em *S. macranthera* não houve diferenças em relação à borda, mas em *B. forficata*

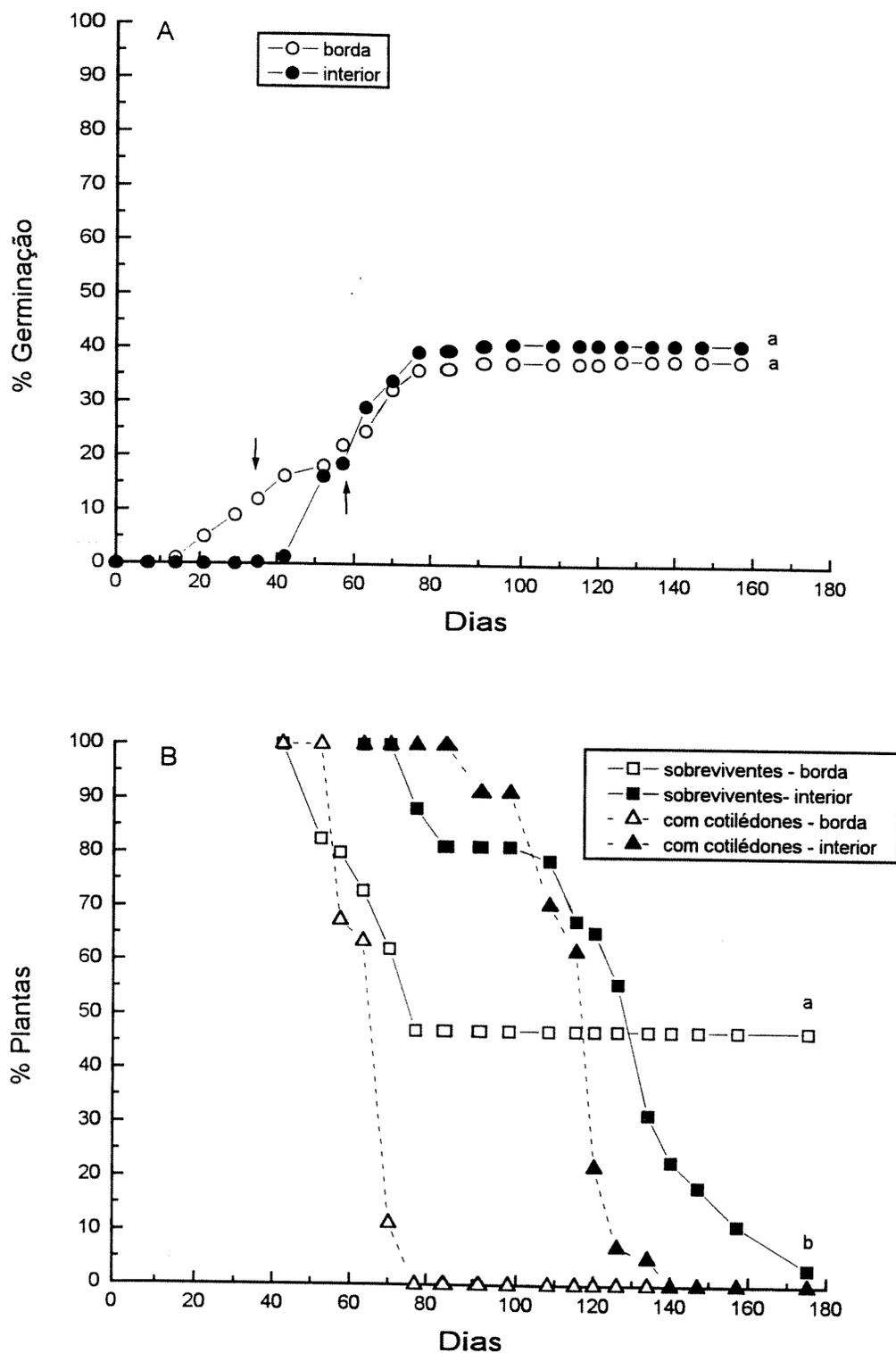


Figura 2.16 - A) Germinação de sementes e B) sobrevivência de plântulas de *Solanum granuloso-leprosum* em condições de borda e interior de mata. As setas indicam dia de transplante das plântulas germinadas em gerbox para terra para avaliação da sobrevivência. A legenda "com cotilédones" refere-se à porcentagem de plantas, dentre as sobreviventes, que apresentam 1 ou 2 cotilédones.

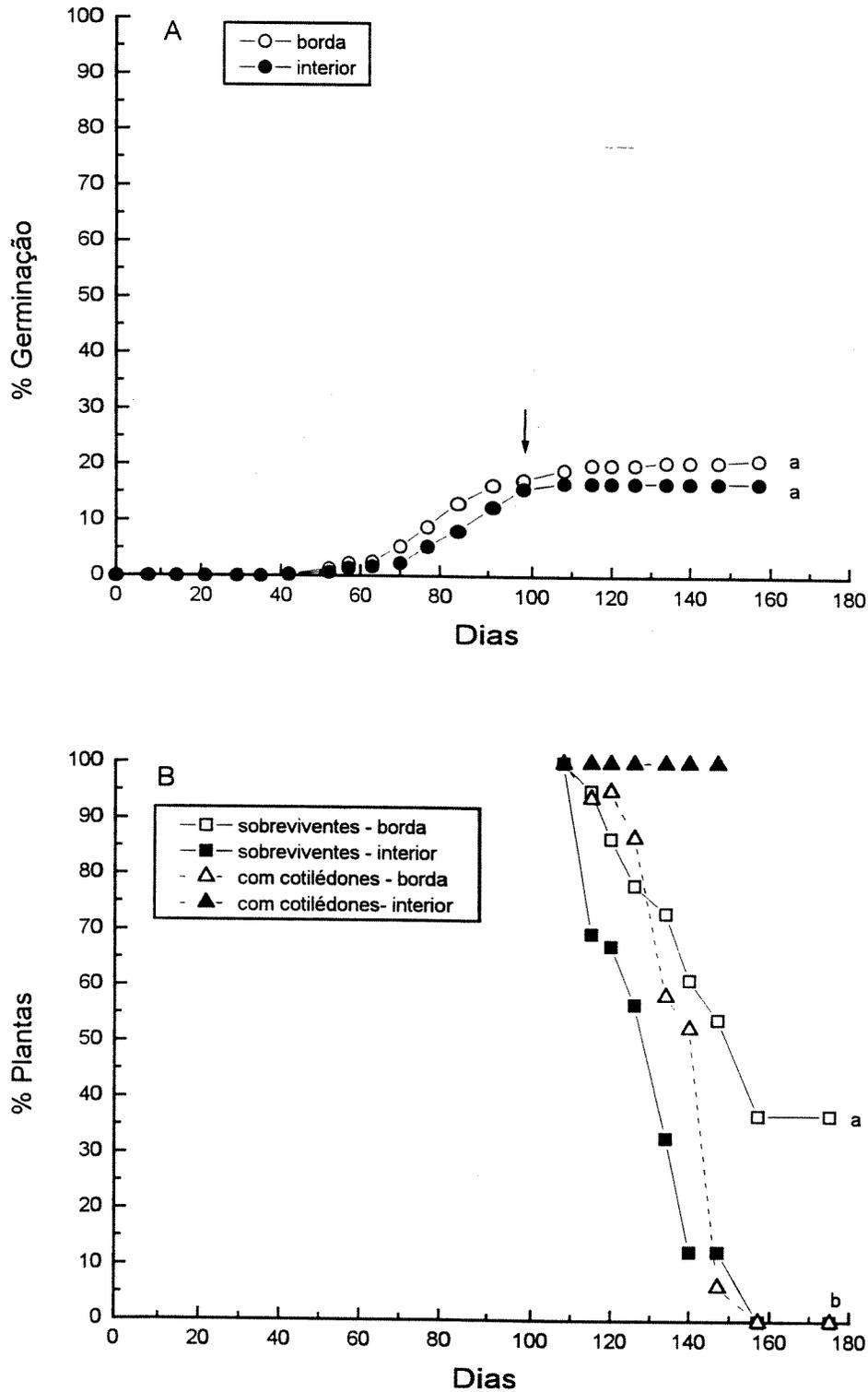


Figura 2.17 - A) Germinação de sementes e B) sobrevivência de plântulas de *Trema micrantha* em condições de borda e interior de mata. A seta indica o dia de transplante das plântulas germinadas em gerbox para terra para avaliação da sobrevivência. A legenda "com cotilédones" refere-se à porcentagem de plantas, dentre as sobreviventes, que apresentam 1 ou 2 cotilédones.

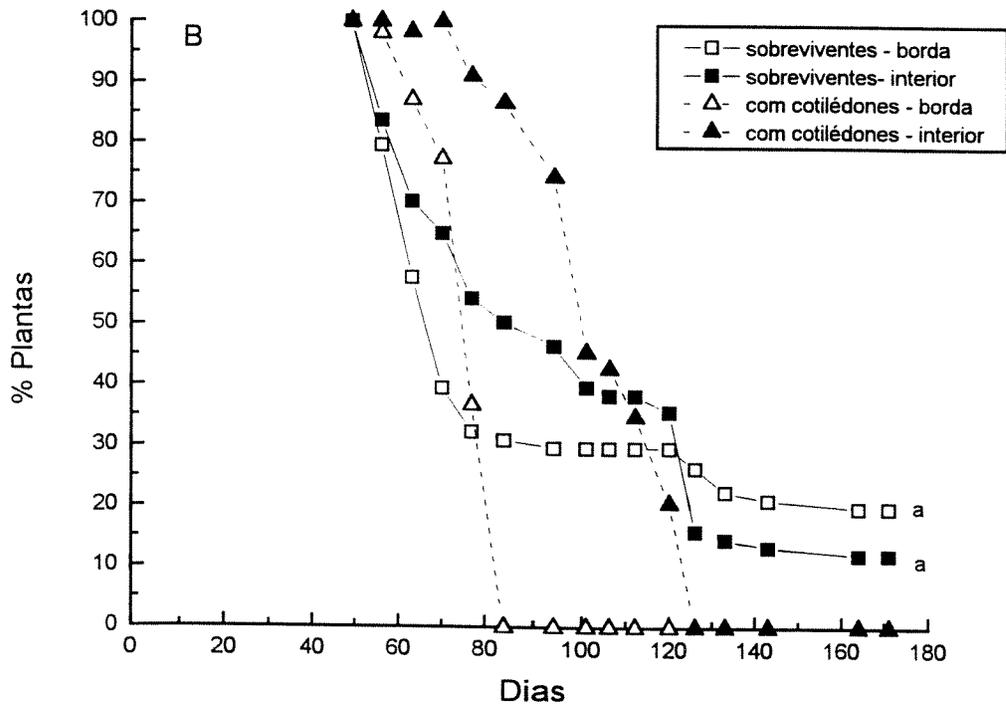
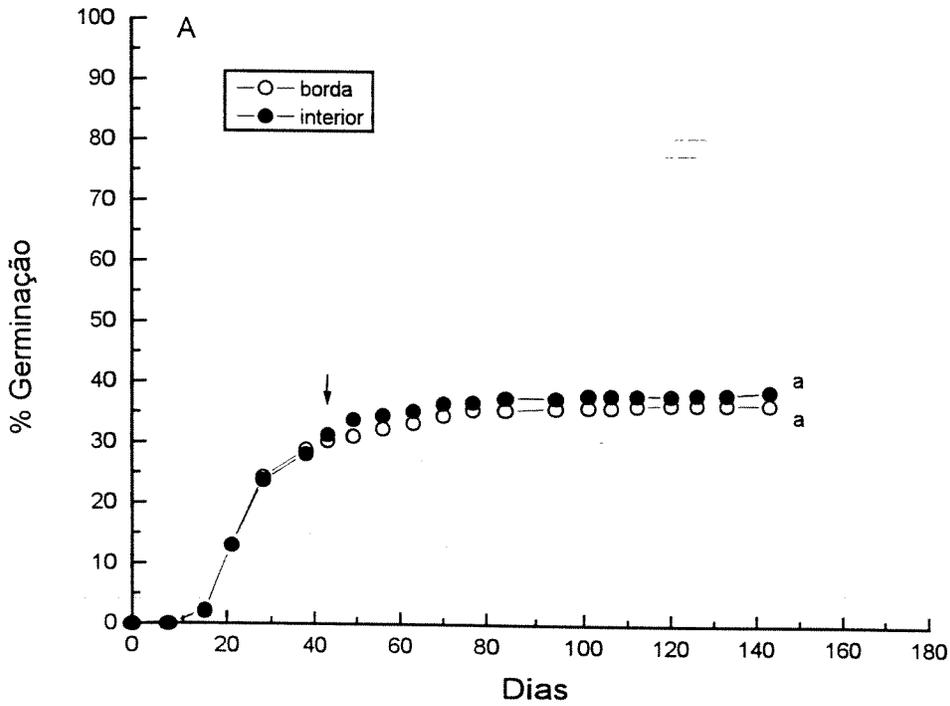


Figura 2.18 - A) Germinação de sementes e B) sobrevivência de plântulas de *Cecropia glazioui* em condições de borda e interior de mata. A seta indica o dia de transplante das plântulas germinadas em gerbox para terra para avaliação da sobrevivência. A legenda "com cotilédones" refere-se à porcentagem de plantas, dentre as sobreviventes, que apresentam 1 ou 2 cotilédones.

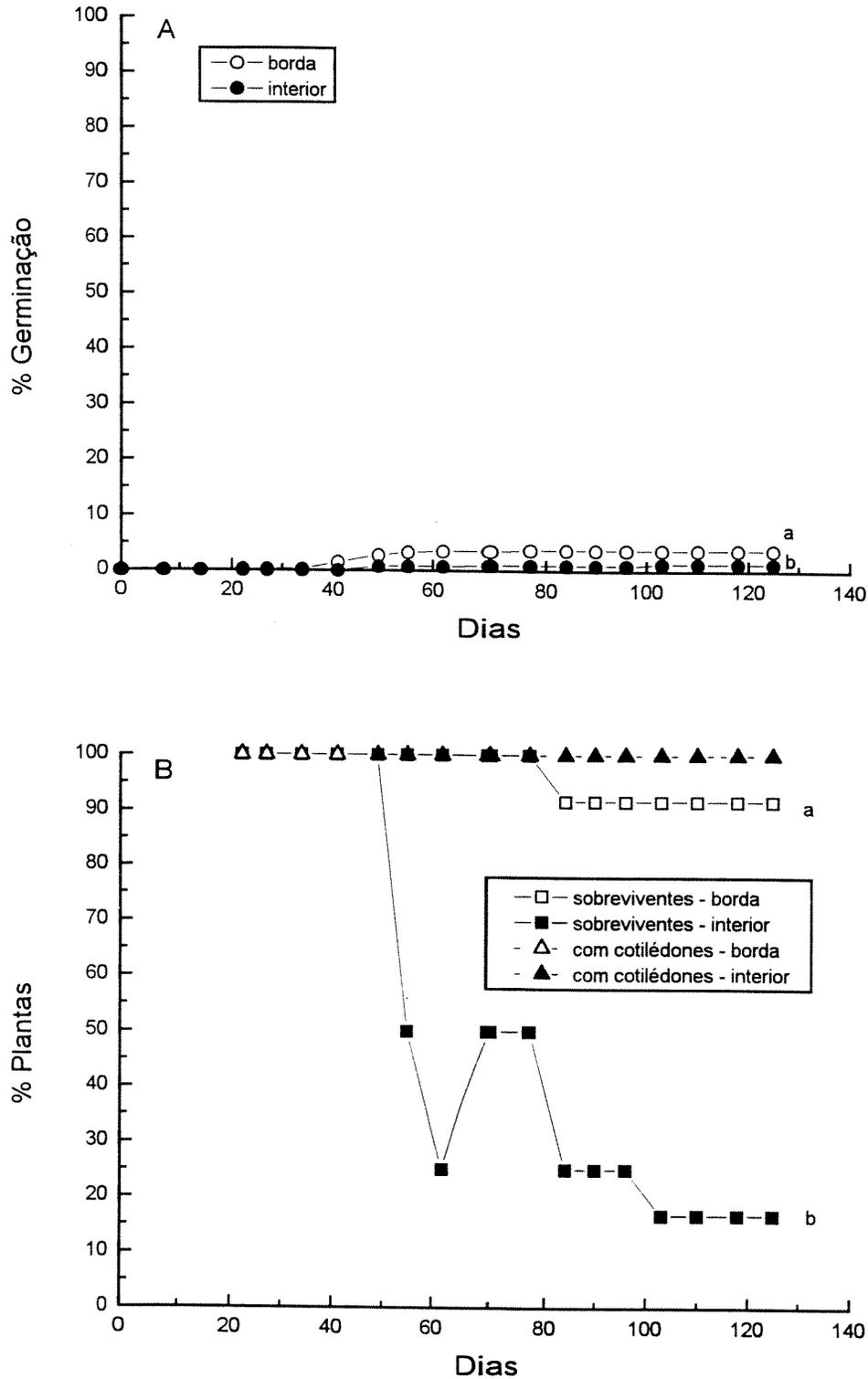


Figura 2.19 - A) Germinação de sementes e B) sobrevivência de plântulas de *Croton priscus* em condições de borda e interior de mata. A legenda "com cotilédones" refere-se à porcentagem de plantas, dentre as sobreviventes, que apresentam 1 ou 2 cotilédones.

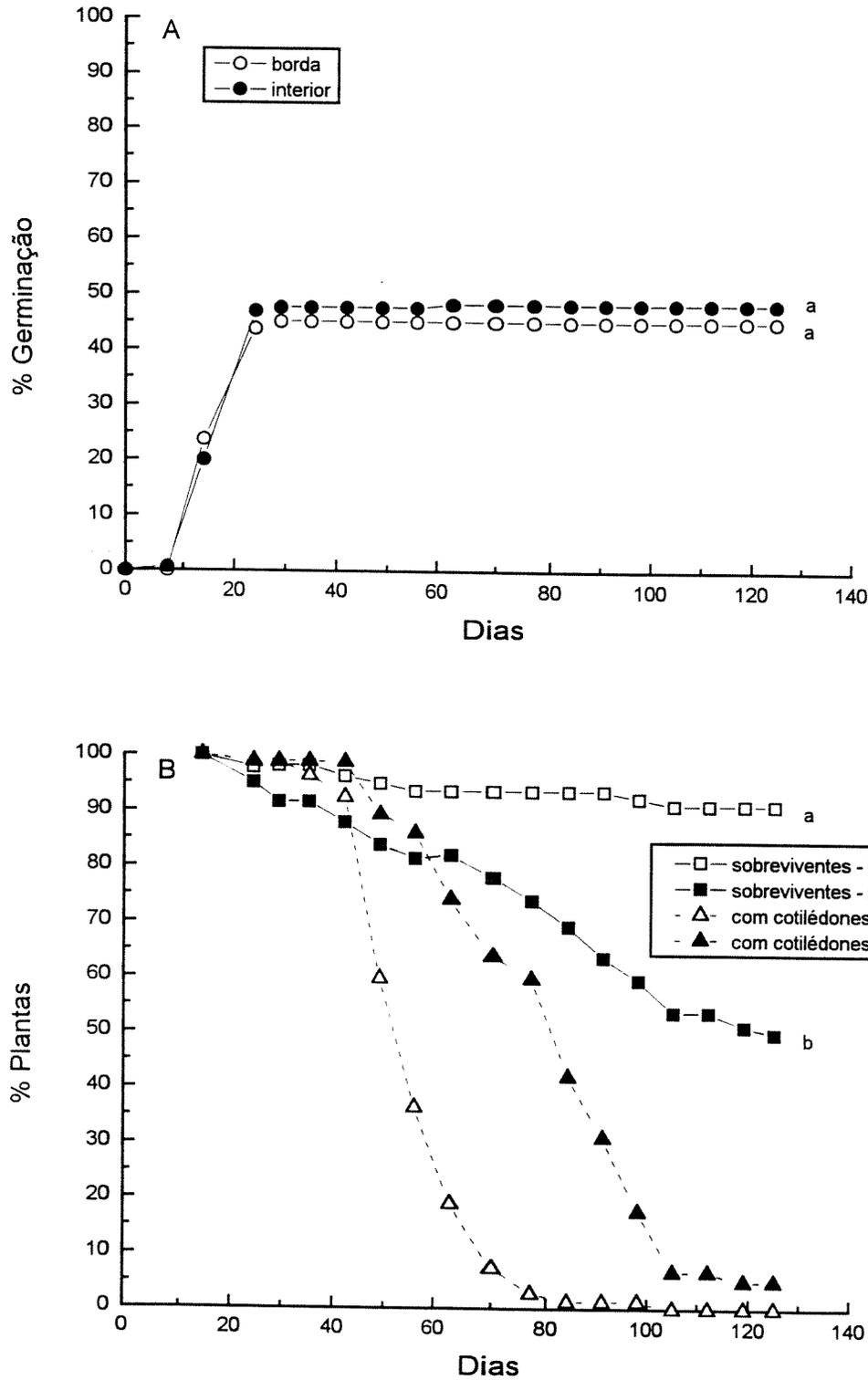


Figura 2.20 - A) Germinação de sementes e B) sobrevivência de plântulas de *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa* em condições de borda e interior de mata. A legenda "com cotilédones" refere-se à porcentagem de plantas, dentre as sobreviventes, que apresentam 1 ou 2 cotilédones.

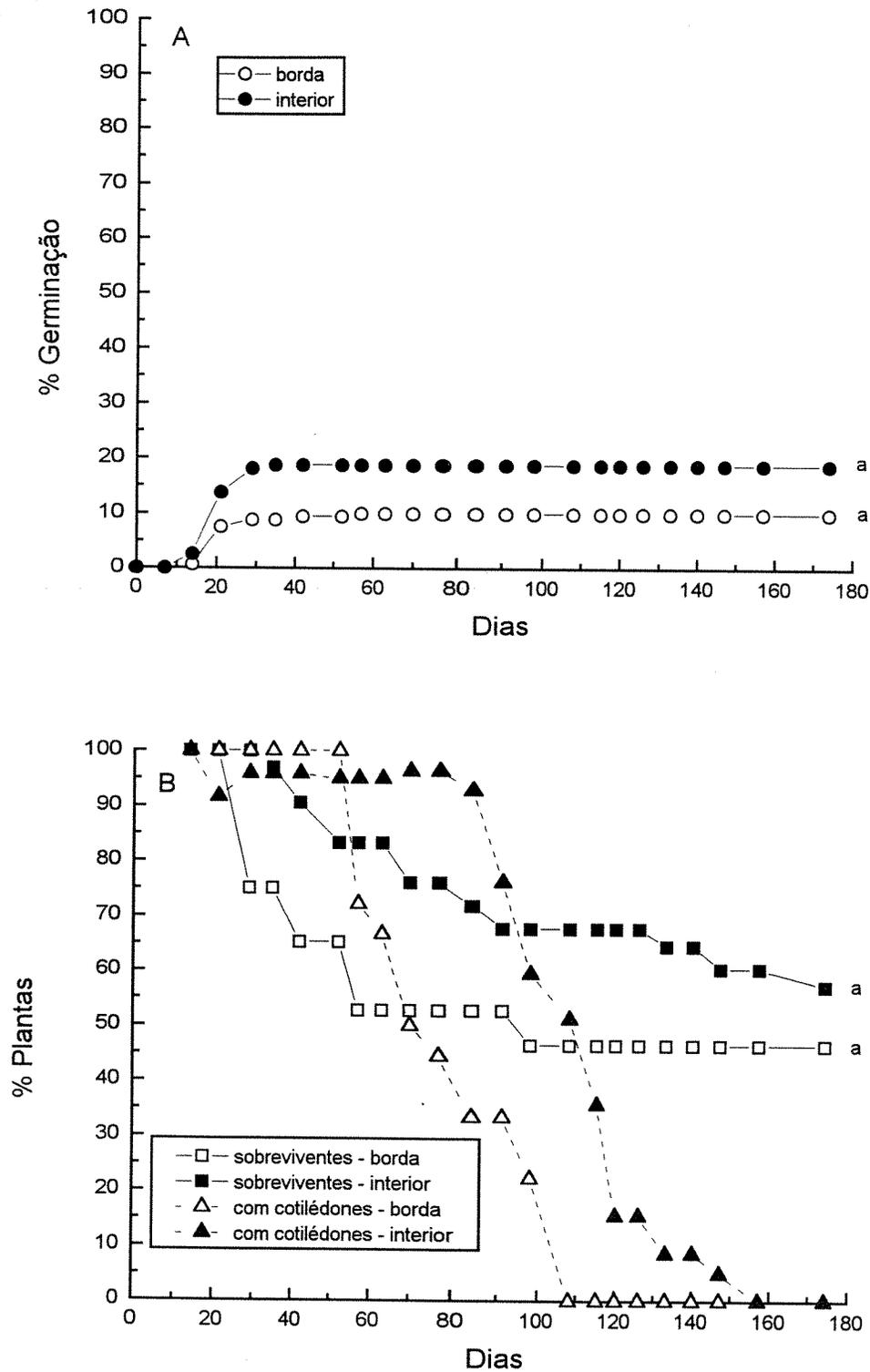


Figura 2.21 - A) Germinação de sementes e B) sobrevivência de plântulas de *Senna macranthera* em condições de borda e interior de mata. A legenda "com cotilédones" refere-se à porcentagem de plantas, dentre as sobreviventes, que apresentam 1 ou 2 cotilédones.

subsp. *pruinosa* foi significativamente inferior. Em ambos os casos, foi observada uma tendência de perda mais lenta dos cotilédones no interior. Plântulas de *S. parahyba* (Fig. 2.22B) e *P. gonoacantha* (Fig. 2.23B) não sobreviveram no interior da mata. Em *S. parahyba*, a perda de cotilédones ocorreu rapidamente e foi bastante semelhante nos dois ambientes (Fig. 2.22B). Em *P. gonoacantha*, também houve rápida perda de cotilédones e esta tendeu a ser mais rápida ainda no ambiente sombreado, precedendo a morte das plântulas (Fig. 2.23B). Em *P. grandiflorum*, apesar da sobrevivência final no interior da mata ter sido mais baixa que na borda, não houve diferenças estatisticamente significativas. As plântulas mantiveram seus cotilédones por um período grande de tempo, retardando levemente sua perda no ambiente sombreado (Fig. 2.24B). Em *C. speciosa*, a sobrevivência final na borda da mata foi alta, enquanto que, no interior, as plântulas não conseguiram se manter. Novamente, pode-se observar uma tendência de perda mais lenta dos cotilédones no ambiente sombreado (Fig. 2.25B). *F. guaranitica* apresentou baixa taxa de sobrevivência na borda, embora esta tenha sido estatisticamente superior à sobrevivência nula do interior. Neste caso, a sobrevivência acompanhou a curva de perda de cotilédones (Fig. 2.26B).

E. leiocarpa apresentou sobrevivência final de cerca de 50% no interior da mata e acima de 90% na borda, sendo os valores estatisticamente diferentes. As curvas de perda de cotilédones foram semelhantes, levemente retardadas no interior sombreado (Fig. 2.27B). *M. peruiiferum* apresentou 100% de sobrevivência nos dois ambientes (Fig. 2.28B). Neste caso, não foi possível acompanhar perda de cotilédones, pois esta espécie apresenta germinação hipógea. Em *H. courbaril*, as porcentagens finais de sobrevivência, embora baixas, não diferiram nos dois ambientes e as curvas de perda de cotilédones foram semelhantes entre si (Fig. 2.29B).

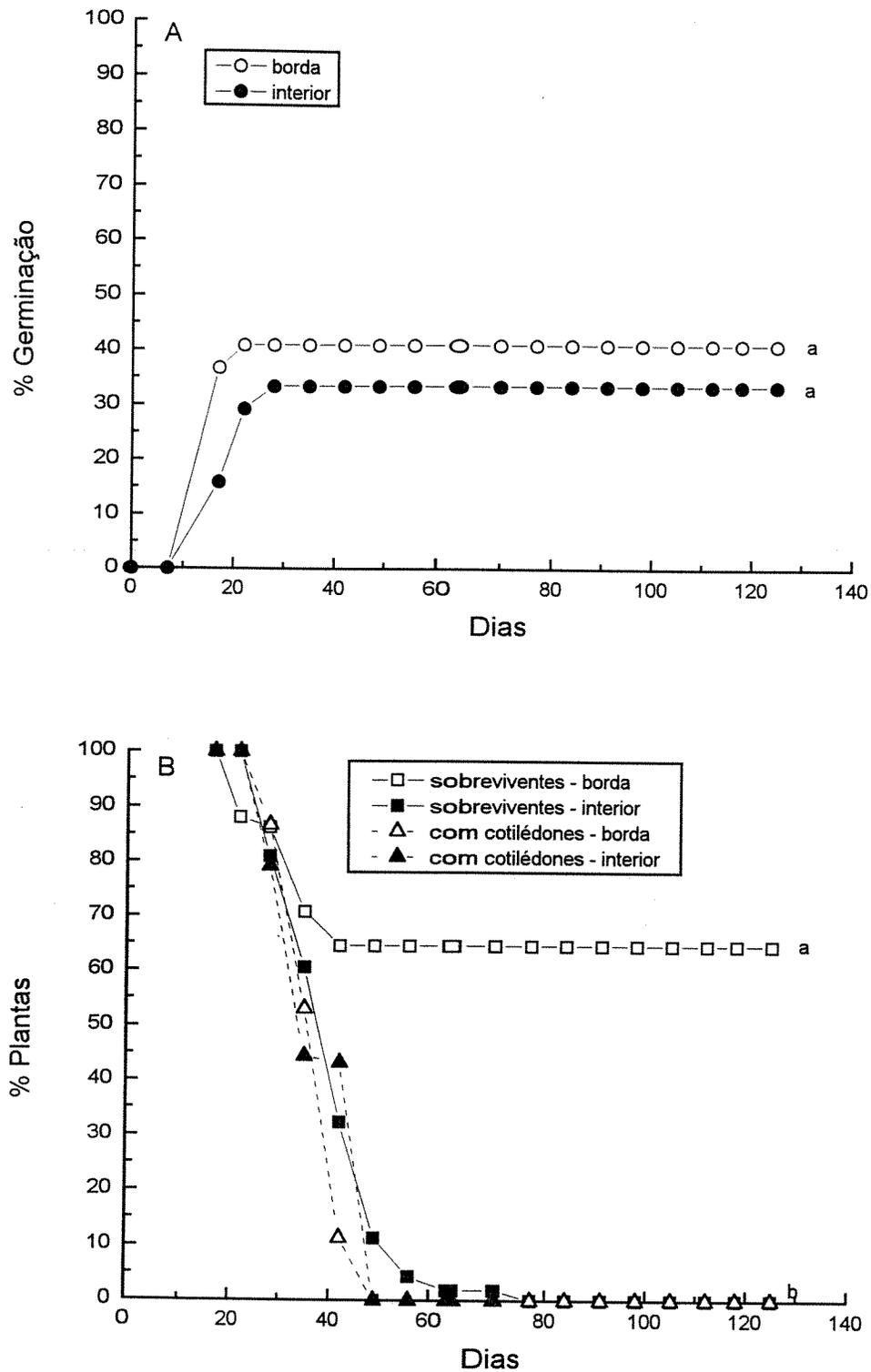


Figura 2.22 - A) Germinação de sementes e B) sobrevivência de plântulas de *Schizolobium parahyba* em condições de borda e interior de mata. A legenda "com cotilédones" refere-se à porcentagem de plantas, dentre as sobreviventes, que apresentam 1 ou 2 cotilédones.

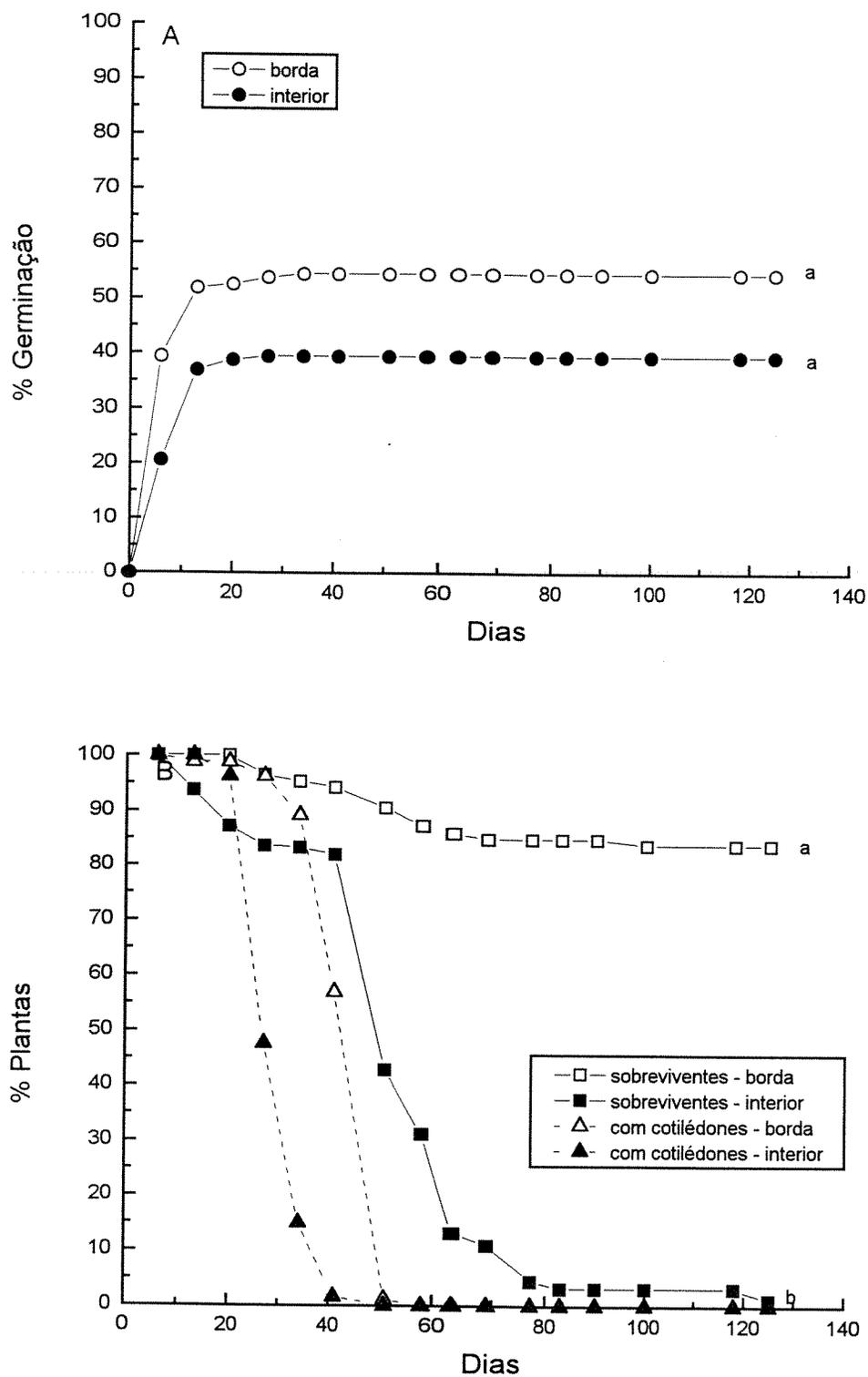


Figura 2.23 - A) Germinação de sementes e B) sobrevivência de plântulas de *Piptadenia gonoacantha* em condições de borda e interior de mata. A legenda "com cotilédones" refere-se à porcentagem de plantas, dentre as sobreviventes, que apresentam 1 ou 2 cotilédones.

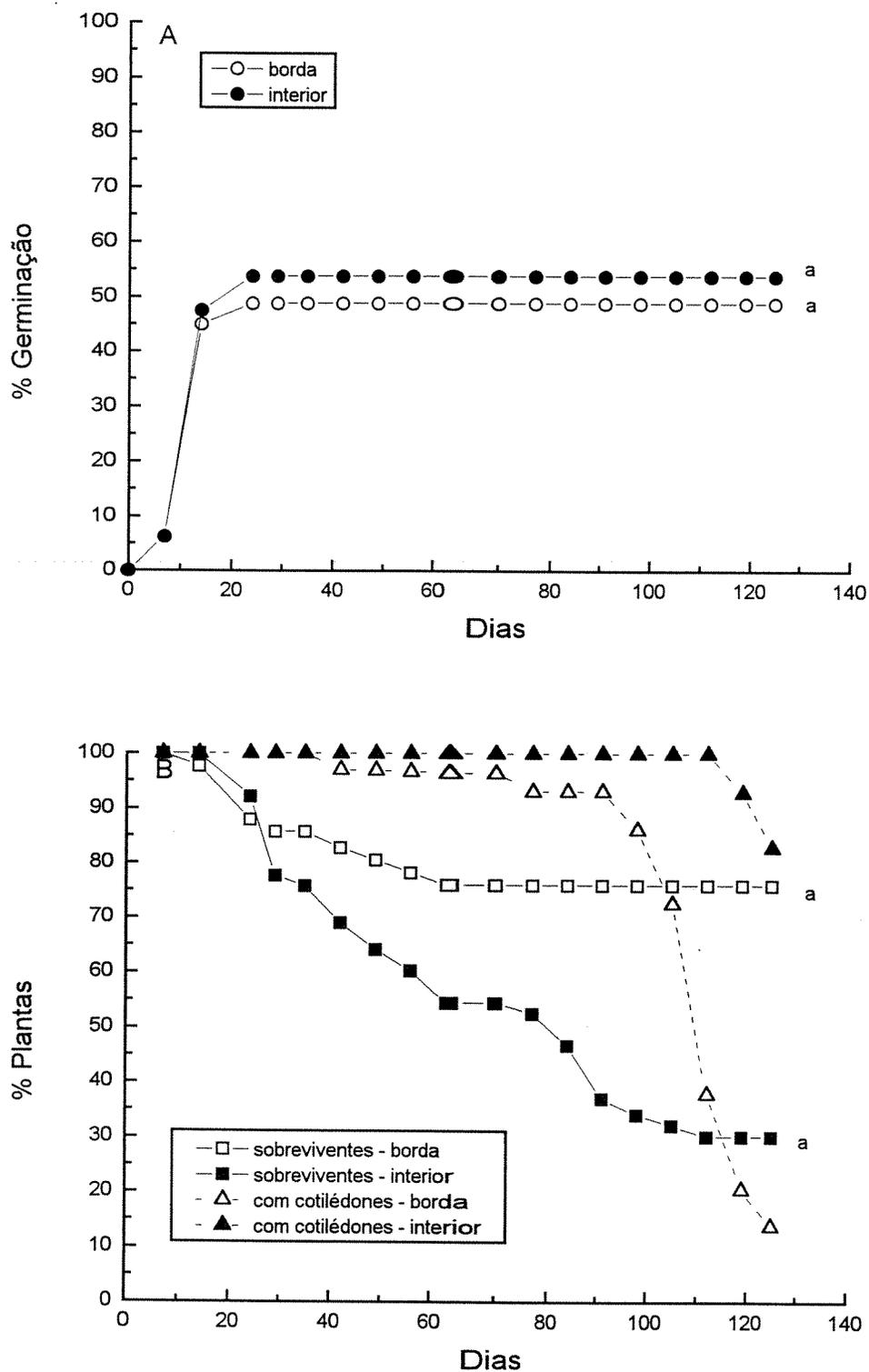


Figura 2.24 - A) Germinação de sementes e B) sobrevivência de plântulas de *Pseudobombax grandiflorum* em condições de borda e interior de mata. A legenda "com cotilédones" refere-se à porcentagem de plantas, dentre as sobreviventes, que apresentam 1 ou 2 cotilédones.

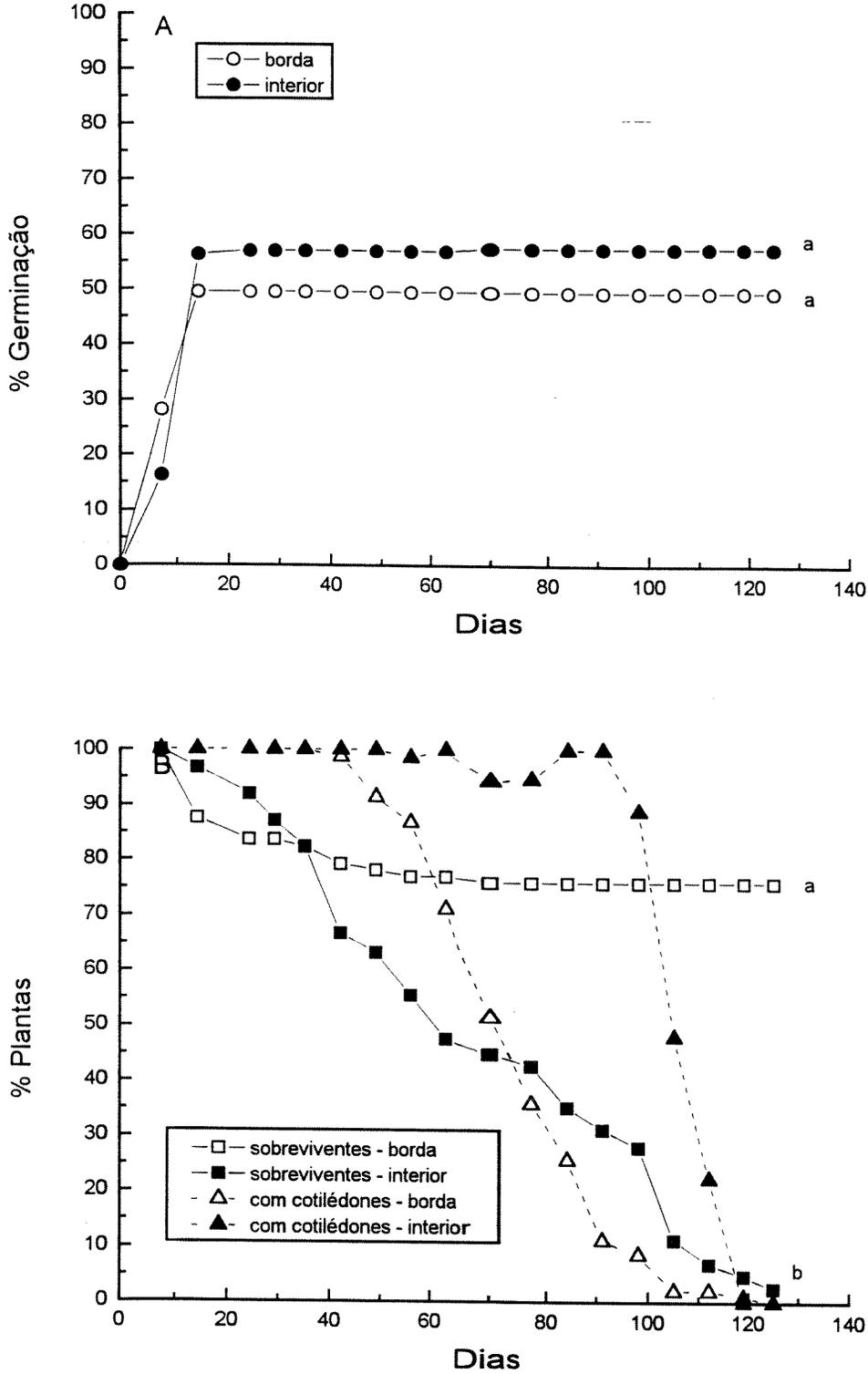


Figura 2.25 - A) Germinação de sementes e B) sobrevivência de plântulas de *Chorisia speciosa* em condições de borda e interior de mata. A legenda "com cotilédones" refere-se à porcentagem de plantas, dentre as sobreviventes, que apresentam 1 ou 2 cotilédones.

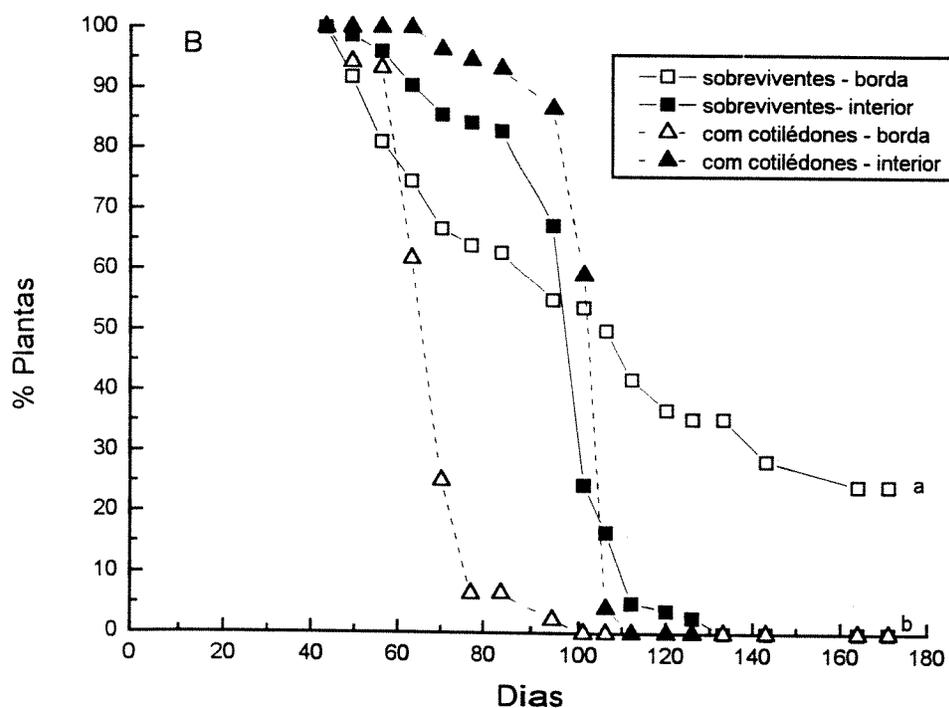
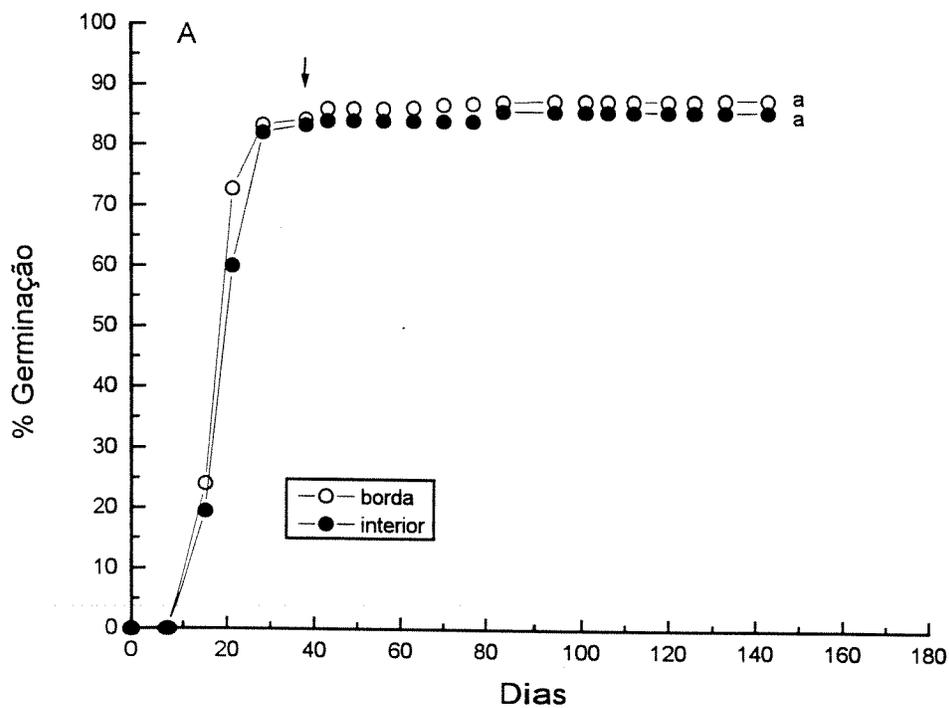


Figura 2.26 - A) Germinação de sementes e B) sobrevivência de plântulas de *Ficus guaranitica* em condições de borda e interior de mata. A seta indica o dia de transplante das plântulas germinadas em gerbox para terra para avaliação da sobrevivência. A legenda "com cotilédones" refere-se à porcentagem de plantas, dentre as sobreviventes, que apresentam 1 ou 2 cotilédones.

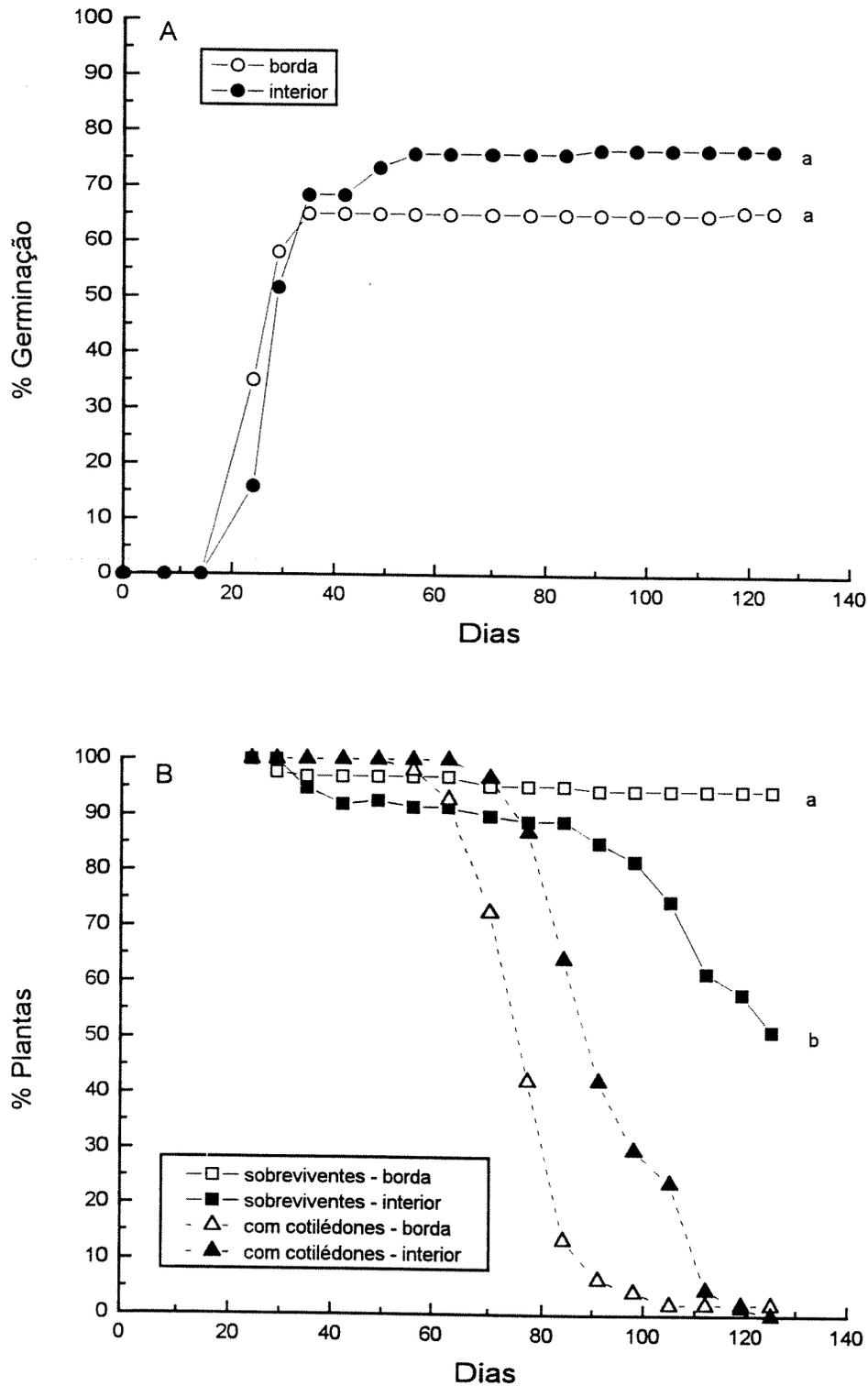


Figura 2.27 - A) Germinação de sementes e B) sobrevivência de plântulas de *Esenbeckia leiocarpa* em condições de borda e interior de mata. A legenda "com cotilédones" refere-se à porcentagem de plantas, dentre as sobreviventes, que apresentam 1 ou 2 cotilédones.

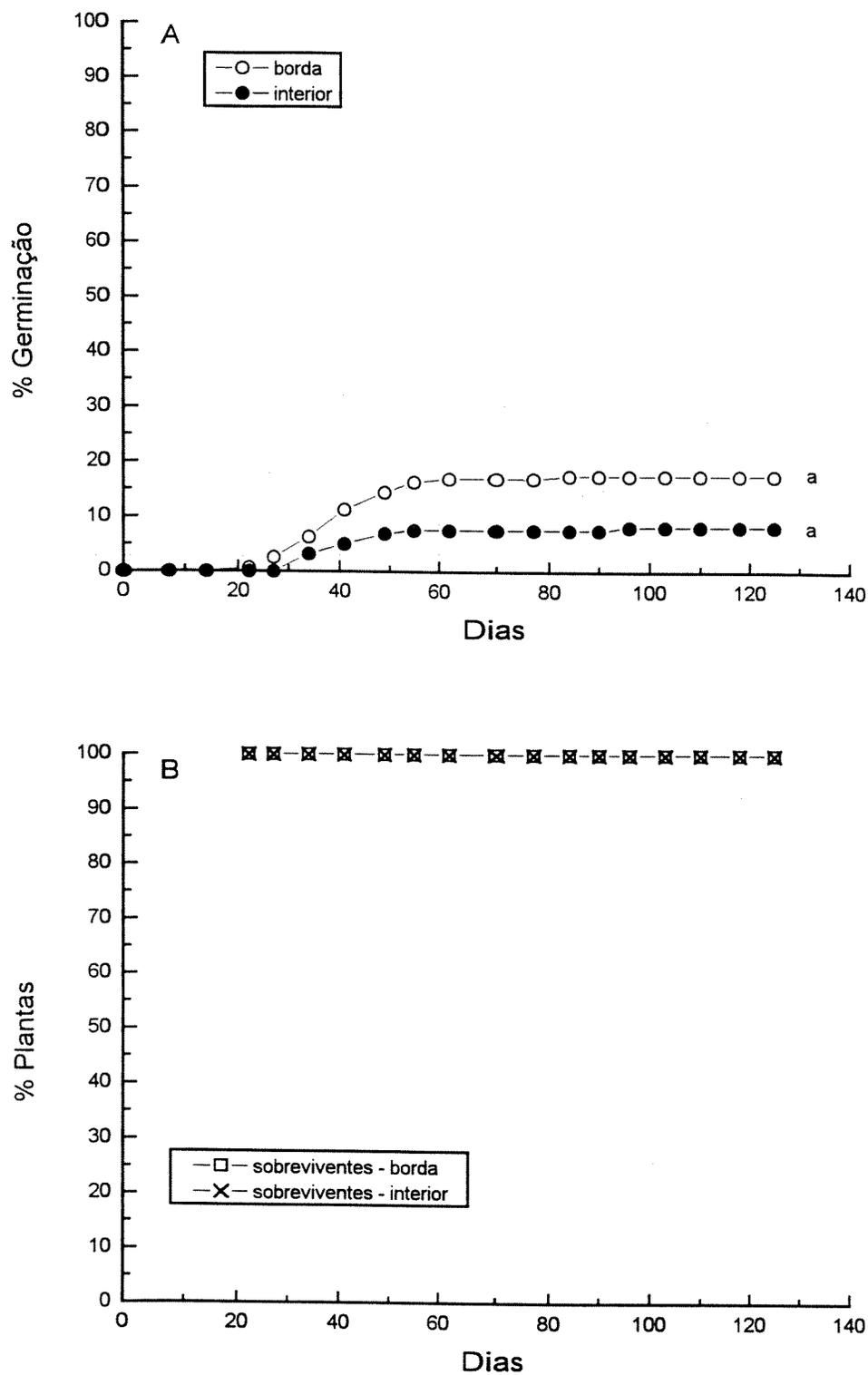


Figura 2.28 - A) Germinação de sementes e B) sobrevivência de plântulas de *Myroxylon peruiferum* em condições de borda e interior de mata.

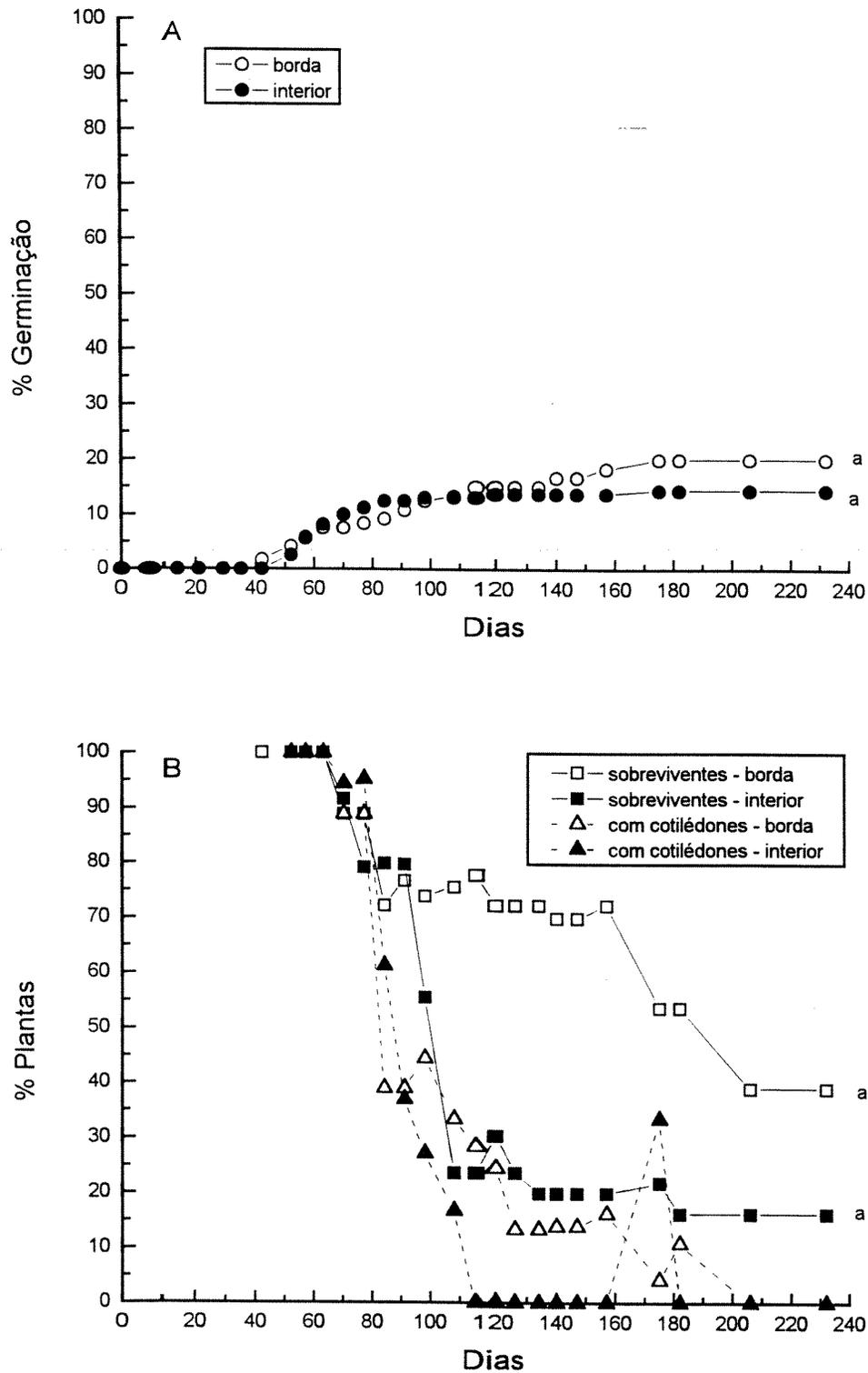


Figura 2.29 - A) Germinação de sementes e B) sobrevivência de plântulas de *Hymenaea courbaril* em condições de borda e interior de mata. A legenda "com cotilédones" refere-se à porcentagem de plantas, dentre as sobreviventes, que apresentam 1 ou 2 cotilédones.

A Tabela 2.7 apresenta os tempos médios para perda dos cotilédones das plântulas das diferentes espécies em ambientes de borda e interior da mata. Conforme já ressaltado, pode-se observar, na maioria dos casos, uma tendência, embora nem sempre significativa, de perda de cotilédones mais lenta no ambiente sombreado, sendo exceções as espécies *S. parahyba*, *P. gonoacantha* e *H. courbaril*.

A Tabela 2.8 apresenta o resumo das porcentagens finais de germinação em condições de laboratório e de campo. É possível verificar que as espécies que necessitaram de luz para a germinação sob condições controladas, como *S. granuloso-leprosum*, *C. glazioui* e *F. guaranitica*, não tiveram sua germinação inibida no interior da mata em relação à borda.

A Figura 2.30 mostra a existência de correlações significativas entre a porcentagem final de sobrevivência das plântulas e o tamanho ou a massa das sementes das diversas espécies estudadas tanto no ambiente de borda quanto no de interior de mata. Os dados de *S. parahyba* e *H. courbaril* foram desconsiderados na verificação das correlações. Conforme apresentado anteriormente, os valores de tamanho e massa das sementes destas espécies diferem muito do padrão geral (Tabela 2.1), de modo que, quando inclusos nas análises, mascaram a tendência dos demais valores, tornando as correlações não significativas (tamanho x sobrevivência: $r = 0,26$ e $r = 0,09$ para borda e interior de mata, respectivamente; massa x sobrevivência: $r = -0,19$ e $r = -0,12$ para borda e interior de mata, respectivamente).

Tabela 2.7 - Tempo médio para a perda de cotilédones das plântulas das várias espécies arbóreas estudadas sobreviventes na borda e interior da mata.

Espécies	$\bar{t} (\pm \text{sd})$ (dias)	
	Borda	Interior
<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	63,5 ($\pm 6,7$)	112,7 ($\pm 10,7$)
<i>Trema micrantha</i>	135,8 ($\pm 9,0$)	-
<i>Cecropia glazioui</i>	75,3 ($\pm 8,8$)	97,8 ($\pm 15,5$)
<i>Croton priscus</i>	-	-
<i>Bauhinia forficata</i> subsp. <i>pruinosa</i>	55,6 ($\pm 10,6$)	72,7 ($\pm 18,2$)
<i>Senna macranthera</i>	77,8 ($\pm 18,6$)	107,8 ($\pm 26,7$)
<i>Schizolobium parahyba</i>	38,2 ($\pm 6,3$)	32,5 ($\pm 3,5$)
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	45,3 ($\pm 7,5$)	31,0 ($\pm 5,4$)
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	108,0 ($\pm 17,0$)	122,0 ($\pm 4,2$)
<i>Chorisia speciosa</i>	80,5 ($\pm 18,7$)	87,0 ($\pm 21,3$)
<i>Ficus guaranitica</i>	66,5 ($\pm 7,3$)	91,1 ($\pm 12,7$)
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	78,3 ($\pm 9,0$)	87,3 ($\pm 8,6$)
<i>Pachystroma longifolium</i>	-	-
<i>Myroxylon peruiferum</i>	-	-
<i>Hymenaea courbaril</i>	105,1 ($\pm 25,5$)	91,3 ($\pm 14,0$)

Tabela 2.8 - Resumo das porcentagens finais de germinação das sementes das várias espécies arbóreas estudadas obtidas em condições de laboratório e de campo.

Espécies	% Germinação			
	Laboratório		Campo	
	Luz	Escuro	Borda	Interior
<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	4,8a	0,0b	38,0a	41,0a
<i>Trema micrantha</i>	2,5a	0,0b	21,0a	16,7a
<i>Cecropia glazioui</i>	84,0a	0,0b	36,5a	38,8a
<i>Croton priscus</i>	2,5a	7,5a	3,8a	1,3b
<i>Bauhinia forficata</i> subsp. <i>pruinosa</i>	78,0a ^(*)	79,0a ^(*)	45,0a ^(*)	48,1a ^(*)
<i>Senna macranthera</i>	84,0a ^(*)	78,0a ^(*)	10,0a ^(*)	18,8a ^(*)
<i>Schizolobium parahyba</i>	65,0a ^(*)	65,0a ^(*)	40,8a ^(*)	33,3a ^(*)
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	90,0a	90,5a	54,4a	39,4a
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	57,0a	40,0a	48,8a	53,8a
<i>Chorisia speciosa</i>	74,0a	70,0a	49,4a	57,5a
<i>Ficus guaranitica</i>	86,0a	4,0b	87,8a	85,8a
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	93,0a	88,0a	65,6a	76,7a
<i>Pachystroma longifolium</i>	60,0a	57,5a	-	-
<i>Myroxylon peruiferum</i>	72,0a	67,0a	17,5a	8,1a
<i>Hymenaea courbaril</i>	78,0a ^(*)	72,0a ^(*)	20,0a	14,4a

Comparação através das letras separadamente entre os tratamentos de luz e escuro e entre os tratamentos de borda e interior.

(*) Sementes escarificadas mecanicamente.

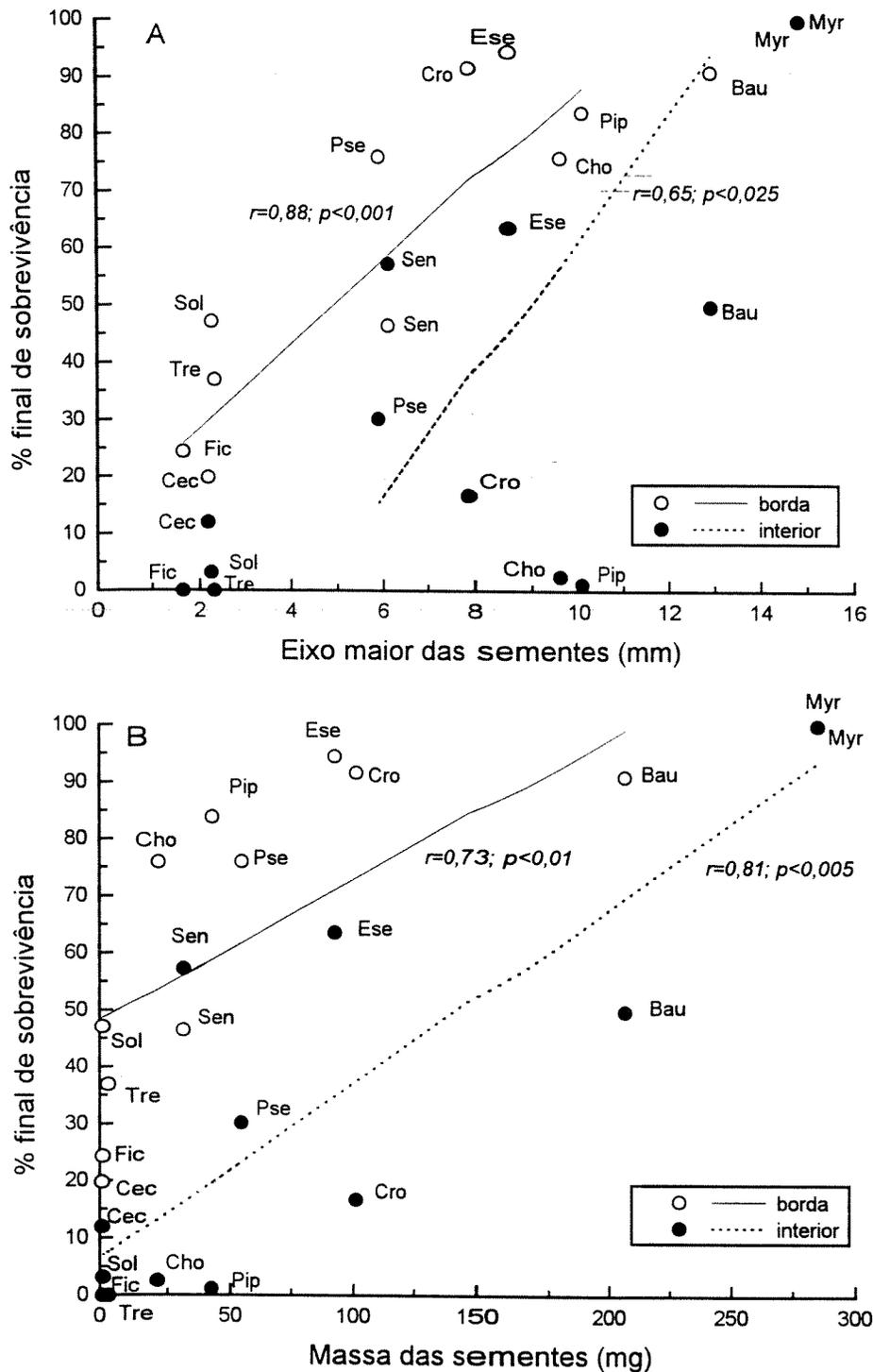


Figura 2.30 - Correlação entre A) tamanho e B) massa das sementes e sobrevivência das plântulas das diversas espécies estudadas na borda e no interior da mata. Foram desprezados os valores obtidos para *S. parahyba* e *H. courbaril*. (Sol= *Solanum granuloso-leprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glazioui*, Cro= *Croton salutaris*, Sen= *Senna macranthera*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Pip= *Piptadenia gonoacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Myr= *Myroxylon peruiferum*).

4. DISCUSSÃO

Espécies de florestas tropicais produzem sementes que mostram uma grande variabilidade em relação a tamanho, peso e conteúdo hídrico, entre outras características (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1993). Grande variação de tamanho e massa das espécies estudadas foi observado. Embora o número de espécies estudadas neste trabalho tenha sido pequeno, isto parece ir de encontro com observações de outros estudos em formações vegetais, tanto tropicais quanto temperadas, que mostraram variação de tamanho das sementes por mais de 5 ou 6 ordens de magnitude (FOSTER, 1986; LEISHMAN *et al.*, 1995). As espécies pioneiras, como *S. granuloso-leprosum*, *T. micrantha* e *C. glazioui*, apresentaram os menores valores, enquanto o maior valor foi apresentado por *H. courbaril*, espécie considerada clímax, concordando com a idéia geral de que espécies pioneiras tendem a apresentar sementes menores do que as espécies tardias (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1984; SWAINE & WHITMORE, 1988). No entanto, uma série de valores intermediários foram observados, não tendo sido possível verificar nenhuma tendência do aumento de tamanho com aumento do estágio sucessional das espécies, inclusive com uma espécie inicial, *S. parahyba*, apresentando o segundo maior valor. Uma fraca correlação entre tamanho de sementes e um índice de estágio sucessional das espécies foi observado por OSUNKOYA *et al.* (1994). Segundo os autores, esta baixa correlação, em seu estudo, indica que, embora seja verdadeiro que a maioria das espécies intolerantes à sombra tende a ter pequenas sementes, existem exceções. O inverso também pode ser verdadeiro, de modo que nem todas as espécies que se regeneram na sombra apresentam sementes grandes.

Com relação ao teor de umidade, grande variação também foi observada, sem nenhuma tendência correlacionada com o estágio sucessional, embora seja generalizado que espécies tardias apresentem maiores conteúdos hídricos que as espécies iniciais (GÓMEZ-POMPA & VÁZQUEZ-YANES, 1974) e tal fato tenha sido constatado por RAO & SINGH (1989). Apesar das observações que muitas espécies arbóreas tropicais têm alto conteúdo hídrico, na faixa de 35% a 65% ou mais (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1993), nenhuma das espécies estudadas apresentou teor de umidade acima de 25%.

Com relação à sensibilidade à luz, apenas as sementes de menor tamanho - *S. granuloso-leprosum*, *C. glazioui* e *F. guaranitica* - apresentaram fotoblastismo positivo. A ocorrência de tal sensibilidade nas sementes pequenas de *T. micrantha* não pode ser conclusivamente demonstrada, devido à dificuldade em se obter porcentagens significativas de germinação. MATTHES (1992) obteve altas porcentagens de germinação desta espécie em regime de temperaturas alternadas, tanto sob condições de luz quanto de escuro, o que, entretanto, não coincide com os dados obtidos por VÁZQUEZ-YANES (1976 apud MATTHES, 1992), permanecendo a dúvida sobre a resposta destas sementes em relação à luz. Necessidade de luz para promoção da germinação em sementes pequenas é esperada, uma vez que estas sementes, possuindo reservas menores, produzem plântulas que devem se tornar inteiramente dependentes da fotossíntese em um estágio muito precoce (SILVERTOWN, 1980). Parece, deste modo, ser verdadeiro que espécies de estágios iniciais de sucessão apresentam sensibilidade à luz para a germinação quando as sementes são pequenas, o que, entretanto, parece não se aplicar para as sementes de espécies iniciais com sementes de maior tamanho, que não apresentaram resposta fotoblástica neste estudo. Muitas espécies do gênero *Ficus*, assim como *F. guaranitica*, apresentam sementes pequenas com

fotoblastismo positivo (RAMÍREZ, 1976; GALIL & MEIRI, 1981; TITUS *et al.*, 1990), ambas consideradas características de espécies de estádios iniciais de sucessão. No entanto, há controvérsias quanto à classificação sucessional destas espécies. Somente estudos e observações adicionais podem esclarecer se o comportamento de *Ficus* é uma exceção entre as espécies tardias ou se reflete o fato de serem espécies iniciais de sucessão.

Com relação a outros mecanismos de dormência de sementes que não relacionados à luz, estes ocorrem de modo mais freqüente nas espécies iniciais estudadas em comparação com as tardias. *S. granuloso-leprosum*, *T. micrantha* e *C. priscus* apresentaram porcentagens muito baixas de germinação nas condições-padrão utilizadas em laboratório. *S. granuloso-leprosum* apenas apresentou alguma germinação significativa quando as sementes foram tratadas com GA₃, indicando talvez que a não germinação seja devido a um balanço endógeno inadequado de hormônios (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1993). Germinação parcial destas sementes também ocorreu quando as sementes foram mantidas em casa de vegetação e, neste caso, alternâncias de temperatura podem ter tido efeito na estimulação da germinação. A perda de sensibilidade à luz, neste caso, pode ter sido devido às flutuações de temperatura (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1993). Germinação parcial de sementes de *T. micrantha* foi obtida apenas em um experimento em casa de vegetação, em que temperaturas alternadas ou extremas possam talvez ter tido um papel na estimulação da germinação. GARWOOD (1983) também obteve baixas porcentagens de germinação - 10% - para esta espécie. Sementes de *B. forficata* subsp. *pruinosa*, *S. macranthera* e *S. parahyba* - também de estádios iniciais de sucessão - apresentaram tegumento duro que inibiu ou atrasou a germinação por interferir com a embebição das sementes. Enquanto que, em *S. parahyba*, a escarificação artificial do tegumento foi um

requisito necessário para a promoção da germinação, nas outras duas espécies, ocorreu apenas um atraso da germinação em sementes intactas, que atingiram porcentagens máximas de germinação após um longo período de tempo. Este tipo de comportamento leva a uma germinação heterogênea dentro de uma mesma coorte de sementes, o que produz um fluxo de germinação que pode durar semanas ou meses (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1993) e é uma característica comum para espécies colonizadoras de clareiras (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1984). *Macaranga peltata*, uma espécie tropical secundária inicial, é exemplo onde tal comportamento ocorre (CHANDRASHEKARA & RAMAKRISHNAN, 1993). Já para espécies de estádios mais avançados de sucessão, dormência só ocorreu em sementes de *H. courbaril*, confirmando que mecanismos de dormência parecem ser mais comuns para espécies de estádios iniciais (BAZZAZ & PICKET, 1980), embora os resultados de NG (1978) não suportem esta idéia.

De todas as espécies estudadas, apenas *M. peruiferum* apresentou germinação hipógea, característica mais comum entre espécies tolerantes à sombra (BAZZAZ, 1979; BAZZAZ & PICKET, 1980), com cotilédones tendo estritamente a função de reserva (MARSHALL & KOSLOWSKI, 1974). Cabe ainda ressaltar a pequena longevidade constatada para sementes de *P. longifolium*, que foram incapazes de germinar após 2 meses de armazenamento. Embora não estudadas em detalhe, as sementes desta espécie parecem ter comportamento de sementes recalcitrantes, não tolerando perda do teor de umidade (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1994). Viabilidade curta é também considerada característica de espécies primárias tolerantes à sombra (BAZZAZ & PICKET, 1980).

A despeito da ocorrência de fotoblastismo positivo em algumas das espécies, todas as espécies estudadas nos experimentos de campo germinaram igualmente bem tanto na borda quanto no interior sombreado da mata, onde baixas razões V/VE predominam. Muitas espécies fotoblásticas positivas não são capazes de germinar no interior da floresta (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1982; 1987) e, inclusive, estudo anterior com *C. glazioui* mostrou que esta espécie não apresentou germinação sob dossel vegetal (VÁLIO & JOLY, 1979). No entanto, tem também sido mostrado que a germinação parcial de sementes sensíveis à luz pode ocorrer no sub-bosque em função da variação da razão V/VE da radiação difusa do ambiente sombreado (OROZCO-SEGOVIA *et al.*, 1993) ou em função de “sunflecks” fornecendo períodos de radiação com razões V/VE aumentadas (OROZCO-SEGOVIA & VÁZQUEZ-YANES, 1989). Algumas sementes que não germinam no escuro podem ainda fazê-lo sob baixa razão V/VE (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1993). Portanto, nas espécies estudadas, é provável que, ou as razões V/VE predominantes no local de montagem dos experimentos no interior da mata, embora reduzidas em relação aos valores da radiação plena, tenham sido suficientes para desencadear a germinação, ou que “sunflecks” com razões V/VE semelhantes às da radiação não filtrada tenham proporcionado o estímulo necessário para desencadear o processo. Apesar disso, em condições naturais, é provável que as sementes destas espécies, após a sua dispersão, venham a ser enterradas no solo ou recobertas pelo folheto. Em camadas profundas do solo, sementes podem ficar sob condições de escuro total (BLISS & SMITH, 1985). Radiação filtrada tanto por camadas mais superficiais do solo quanto pelo folheto tem razões V/VE ainda mais diminuídas em relação às do interior da floresta (BLISS & SMITH, 1985; VÁZQUEZ-YANES *et al.*, 1990), de modo que a germinação de sementes sensíveis à luz pode deixar de ocorrer sob estas condições. Sementes

fotoblásticas positivas de várias espécies de *Piper*, capazes de germinar sob as baixas razões V/VE do interior das florestas, não se mostraram capazes de germinar sob camadas de folhedo, o qual pode agir como filtro inibitório mesmo na presença de “sunflecks” e pequenas aberturas do dossel (VÁZQUEZ-YANES *et al.*, 1990). Além disto, o folhedo também pode agir como barreira mecânica à emergência de plântulas, afetando principalmente as espécies que possuem plântulas pequenas (VÁZQUEZ-YANES *et al.*, 1990; PETERSON & FACELLI, 1992; MOLOFSKY & AUGSPURGER, 1992).

Não obstante estas considerações, se a germinação das sementes ocorre no ambiente sombreado da floresta, a sobrevivência das plântulas é de importância crucial para o estabelecimento bem sucedido das plantas. Do ponto de vista sucessional, as espécies consideradas pioneiras ou de estádios iniciais de sucessão tiveram, em geral, taxas de sobrevivência menores que aquelas pertencentes a estádios mais tardios, como *E. leiocarpa* e *M. peruiiferum*. Esta última espécie se destacou por apresentar 100% de sobrevivência nos dois ambientes. Em estudo de sobrevivência realizado com 18 espécies, *M. balsamum* (= *M. peruiiferum*; LORENZI, 1992) foi a espécie considerada a mais tolerante, com alta sobrevivência sob condição de sol e sombra (AUGSPURGER, 1984b). *H. courbaril*, apesar do baixo valor de sobrevivência na sombra, não apresentou valores significativamente maiores de sobrevivência na borda. Esta espécie tem sido mostrada tolerar bem tanto condições de sombreamento quanto de insolação direta (GERHARDT, 1993). Exceções entre as espécies consideradas de estádios iniciais foram as espécies *B. forficata* subsp. *pruinosa* e *S. macranthera*, que apresentaram cerca de 50% de sobrevivência sob sombreamento. Nenhuma das espécies, mesmo as consideradas mais tolerantes, teve taxa de sobrevivência maior no interior da mata do que na borda, o que está de

acordo com outros estudos de sobrevivência como os de AUGSPURGER (1984b), CHANDRASHEKARA & RAMAKRISHNAN (1993) e OSUNKOYA *et al.* (1992). Isto parece indicar que todas as espécies necessitam de aumentos de radiação para seu estabelecimento bem sucedido (WHITMORE, 1978). Espécies mais tolerantes à sombra seriam mais capazes de suportar um sombreamento severo por um período extenso de tempo, embora durante esta fase de espera, as plântulas possam sofrer alta taxa de mortalidade (PICKET, 1983). Esta capacidade de persistir na sombra densa, muitas vezes, tem sido correlacionada com tamanho das sementes. Neste estudo, correlação significativa pode ser observada entre o tamanho ou a massa das sementes e a sobrevivência das plântulas sob sombra, embora a correlação também exista para plântulas na borda da mata. Outros estudos têm encontrado este tipo de correlação (LEISHMAN & WESTOBY, 1994), enquanto que outros não e, nestes casos, a sobrevivência em sombra densa esteve correlacionada com tolerância às doenças (AUGSPURGER, 1984b).

Sobrevivência inicial das plântulas pode depender 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 sua remoção parcial parece ter um grande impacto negativo na sobrevivência das plântulas, especialmente sob baixas intensidades luminosas (STEEGE *et al.*, 1994). Os cotilédones são os responsáveis pela transferência de materiais de reserva para as raízes e a parte aérea das plântulas em desenvolvimento, além de, em algumas espécies, desenvolverem a função de assimilação fotossintética de carbono (KITAJIMA, 1992). AUGSPURGER (1984b) verificou uma maior longevidade dos cotilédones das plantas sob condições de sombreamento, o que também foi aqui verificado, com exceção de três espécies - *P. gonoacantha*, *S. parahyba* e *H. courbaril*. Nestes

casos, é possível que a depleção de reservas dos cotilédones tenha ocorrido rapidamente sob a condição limitante de luz. Pode ser observado, em vários casos, através das curvas de sobrevivência e de perda de cotilédones, uma aparente correlação entre a perda de cotilédones e a mortalidade das plântulas. Inclusive, a despeito da menor sobrevivência final sob sombreamento, uma maior sobrevivência inicial em comparação à borda pode ser observada em algumas espécies que apresentaram perda mais tardia dos cotilédones. Curvas de perda de cotilédones não puderam ser observadas para algumas espécies, nas quais a maioria das plântulas sobreviventes eram somente aquelas que mantinham seus cotilédones, como *T. micrantha*, *C. priscus* e mesmo *P. grandiflorum* e *C. speciosa*. Nestas espécies, os cotilédones de aparência foliácea e de pequena espessura, devem provavelmente apresentar uma contribuição fotossintética significativa para o crescimento das plântulas, uma vez que taxas fotossintéticas apresentadas por cotilédones mostram-se fortemente e inversamente correlacionadas com sua espessura (KITAJIMA, 1992). Tais espécies, portanto, parecem não sobreviver à perda dos cotilédones sob condições de sombreamento.

Os resultados obtidos, em seu conjunto, indicam que, embora algumas generalizações a respeito de características de espécies iniciais e tardias de sucessão em relação a características de sementes, germinação e sobrevivência de plântulas sejam verdadeiras, exceções existem, o que torna a dicotomia entre espécies iniciais/tardias ou intolerantes/tolerantes ao sombreamento não tão evidente a ponto destas características serem utilizadas isoladamente para a categorização das espécies.

III. CAPÍTULO 2

CRESCIMENTO EM ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS: ESTUDO COMPARATIVO E INFLUÊNCIA DE SOMBREAMENTO NATURAL E ARTIFICIAL

1. INTRODUÇÃO

A sucessão tropical tem sido vista ocorrer muito mais dinamicamente que a sucessão em regiões temperadas e o papel da formação e preenchimento de clareiras é reconhecido ter 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 (PICKET, 1983). O tamanho das clareiras formadas é de fundamental importância na reposição de 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 fechado das florestas (SWAINE & WHITMORE, 1988). As espécies arbóreas podem, inclusive, ser diferenciadas ecologicamente com base em suas respostas de crescimento às condições ambientais associadas a clareiras de diferentes tamanhos (BAZZAZ, 1984), podendo-se encontrar classificações das espécies em especialistas de grandes clareiras, especialistas de pequenas clareiras e especialistas de sub-bosque (DENSLOW, 1980). No entanto, apesar de várias classificações serem utilizadas para diferenciar grupos ecológicos distintos (SWAINE & WHITMORE, 1988), as espécies são mais comumente consideradas pertencerem a dois grupos principais - as espécies tolerantes e as intolerantes à sombra (HARTSHORN, 1980). As primeiras seriam aquelas espécies que não necessitariam de clareiras para a sua regeneração,

sendo representadas por espécies de estádios avançados de sucessão; 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; tolerância à sombra permitiria às plantas sobreviver por períodos extensos de tempo no ambiente sombreado, à espera da formação de clareiras contendo condições mais favoráveis necessárias para a emergência no dossel (PICKET, 1983).

Espécies iniciais e tardias de sucessão ou tolerantes e intolerantes ao sombreamento têm sido diferenciadas em relação às suas características de crescimento. Crescimento de espécies pioneiras pode ser extremamente rápido, ao passo que as tardias crescem mais lentamente (BAZZAZ & PICKET, 1980), como 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. As taxas inerentes de crescimento parecem mesmo declinar com a sucessão, havendo um contínuo de taxas de crescimento das pioneiras para as espécies da fase madura (BAZZAZ & PICKET, 1980). Taxas de assimilação líquida também têm sido encontradas serem maiores para espécies intolerantes (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 em termos de biomassa de raiz em relação à parte aérea, a razão de área foliar (área foliar por unidade de massa da planta), a razão de massa foliar (fração da biomassa total da planta alocada nas folhas) e área foliar específica (área foliar por unidade de massa foliar) ou seu inverso, a massa foliar específica. Espécies iniciais tendem a alocar menos biomassa para o sistema de raízes quando comparada às tardias (RAMAKRISHNAN *et al.*, 1982; RAO & SINGH, 1989; CHANDRASHEKARA & RAMAKRISHNAN, 1993; WALTERS *et al.*, 1993; KITAJIMA, 1994). Espécies intolerantes parecem ainda apresentar maior razão de área foliar e menor massa foliar específica (maior área foliar específica) (WALTERS *et al.*, 1993; KITAJIMA, 1994) e maior razão de peso foliar (KWESIGA & GRACE, 1986; RAO & SINGH, 1989; WALTERS *et al.*, 1993) que as tolerantes. 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 (VÁZQUES-YANES, 1980), importante, do ponto de vista ecológico, para uma rápida ocupação do espaço em situação de competição por recursos limitantes (LAMBERS & POORTER, 1992).

Estudos de efeitos de sombreamento sobre 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 coberturas vegetais no ambiente natural, a maioria dos estudos tem se restringido a investigar efeitos de 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; WALTERS

et al., 1993; OSUNKOYA *et al.*, 1994; THOMPSON *et al.*, 1992a). Exceções são os trabalhos de KWESIGA & GRACE (1986), KITAJIMA (1994) E TINOCO-OJANGUREN & PEARCY (1995), em que o sombreamento natural é simulado em condições experimentais por diminuir tanto a densidade de fluxo de fótons e a razão vermelho (V)/vermelho-externo (VE) da radiação, e os trabalhos de WANG *et al.* (1994) e de POPMA & BONGERS (1988, 1991), em que crescimento foi avaliado em plantas experimentalmente crescidas em clareiras e sub-bosques de florestas. Nos estudos de POPMA & BONGERS (1988, 1991), crescimento de espécies arbóreas tropicais de diferentes estádios sucessionais mostrou-se relacionado com a disponibilidade de radiação: nos ambientes mais sombreados, foram observadas diminuições de acúmulo de matéria seca resultantes de menores taxas de crescimento relativo. Em plantas mantidas no sub-bosque sombreado, reduções de altura, número de folhas e área foliar foram apresentadas pelas plantas (POPMA & BONGERS, 1988). Foi ainda observado que plantas nos ambientes mais sombreados apresentaram razão raiz/parte aérea relativamente baixa, razão de área foliar alta e massa foliar específica baixa, ao passo que respostas inversas foram apresentadas por plantas mantidas em grandes clareiras (POPMA & BONGERS, 1988). De modo geral, respostas semelhantes também foram encontradas nos estudos de KWESIGA & GRACE (1986) e TINOCO-OJANGUREN & PEARCY (1995) com sombreamento simulado e nos diversos estudos com sombreamento artificial (FETCHER *et al.*, 1983; ATKINSON, 1984; AUGSPURGER, 1984b; THOMPSON *et al.*, 1988; COURT & MITCHELL, 1989; RAO & SINGH, 1989; OSUNKOYA & ASH, 1991; WALTERS *et al.*, 1993; OSUNKOYA *et al.*, 1994; THOMPSON *et al.*, 1992a), embora algumas respostas diferentes em um ou outro parâmetro de crescimento em algumas espécies tenham sido descritas, como por exemplo, não alteração de razão raiz/parte aérea com sombreamento em

Flindersia brayleyana, uma espécie de ampla tolerância a condições tanto de sol quanto de sombra (THOMPSON *et al.*, 1988), maior área foliar total sob sombreamento em *Betula pubescens*, uma espécie intolerante ao sombreamento (ATKINSON, 1984), a não alteração de altura sob sombreamento em plantas de *Dipteryx panamensis*, uma espécie colonizadora de pequenas clareiras e o aumento neste mesmo parâmetro na espécie pioneira, *Heliocarpus appendiculatus* (FETCHER *et al.*, 1993). Nesta mesma espécie, TINOCO-OJANGUREN & PEARCY (1995) também observaram aumento de altura sob condições de sombreamento simulado; ainda neste mesmo estudo, aumento de altura foi observado para a espécie pioneira *Cecropia obtusifolia*, enquanto que a espécie *Rheedia edulis*, tolerante à sombra, não foi afetada. Ainda em relação às exceções ao padrão geral de respostas ao sombreamento, plantas de *Thuja plicata*, uma espécie tolerante de região temperada, crescidas no ambiente natural em locais com diferentes níveis de radiação incidente, apresentaram, contrariamente ao observado extensivamente em outros estudos, aumento da razão raiz/parte aérea com a diminuição da disponibilidade de radiação (WANG *et al.*, 1994).

Alguns estudos têm demonstrado que espécies características de sombra apresentam respostas menos pronunciadas ao sombreamento que as espécies intolerantes. No estudo de FETCHER *et al.* (1983), *Heliocarpus appendiculatus*, uma espécie colonizadora de grandes clareiras, foi considerada ser mais plástica em suas respostas de crescimento a mudanças na irradiância que *Dipteryx panamensis*, uma espécie de clareiras pequenas. Também *Khaya senegalensis*, tolerante à sombra, apresentou respostas menos marcantes ao sombreamento que *Terminalia ivorensis*, uma espécie pioneira (KWESIGA & GRACE, 1986). Em estudo com dez espécies arbóreas de regiões temperadas, os efeitos de sombreamento foram mais severos em

espécies consideradas de início de sucessão (RAO & SINGH, 1989). Também em estudo com doze espécies arbóreas tropicais, a plasticidade da maioria dos parâmetros examinados foi maior para as espécies que se regeneram principalmente em grandes clareiras e bordas de matas e menor para as espécies que se regeneram predominantemente em sub-bosque e pequenas clareiras (OSUNKOYA *et al.*, 1994). A capacidade de maximizar a produção de matéria seca na sombra através de modificação do fenótipo parece ser mais fortemente desenvolvida em espécies de crescimento rápido características de ambientes abertos ou levemente sombreados, enquanto que espécies tolerantes apresentam baixa plasticidade fenotípica (GRIME, 1983). Esta pequena extensão da resposta fenotípica, associada a baixas taxas de crescimento, sugere que a adaptação à sombra nas plantas tolerantes está mais relacionada à habilidade de sobreviver por períodos extensos na sombra severa. Nos ambientes abaixo de dosséis vegetais densos, os gradientes verticais de radiação são pouco pronunciados próximo ao chão da floresta e a habilidade de competir por luz deve ser de importância secundária em relação à capacidade de tolerar a sombra (GRIME, 1983). Já em espécies de estádios iniciais de sucessão, intolerantes ao sombreamento, a rapidez da resposta fenotípica e as comparativamente altas taxas de crescimento são atributos que permitem às plantas competir por luz na vegetação herbácea em rápida expansão, como a que ocorre em clareiras (GRIME, 1983).

Tem sido reconhecido que tanto a quantidade reduzida quanto a qualidade alterada da radiação filtrada pela cobertura vegetal são importantes nas respostas das plantas à sombra (SMITH, 1982). Como a radiação filtrada pela cobertura vegetal apresenta uma razão V/VE diminuída em relação à radiação solar plena (CHAZDON & FETCHER, 1984; LEE, 1987), a família de fotorreceptores fitocromos têm sido implicada no envolvimento da detecção do

sombreamento. Cada fitocromo pode existir em duas formas interconvertíveis: a forma Fv, que apresenta absorção máxima no vermelho e é fotoconvertida a Fve, que, por sua vez, tem absorção máxima no vermelho-extremo, sendo convertida a Fv (SMITH, 1995). Esta fotoconversão entre as formas Fv e Fve permite ao fitocromo detectar as quantidades relativas de vermelho e vermelho-extremo da radiação, eliciando uma série de modificações apropriadas do desenvolvimento e metabolismo em resposta à luz percebida (SMITH & WHITELAM, 1990). Tem sido mostrado haver uma estreita correlação entre a razão vermelho/vermelho-extremo da radiação e o fotoequilíbrio do fitocromo, representado pela proporção Fve/Ftotal (SMITH & HOLMES, 1977). Relações lineares entre o fotoequilíbrio do fitocromo estabelecido e respostas de taxas de extensão de entrenós e pecíolos têm sido obtidas em espécies herbáceas, implicando claramente o controle destas respostas pelo fitocromo (MORGAN & SMITH, 1979). Relações lineares entre fotoequilíbrio do fitocromo e crescimento de caule em espécies arbóreas têm sido também recentemente demonstradas (GILBERT *et al.*, 1995). Aumento do comprimento do hipocótilo e redução do desenvolvimento foliar também são respostas mediadas através do fitocromo (SMITH & WHITELAM, 1990). Ao lado de vários trabalhos que demonstram o efeito promotor de baixas razões V/VE no crescimento em extensão do caule (BALLARÉ *et al.*, 1991b; CASAL & SÁNCHEZ, 1992), estudos recentes com mutantes deficientes em fitocromos têm confirmado o envolvimento destes fotorreceptores nas respostas de crescimento em extensão de entrenós, pecíolos e hipocótilos, uma vez que tais mutantes não são capazes de responder a variação na razão V/VE da radiação (BALLARÉ *et al.*, 1991a; CASAL & KENDRICK, 1993; ROBSON *et al.*, 1993). Outras respostas apresentadas pelas plantas ao sombreamento, como aumentos de razão de área foliar e de área foliar específica, diminuições de taxas de crescimento e de assimilação e

alterações de alocação de biomassa, parecem ser influenciadas mais fortemente pela redução da quantidade de radiação (CORRÉ, 1983), embora em relação ao particionamento de assimilados entre órgãos hajam algumas evidências de envolvimento de fitocromo (SMITH & WHITELAM, 1990; KASPERBAUER & HUNT, 1992; BELTRANO *et al.*, 1991), principalmente no que se refere à alocação de biomassa entre caule e folhas (MORGAN & SMITH, 1979; TINOCO-OJANGUREN & PEARCY, 1995). As adaptações morfogênicas às baixas irradiâncias são provavelmente causadas pelo fornecimento limitado de fotoassimilados e não por efeitos diretos da radiação (CORRÉ, 1983). Além disso, as baixas irradiâncias podem também interferir nas respostas morfogênicas induzidas por baixas razões V/VE devido à limitação do suprimento de fotoassimilados necessários para o crescimento (MORGAN & SMITH, 1981; SMITH & HAYWARD, 1985; CASAL & SANCHEZ, 1992; SMITH, 1992).

O objetivo deste trabalho consistiu em investigar uma série de parâmetros de crescimento em diversas espécies arbóreas tropicais, pertencentes a diferentes estádios sucessionais, ao mesmo tempo que avaliar os efeitos de sombreamento artificial e natural sobre as respostas de crescimento das plantas.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Materiais vegetais

Foram utilizadas plantas das seguintes espécies: *Solanum granuloso-leprosum*, *Trema micrantha*, *Cecropia glazioui*, *Croton priscus*, *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, *Senna macranthera*, *Schizolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha*, *Pseudobombax grandiflorum*, *Chorisia speciosa*, *Ficus guaranitica*, *Esenbeckia leiocarpa*, *Pachystroma longifolium*, *Myroxylon peruiferum* e *Hymenaea courbaril*. As sementes destas espécies foram coletadas na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP e/ou nas proximidades da Reserva (*H. courbaril*), no campus da Universidade Estadual de Campinas, SP (*P. grandiflorum*, *F. guaranitica*, *E. leiocarpa*, *M. peruiferum*), área urbana de Campinas, SP (*C. speciosa*), município de Peruíbe, SP (*C. glazioui*) e de Ilha Solteira, SP (*T. micrantha*). Informações a respeito de ambientes de ocorrência e estádios sucessionais destas espécies foram apresentadas na Tabela 1.2.

2.2. Obtenção das plantas

Plântulas foram obtidas a partir de sementes, as quais foram colocadas para germinar em placas de Petri ou caixas gerbox forradas com duas folhas de papel de filtro umedecido com água destilada e mantidas sob luz branca constante ($3,2\text{W.m}^{-2}$) a 25°C em câmaras FANEM 347F. Sementes de *C. priscus* foram previamente escarificadas através da remoção do tegumento na região da carúncula, enquanto que sementes de *B. forficata* subsp. *pruinosa* e *S. macranthera* foram escarificadas com lixa e sementes de *S. parahyba* e *H. courbaril* foram escarificadas em esmeril. Após a germinação, as plântulas foram transferidas para bandejas com terra ou

vermiculita e mantidas em casa de vegetação para seu estabelecimento. Plântulas de *S. granuloso-leprosum*, *T. micrantha* e *C. glazioui* foram obtidas diretamente a partir da sementeira em bandejas com terra. Plântulas de *P. longifolium* foram coletadas do solo no interior da mata da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

2.3. Condições experimentais

As plântulas estabelecidas em bandejas em casa de vegetação foram transplantadas para sacos de mudas contendo aproximadamente 3,5L de terra coletada da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. A análise química da terra está apresentada no Apêndice (Tabela 8.1). As plântulas foram divididas em quatro lotes, um dos quais permaneceu em casa de vegetação. Os outros três lotes foram transferidos para a Reserva Municipal de Santa Genebra. Um lote foi mantido em área externa à mata sob condição de radiação solar plena; outro lote foi mantido no interior da mata sob condição de sombreamento natural imposto pela cobertura vegetal e o lote restante foi mantido sob condição de sombreamento artificial proporcionado por 4 camadas de tela sombrite 50% em área externa à mata. Espectros da radiação solar medidos no exterior e interior da mata nas quatro estações do ano, bem como o espectro da radiação solar filtrada pelas 4 camadas de tela sombrite e em casa de vegetação são apresentados no Apêndice (Figs. 8.1 a 8.6). Valores de porcentagem de redução da intensidade de radiação sob as condições de sombreamento e valores da razão vermelho/vermelho-extremo nos diferentes tratamentos também estão apresentados no Apêndice (Tabelas 8.2 e 8.3). No caso das plantas mantidas sob radiação plena, os sacos de mudas foram enterrados em valas abertas no solo para evitar o aquecimento excessivo do sistema radicular. A irrigação das plantas mantidas nos tratamentos de radiação plena e de

sombreamento artificial foi diária, ao passo que as plantas do interior da mata foram irrigadas sempre que necessário.

O número de plantas amostradas para cada espécie, a idade das plantas no início dos tratamentos e o período de cultivo estão apresentados na Tabela 3.1. Variação semanal das temperaturas medidas junto aos locais de montagem dos experimentos está apresentada no Apêndice (Tabela 8.4).

2.4. Avaliação do crescimento

As plantas das diversas espécies foram mantidas por 100 dias sob as condições experimentais de radiação plena, sombreamento natural, sombreamento artificial e casa de vegetação. No dia da transferência para as condições experimentais - dia 0 - as plântulas foram caracterizadas quanto à altura, número de entrenós, massa da matéria seca total, razão raiz/parte aérea, área foliar específica, razão de massa foliar e razão de área foliar. O crescimento das plantas foi acompanhado, a cada 20 dias, por medidas de altura, número de entrenós, número de brotações laterais e número de folhas presentes. Aos 100 dias, as plantas foram coletadas e, além das medidas de altura e número de entrenós, foram obtidos dados de área foliar total, área de uma folha selecionada, comprimento de um entrenó selecionado e massa da matéria seca total e das diferentes partes das plantas. A partir de tais dados, foram calculados valores de comprimento médio de entrenós, área foliar média, razão raiz/parte aérea, área foliar específica, razão de massa foliar e razão de área foliar aos 100 dias e taxas médias de assimilação líquida e de crescimento relativo no período 0 a 100 dias.

Tabela 3.1 - Número de plantas amostradas por tratamento (N), idade das plantas utilizadas no início dos tratamentos e período de cultivo sob as condições experimentais de casa de vegetação, radiação plena, sombreamento artificial e sombreamento natural para as diversas espécies estudadas.

Espécies	N	Idade (dias)	Período de cultivo
<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	5	55	10-nov-92 a 19-fev-93
<i>Trema micrantha</i>	5	60	18-nov-92 a 26-fev-93
<i>Cecropia glazioui</i>	12	110	07-mar-93 a 17-jun-93
<i>Croton priscus</i>	5	73	01-mai-93 a 09-ago-93
<i>Bauhinia forficata</i> subsp. <i>pruinosa</i>	13	34	25-out-92 a 02-fev-93
<i>Senna macranthera</i>	10	39	31-out-92 a 08-fev-93
<i>Schizolobium parahyba</i>	7	40	18-dez-92 a 28-mar-93
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	5	43	21-dez-92 a 05-mar-93
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	7	20	24-nov-92 a 03-mar-93
<i>Chorisia speciosa</i>	12	39	03-nov-92 a 11-fev-93
<i>Ficus guaranitica</i>	10	185	15-nov-92 a 23-fev-93
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	13	47	02-nov-92 a 10-fev-93
<i>Pachystroma longifolium</i>	10	desconhecida*	11-nov-92 a 21-fev-93
<i>Myroxylon peruiferum</i>	5	75	20-mar-93 a 28-jun-93
<i>Hymenaea courbaril</i>	10	49	05-nov-92 a 13-fev-93

* plântulas coletadas do solo da mata

2.4.1. Altura, número e comprimento de entrenós, número de brotações laterais e número de folhas presentes.

Altura foi medida do colo da planta até o último nó visível, com auxílio de régua milimetrada. O número de entrenós foi contado a partir do primeiro entrenó acima dos cotilédones; hipocótilo não foi considerado. Comprimento médio dos entrenós foi estimado pela razão entre altura e número de entrenós. Um entrenó selecionado teve seu comprimento determinado. Devido ao número diferente de entrenós entre as plantas dos vários tratamentos, a escolha do entrenó a ser medido foi feita com base no número de entrenós presentes nas plantas cultivadas sob sombreamento natural, estando o entrenó selecionado situado no terço médio ou superior destas plantas. Brotações laterais, desenvolvendo-se a partir de gemas axilares, foram consideradas quando apresentavam no mínimo 0,5cm de comprimento. Número de folhas presentes foi considerado como a soma de folhas presentes no caule principal e nos ramos laterais. Folhas cotiledonares, quando presentes, não foram consideradas.

2.4.2. Massa da matéria seca e razão raiz/parte aérea

As plantas coletadas foram separadas em raiz, folhas (lâminas foliares) e restante da parte aérea (caule + pecíolos). O material foi seco em estufa a 80°C, por no mínimo 48h, e a massa da matéria seca foi determinada em balança digital ou analítica. Para o cálculo da razão raiz/parte aérea, a massa das folhas e do restante da parte aérea foi somada para se constituir na massa da parte aérea.

2.4.3. Área foliar

Área foliar foi determinada através de método gravimétrico: o contorno das folhas (lâminas foliares) foi desenhado em papel milimetrado; os contornos foram recortados e tiveram sua massa determinada. Área foliar foi calculada através da comparação destes valores com a massa de quadrados de área conhecida (4cm^2) recortados do mesmo papel. No caso de plantas de *S. parahyba* e *P. gonoacantha*, que possuem folhas bipinadas, foram desenhados os contornos de 15 foliólulos de cada planta, tendo sido determinada a área média dos foliólulos; a área foliar total ou de folha selecionada foi estimada pela multiplicação da área média dos foliólulos pelo número total de foliólulos presentes na planta ou na folha selecionada. A folha selecionada para medida de sua área foi a correspondente, na maioria dos casos, ao entrenó selecionado para as medidas de comprimento. Área das folhas cotiledonares, quando presentes, não foi considerada. Área foliar média foi calculada pela razão entre área foliar total e número de folhas presentes.

Porcentagens de erro no cálculo de área foliar pelo método gravimétrico em comparação com o método de determinação da área foliar através de imagens geradas em “scanner” estão apresentadas, para cada espécie, no Apêndice (Tabela 8.5).

2.4.4. Área foliar específica, razão de massa foliar e razão de área foliar

Área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e razão de área foliar (RAF) foram calculados pelas seguintes fórmulas (HUNT, 1982):

$$AFE = \frac{A_{folhas}}{MS_{folhas}} \quad (dm^2 / g)$$

$$RMF = \frac{MS_{folhas}}{MS_{total}} \quad (g / g)$$

$$RAF = \frac{A_{folhas}}{MS_{total}} \quad (dm^2 / g),$$

onde:

A= área (dm²)

MS= massa da matéria seca (g)

2.4.5. Taxa de assimilação líquida e taxa de crescimento relativo

As taxas médias de assimilação líquida (\overline{TAL}) e as taxas médias de crescimento relativo (\overline{TCR}) foram calculadas para o período 0 a 100 dias pelas seguintes fórmulas (HUNT, 1982):

$$\overline{TAL} = \frac{M_2 - M_1}{t_2 - t_1} \cdot \frac{\ln A_2 - \ln A_1}{A_2 - A_1} \quad (mg \cdot cm^{-2} \cdot dia^{-1}),$$

$$\overline{TCR} = \frac{\ln M_2 - \ln M_1}{t_2 - t_1} \quad (mg \cdot g^{-1} \cdot dia^{-1})$$

onde:

M₁= massa da matéria seca total no tempo t₁ (mg)

M₂= massa da matéria seca total no tempo t₂ (mg)

A₁= área foliar total no tempo t₁ (cm²)

A₂= área foliar total no tempo t₂ (cm²)

t₁= tempo da primeira coleta (dias)

t₂= tempo da segunda coleta (dias)

2.5. Análise estatística

Os dados foram analisados estatisticamente através de análise de variância simples, seguida, se necessário, de cálculo da diferença mínima significativa (DMS) pelo teste Tukey a nível de 5% de probabilidade (PIMENTEL-GOMES, 1990). Os resultados das análises estão indicados nas figuras e tabelas através de letras. Os valores seguidos pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si.

3. RESULTADOS

3.1. Caracterização inicial de parâmetros de crescimento

Caracterização de diversos parâmetros de crescimento das plantas - altura, número de entrenós, massa da matéria seca, área foliar e razões derivadas destes valores - no dia de início dos tratamentos está apresentada na Tabela 3.2. *H. courbaril* e *S. parahyba* se destacaram por apresentar os maiores valores de altura, superiores mesmo à altura de plantas de maior idade utilizadas, como *F. guaranitica* e *C. glazioui*, embora estas tenham apresentado os maiores valores de número de entrenós. *H. courbaril* e *S. parahyba* também se destacaram por apresentar altos valores de massa seca e área foliar total, embora estes tenham sido superados pelas plantas de maior idade de *F. guaranitica*. Esta espécie também se destacou por apresentar uma razão raiz/parte aérea bastante elevada em relação a todas as demais espécies. Plantas de *P. longifolium* utilizadas no início dos tratamentos apresentaram-se somente com as folhas cotiledonares, sem entrenós desenvolvidos acima destas. Valores de área foliar específica variaram de $1,48\text{dm}^2/\text{g}$ (*H. courbaril*) a $5,29\text{dm}^2/\text{g}$ (*S. macranthera*); valores de razão de massa foliar variaram de $0,05\text{g/g}$ (*P. grandiflorum*) a $0,60\text{g/g}$ (*C. glazioui*) e valores de razão de área foliar variaram de $0,22\text{dm}^2/\text{g}$ (*P. grandiflorum*) a $2,30\text{dm}^2/\text{g}$ (*C. glazioui*).

3.2. Sobrevivência

A maioria das espécies apresentou alta sobrevivência - 100% ou valores próximo a 100% - em todas as condições experimentais (Tabela 3.3). No entanto, *S. granuloso-leprosum* não sobreviveu ao tratamento de sombreamento artificial, enquanto que *T. micrantha* apresentou alta

Tabela 3.2 - Caracterização inicial de parâmetros de crescimento das diversas espécies estudadas. Medidas aos 0 dias de tratamento. R/PA= raiz/parte aérea, AFE= área foliar específica; RMF= razão de massa foliar; R/PA= razão de massa foliar; RAF= razão de área foliar. Sol= *Solanum granuloso-leprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glaziovii*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parahyba*, Pip= *Piptadenia gonoacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

Espécies	Altura (cm) (± ep)	Nº de entrenós (± ep)	Massa da matéria seca total (g) (± ep)	Razão R/PA (± ep)	Área foliar total* (cm²) (± ep)	AFE (dm²/g) (± ep)	RMF (g/g) (± ep)	RAF (dm²/g) (± ep)
Sol	2,50 (± 0,65)	5,00 (± 0,32)	0,067 (± 0,017)	0,14 (± 0,02)	15,19 (± 4,10)	3,79 (± 0,24)	0,58 (± 0,05)	2,17 (± 0,13)
Tre	1,98 (± 0,10)	1,80 (± 0,37)	0,015 (± 0,004)	0,27 (± 0,02)	2,40 (± 0,76)	3,86 (± 0,26)	0,38 (± 0,05)	1,45 (± 0,15)
Cec	5,00 (± 0,11)	8,67 (± 0,31)	0,320 (± 0,015)	0,31 (± 0,02)	73,00 (± 3,60)	3,84 (± 0,13)	0,60 (± 0,01)	2,30 (± 0,08)
Cro	8,12 (± 0,76)	2,80 (± 0,37)	0,410 (± 0,038)	0,67 (± 0,05)	51,16 (± 3,23)	3,91 (± 0,44)	0,34 (± 0,03)	1,28 (± 0,10)
Bau	5,32 (± 0,28)	2,20 (± 0,14)	0,130 (± 0,009)	0,19 (± 0,01)	20,33 (± 2,28)	4,62 (± 0,20)	0,34 (± 0,02)	1,53 (± 0,08)
Sen	3,13 (± 0,32)	1,60 (± 0,16)	0,060 (± 0,007)	0,24 (± 0,04)	10,36 (± 1,80)	5,29 (± 0,29)	0,36 (± 0,02)	1,93 (± 0,14)
Sch	12,93 (± 1,86)	2,71 (± 0,29)	0,460 (± 0,123)	0,07 (± 0,01)	82,60 (± 20,42)	4,00 (± 0,13)	0,45 (± 0,01)	1,79 (± 0,08)
Pip	5,28 (± 0,53)	3,60 (± 0,25)	0,070 (± 0,013)	0,18 (± 0,03)	12,10 (± 2,02)	3,84 (± 0,96)	0,52 (± 0,05)	1,83 (± 0,28)
Pse	2,49 (± 0,38)	0,43 (± 0,20)	0,090 (± 0,008)	0,12 (± 0,02)	1,96 (± 0,31)	4,20 (± 0,09)	0,05 (± 0,01)	0,22 (± 0,03)
Cho	8,49 (± 0,42)	1,83 (± 0,11)	0,290 (± 0,023)	0,20 (± 0,02)	21,17 (± 1,70)	3,34 (± 0,14)	0,23 (± 0,02)	0,77 (± 0,06)
Fic	5,42 (± 0,27)	10,2 (± 0,44)	1,890 (± 0,194)	2,13 (± 0,15)	106,99 (± 8,03)	2,58 (± 0,12)	0,23 (± 0,01)	0,60 (± 0,05)
Ese	6,15 (± 0,25)	1,00 (± 0,00)	0,100 (± 0,005)	0,19 (± 0,01)	8,73 (± 0,58)	2,58 (± 0,11)	0,34 (± 0,02)	0,87 (± 0,04)
Pac	9,35 (± 0,40)	0,00	0,180 (± 0,018)	0,29 (± 0,02)	0,00	-	-	-
Myr	10,04 (± 0,38)	3,00 (± 0,32)	0,330 (± 0,058)	0,41 (± 0,06)	35,1 (± 4,55)	2,61 (± 0,11)	0,43 (± 0,03)	1,13 (± 0,11)
Hym	16,71 (± 0,80)	2,20 (± 0,13)	1,510 (± 0,123)	0,19 (± 0,02)	81,05 (± 8,41)	1,48 (± 0,05)	0,37 (± 0,03)	0,55 (± 0,05)

* não inclui área cotiledonar

mortalidade sob sombreamento natural. *S. macranthera*, *P. grandiflorum* e *P. longifolium* também apresentaram menores porcentagens de sobrevivência sob sombreamento natural (Tabela 3.3).

Tabela 3.3 - Sobrevivência de plantas após 100 dias de cultivo sob condições de casa de vegetação (CV), radiação plena (RP), sombreamento artificial (SA) e sombreamento natural (SN).

Espécies	% Sobrevivência			
	CV	RP	SA	SN
<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	100,0	100,0	0,0	100,0
<i>Trema micrantha</i>	100,0	100,0	100,0	14,3
<i>Cecropia glazioui</i>	100,0	92,9	100,0	93,3
<i>Croton priscus</i>	100,0	100,0	100,0	100,0
<i>Bauhinia forficata</i> subsp. <i>pruinosa</i>	100,0	100,0	100,0	100,0
<i>Senna macranthera</i>	100,0	100,0	100,0	57,1
<i>Schizolobium parahyba</i>	100,0	100,0	87,5	100,0
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	100,0	83,3	83,3	83,3
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	100,0	100,0	100,0	25,0
<i>Chorisia speciosa</i>	100,0	100,0	86,7	93,3
<i>Ficus guaranitica</i>	100,0	100,0	100,0	100,0
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	100,0	86,7	100,0	100,0
<i>Pachystroma longifolium</i>	100,0	100,0	100,0	40,0
<i>Myroxylon peruiferum</i>	100,0	100,00	83,3	100,0
<i>Hymenaea courbaril</i>	71,4	73,3	85,7	73,3

3.3. Altura, número e comprimento de entrenós, número de brotações laterais e de folhas presentes

As Figuras 3.1 a 3.15 apresentam as curvas de crescimento em altura e número de entrenós das diversas espécies estudadas, acompanhadas de curvas de número de brotações laterais e de folhas presentes. Dados finais de altura e de número de entrenós, obtidos após 100 dias de cultivo nas diferentes condições experimentais, estão sumarizados nas Figuras 3.16 e 3.18.

Em geral, sombreamento natural causou redução da altura das plantas em relação à apresentada sob radiação plena (Fig. 3.16), como observado em oito espécies: *C. glazioui* (Fig. 3.3A), *B. forficata* subsp. *pruinosa* (Fig. 3.5A), *S. macranthera* (Fig. 3.6A), *S. parahyba* (Fig. 3.7A), *P. gonoacantha* (Fig. 3.8A), *C. speciosa* (Fig. 3.10A), *E. leiocarpa* (Fig. 3.12A) e *H. courbaril* (Fig. 3.15A). Em alguns casos, no entanto, diferenças não foram detectadas. Plantas de *S. granuloso-leprosum* não apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre as diferentes condições experimentais, embora um alto coeficiente de variação tenha sido o responsável pela não detecção de diferenças, já que plantas crescidas sob radiação plena apresentaram mais que o dobro da altura de plantas crescidas em casa de vegetação e, mesmo assim, os valores foram estatisticamente semelhantes (Fig. 3.1A). Ainda no caso de *S. granuloso-leprosum*, embora a altura final sob sombreamento natural tenha apresentado a tendência de ser inferior à da radiação plena, pode ser observado, até os 60 dias de tratamento, uma tendência de maior altura sob a condição de sombreamento (Fig. 3.1A). Outras espécies em que sombreamento natural não causou redução significativa da altura final em relação à radiação plena incluem *C. priscus* (Fig. 3.4A), *P. longifolium* (Fig. 3.13A) e *M. peruiferum* (Fig. 3.14A). A espécie *F. guaranitica* constituiu-se em exceção por ser a única espécie a apresentar aumento de altura sob

sombreamento natural (Fig. 3.11A). Nas espécies onde sombreamento natural causou redução da altura, o sombreamento artificial, em geral, causou também redução em relação à radiação plena (Fig. 3.16). Nas espécies *B. forficata* subsp. *pruinosa* (Fig. 3.5A), *S. parahyba* (Fig. 3.7A), *P. gonoacantha* (Fig. 3.8A) e *H. courbaril* (Fig. 3.15A), efeitos de sombreamento natural e artificial foram semelhantes.. Em *S. macranthera* (Fig. 3.6A) e *E. leiocarpa* (Fig. 3.12A), embora sombreamento artificial e natural não tenham diferido estatisticamente entre si, o sombreamento artificial não chegou a diferir do tratamento de radiação plena. Já em *C. glazioui* (Fig. 3.3A), o efeito de sombreamento artificial foi menos acentuado que o de sombreamento natural. Em *C. speciosa*, efeitos opostos de sombreamento artificial e natural foram observados: enquanto sombreamento natural causou redução de altura, sombreamento artificial promoveu aumento em relação à radiação plena (Fig. 3.10A). Já em *F. guaranitica*, enquanto o sombreamento natural promoveu aumento de altura, o sombreamento artificial não teve o mesmo efeito, sendo estatisticamente semelhante ao tratamento de radiação plena (Fig. 3.11A).

Como pode ser observado na Figura 3.16, as plantas das espécies *T. micrantha* (Fig. 3.2A), *C. glazioui* (Fig. 3.3A) e *S. parahyba* (Fig. 3.7A) apresentaram maior crescimento em altura quando cultivadas sob radiação plena do que quando cultivadas em casa de vegetação. Esta tendência, embora não estatisticamente significativa, também esteve presente em *S. granuloso-leprosum* (Fig. 3.1A) e *P. gonoacantha* (Fig. 3.8A). Por outro lado, nas plantas de *C. speciosa* (Fig. 3.10A) e *M. peruiferum* (Fig. 3.14A), maior crescimento em altura ocorreu sob casa de vegetação em comparação à radiação plena, tendência que esteve presente, embora também não estatisticamente significativa, em *F. guaranitica* (Fig. 3.11A) e *H. courbaril* (Fig. 3.15A).

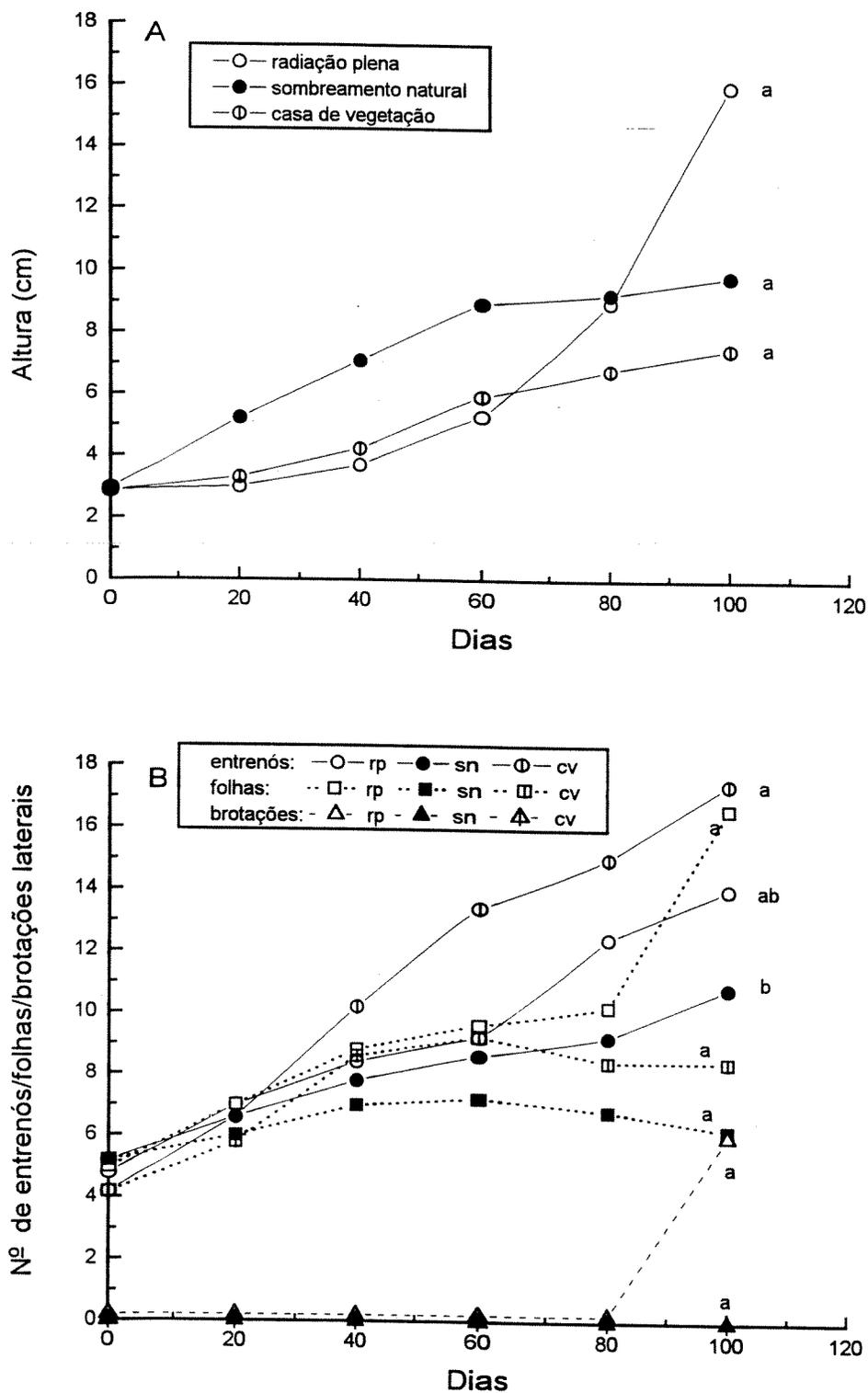


Figura 3.1 - Curvas de A) crescimento em altura e B) número de entrenós, folhas e brotações laterais de plantas de *Solanum granuloso-leprosum* cultivadas sob condições de radiação plena (rp), sombreamento natural (sn) e casa de vegetação (cv).

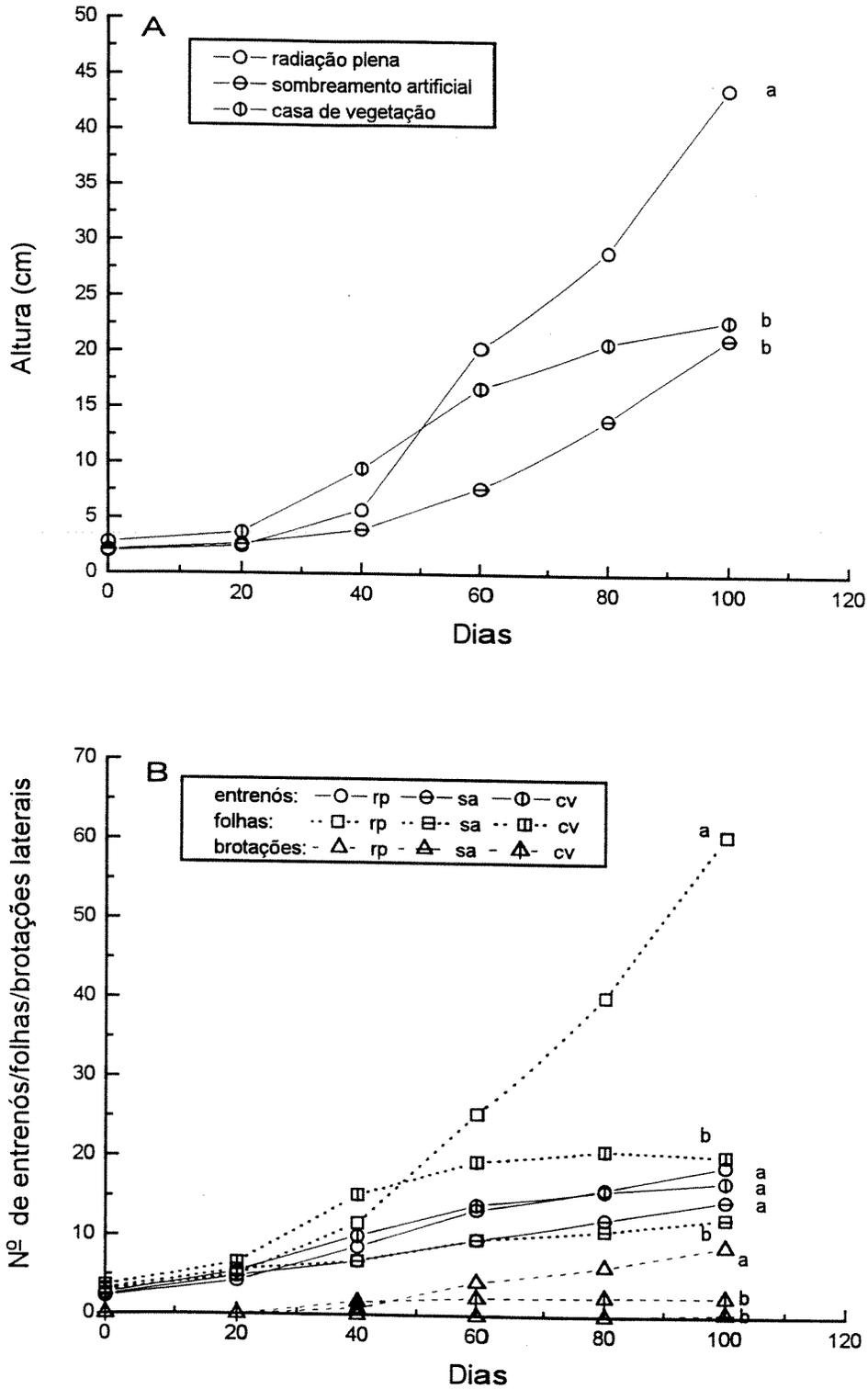


Figura 3.2 - Curvas de A) crescimento em altura e B) número de entrenós, folhas e brotações laterais de plantas de *Trema micrantha* cultivadas sob condições de radiação plena (rp), sombreamento artificial (sa) e casa de vegetação (cv).

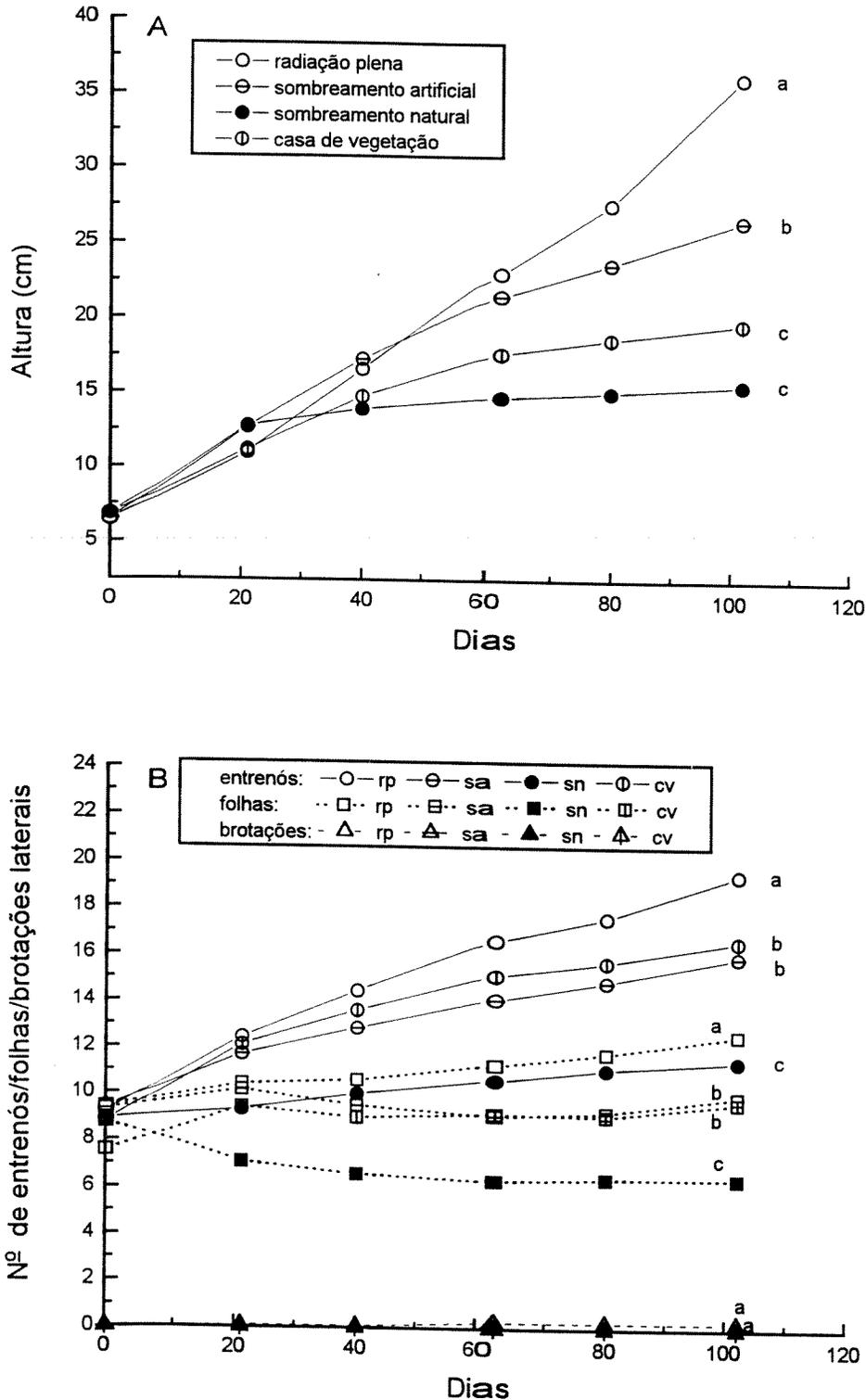


Figura 3.3 - Curvas de A) crescimento em altura e B) número de entrenós, folhas e brotações laterais de plantas de *Cecropia glazioui* cultivadas sob condições de radiação plena (rp), sombreamento artificial (sa), sombreamento natural (sn) e casa de vegetação (cv).

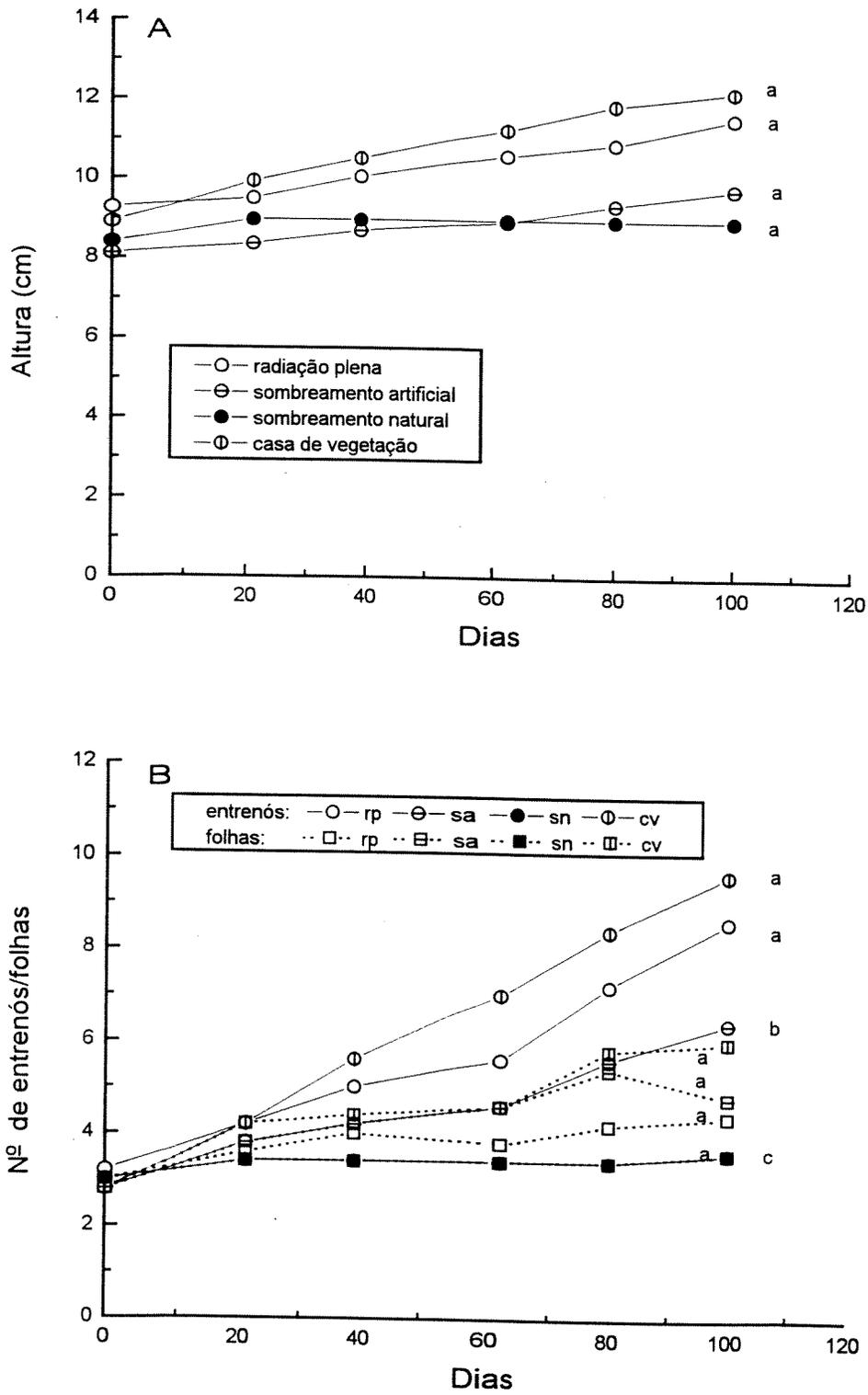


Figura 3.4 - Curvas de A) crescimento em altura e B) número de entrenós e folhas de plantas de *Croton priscus* cultivadas sob condições de radiação plena (rp), sombreamento artificial (sa), sombreamento natural (sn) e casa de vegetação.

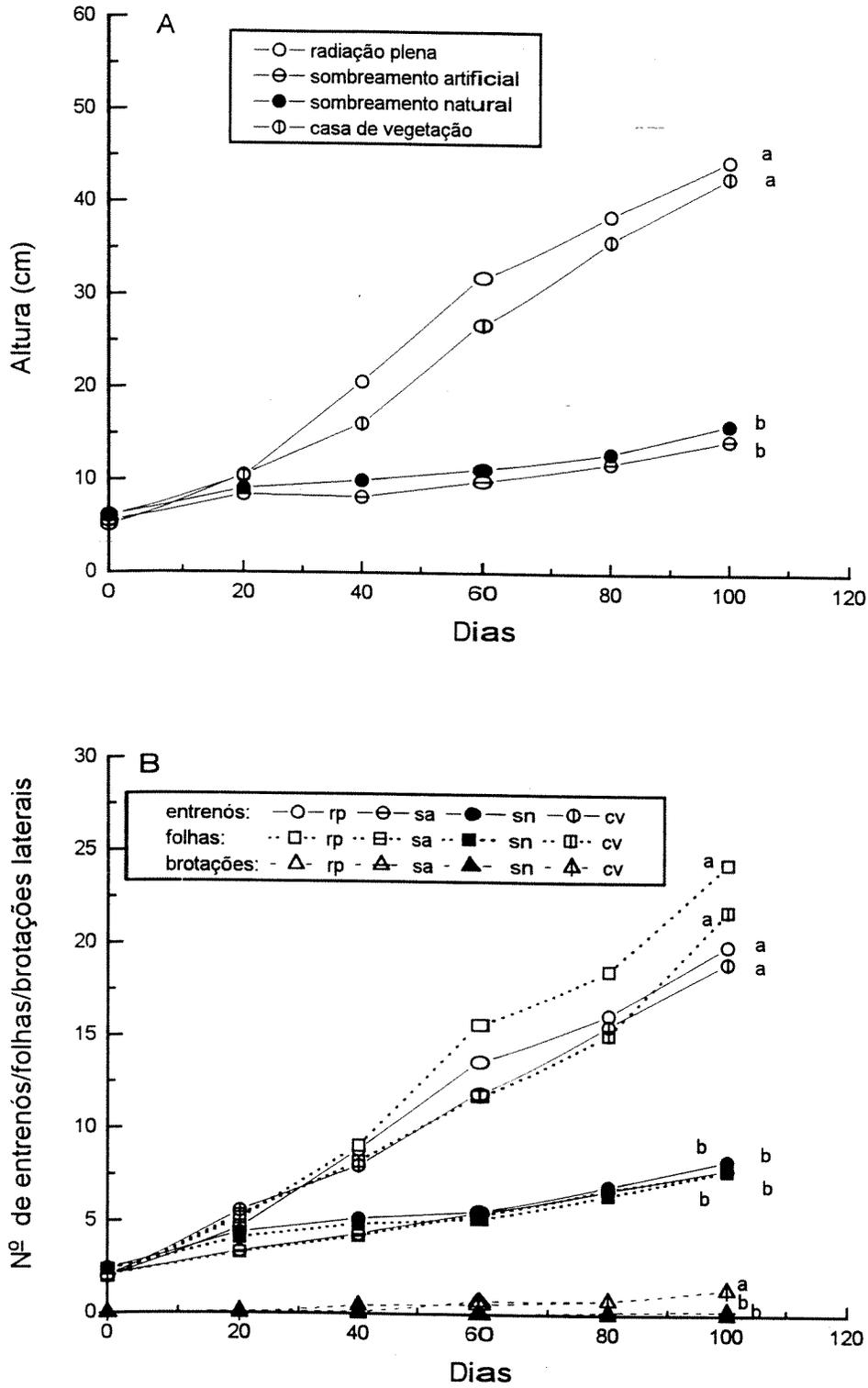


Figura 3.5 - Curvas de A) crescimento em altura e B) número de entrenós, folhas e brotações laterais de plantas de *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa* cultivadas sob condições de radiação plena (rp), sombreamento artificial (sa), sombreamento natural (sn) e casa de vegetação (cv).

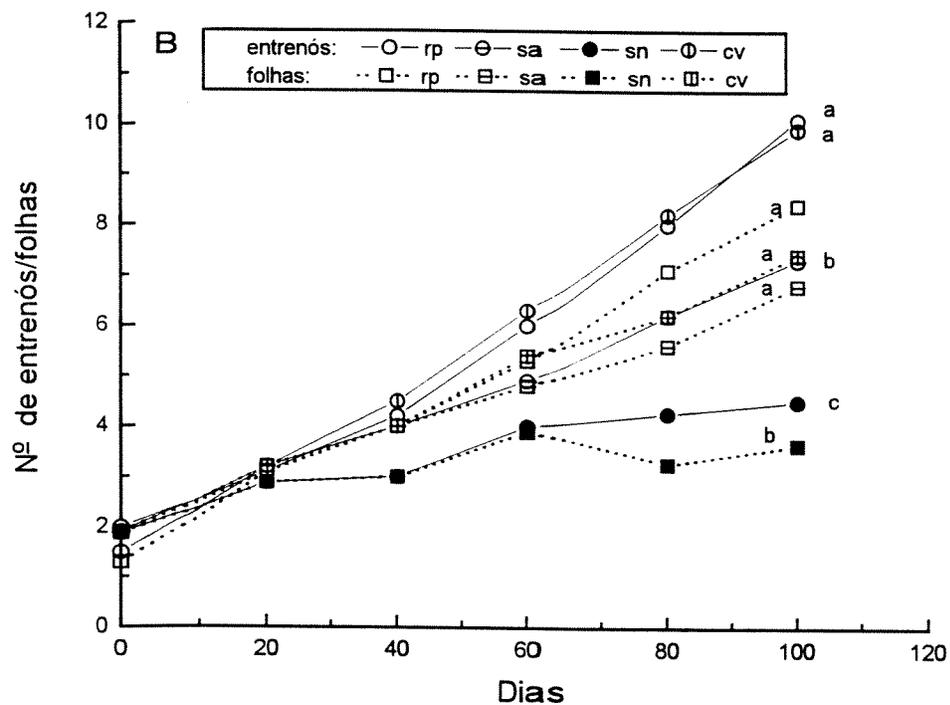
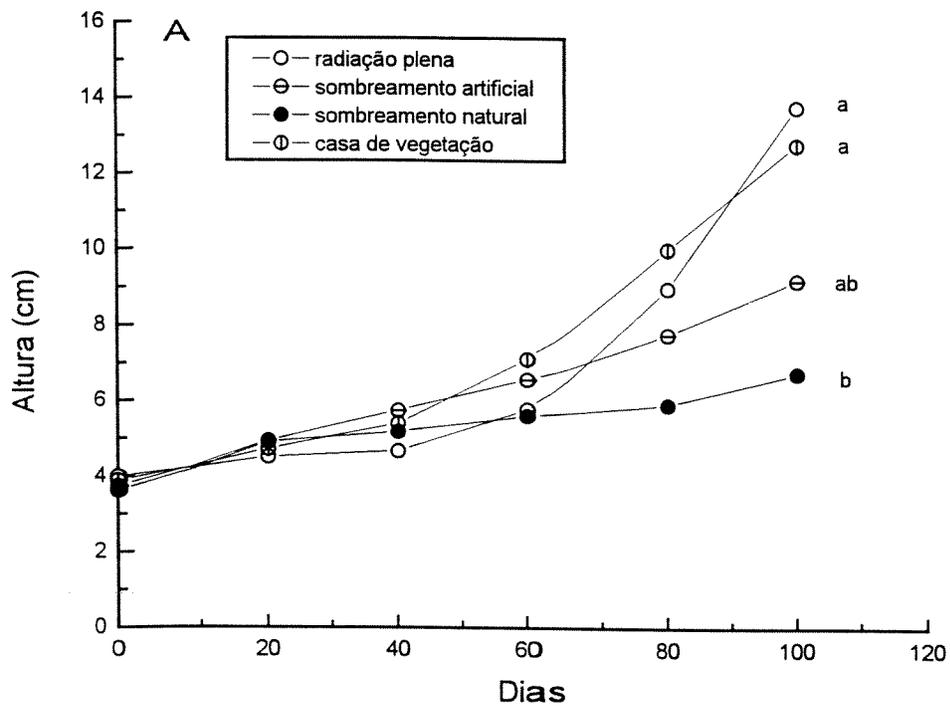


Figura 3.6 - Curvas de A) crescimento em altura e B) número de entrenós e folhas de plantas de *Senna macranthera* cultivadas sob condições de radiação plena (rp), sombreamento artificial (sa), sombreamento natural (sn) e casa de vegetação (cv).

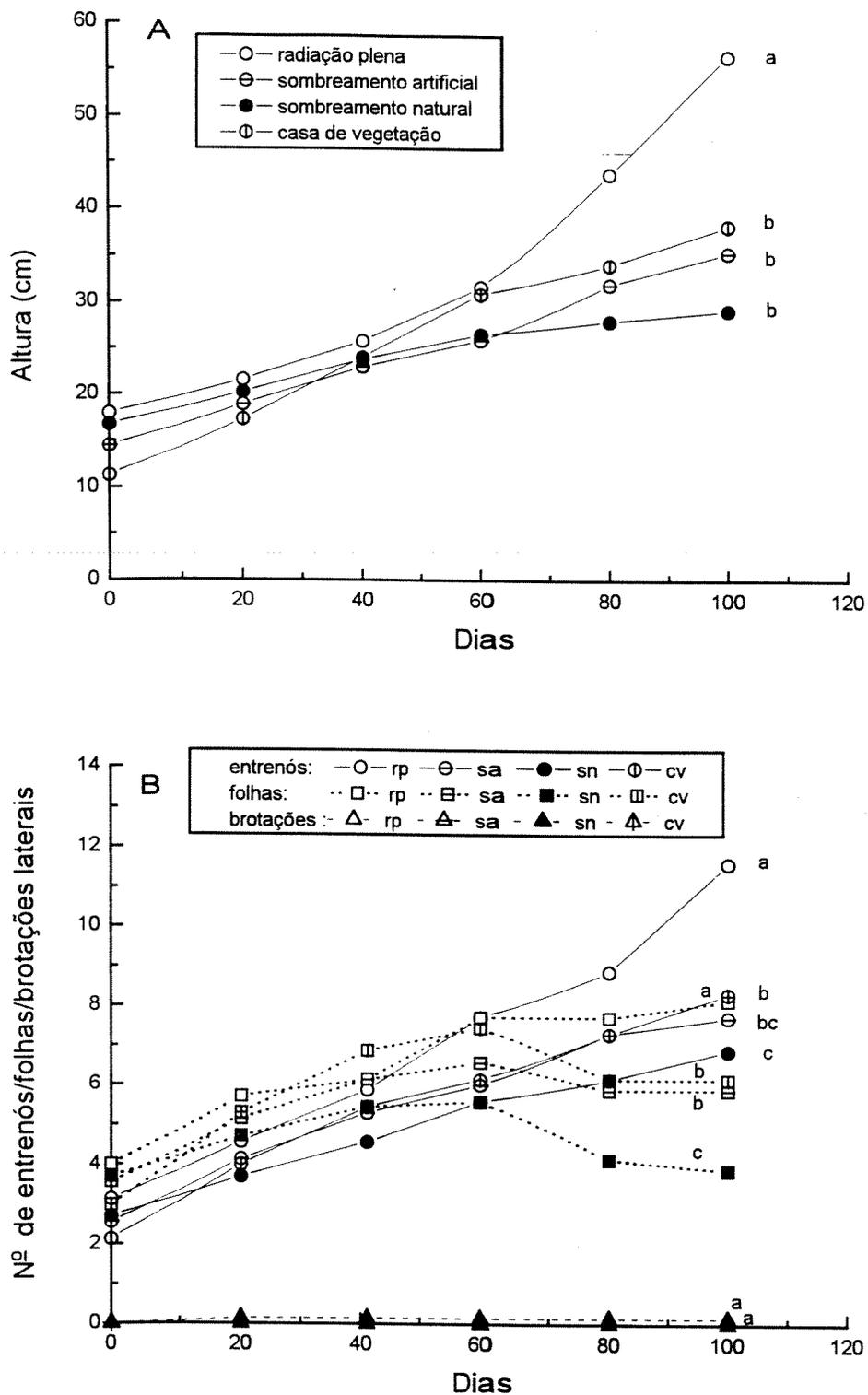


Figura 3.7 - Curvas de A) crescimento em altura e B) número de entrenós, folhas e brotações laterais de plantas de *Schizolobium parahyba* cultivadas sob condições de radiação plena (rp), sombreamento artificial (sa), sombreamento natural (sn) e casa de vegetação (cv).

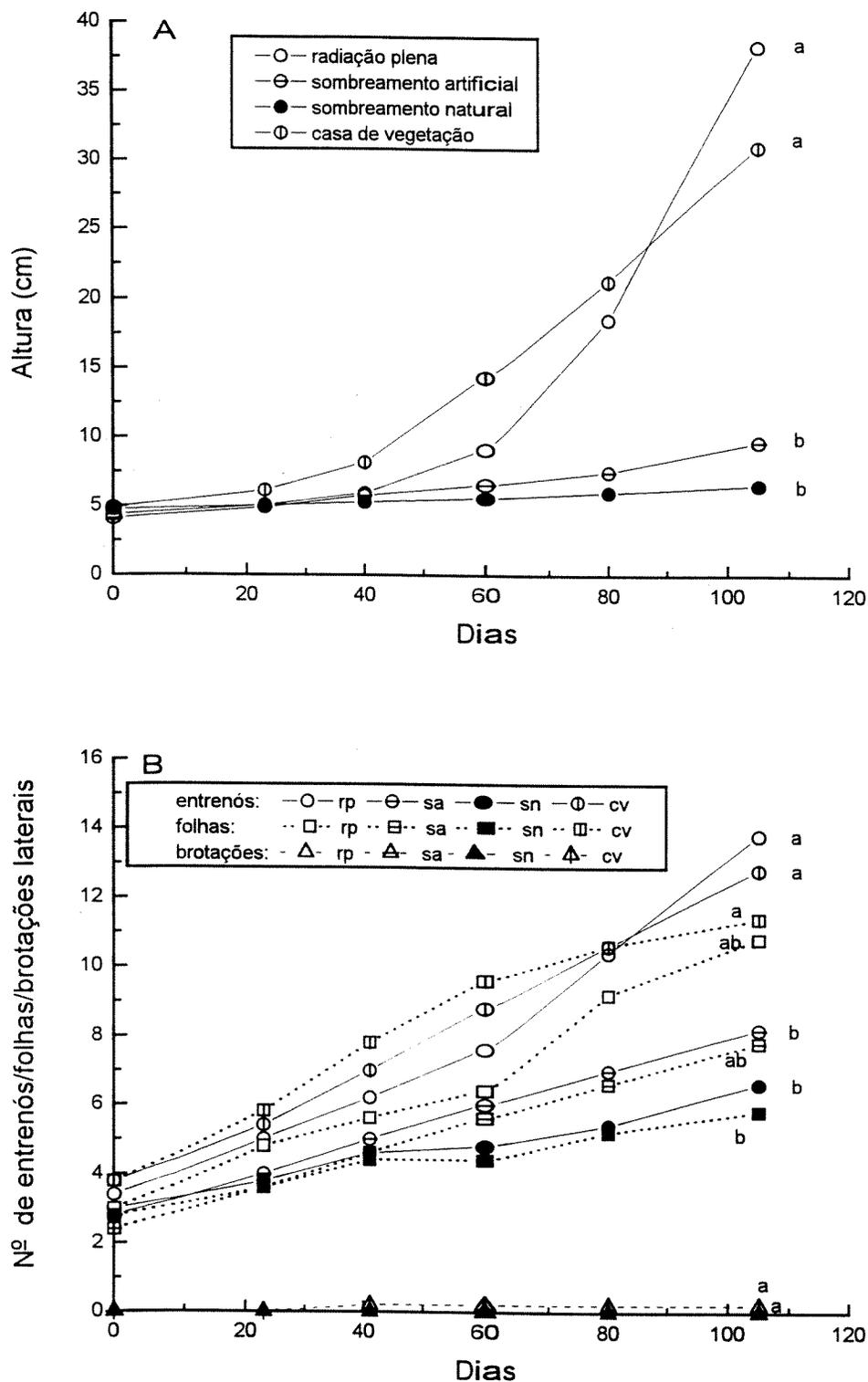


Figura 3.8 - Curvas de A) crescimento em altura e B) número de entrenós, folhas e brotações laterais de plantas de *Piptadenia gonoacantha* cultivadas sob condições de radiação plena (rp), sombreamento artificial (sa), sombreamento natural (sn) e casa de vegetação (cv).

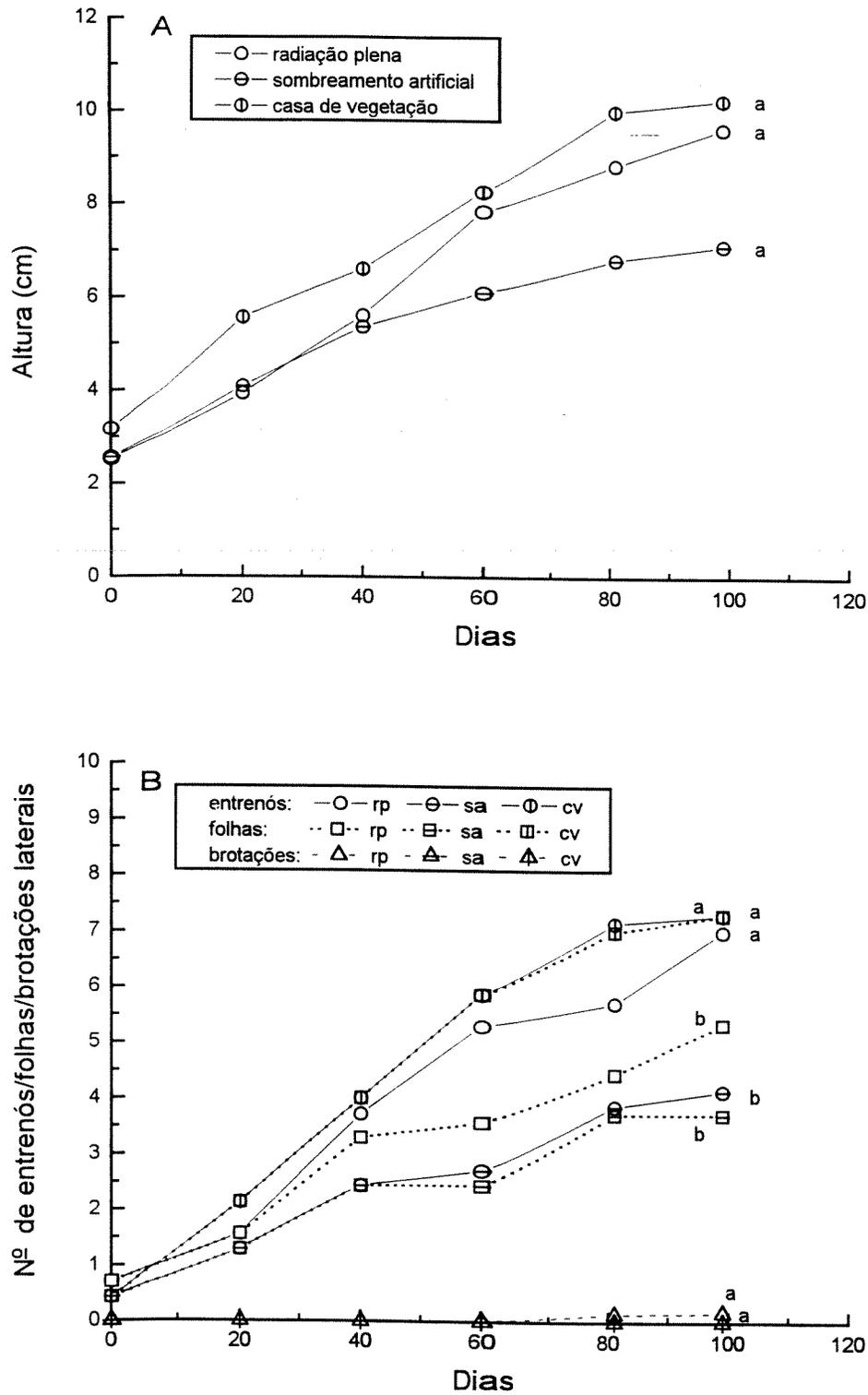


Figura 3.9 - Curvas de A) crescimento em altura e B) número de entrenós, folhas e brotações laterais de plantas de *Pseudobombax grandiflorum* cultivadas sob condições de radiação plena (rp), sombreamento artificial (sa) e casa de vegetação (cv).

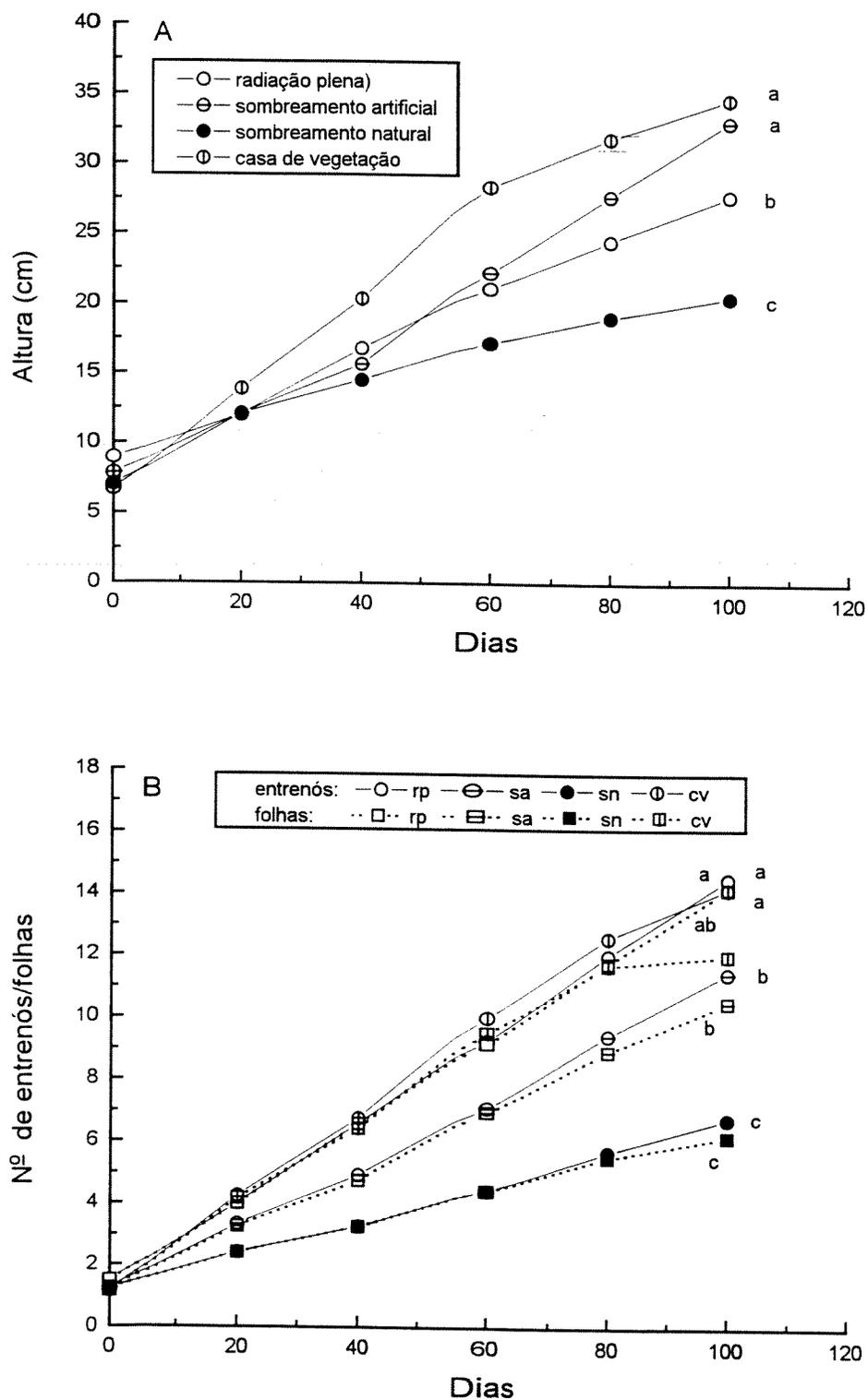


Figura 3.10 - Curvas de A) crescimento em altura e B) número de entrenós e folhas de plantas de *Chorisia speciosa* cultivadas sob condições de radiação plena (rp), sombreamento artificial (sa), sombreamento natural (sn) e casa de vegetação (cv).

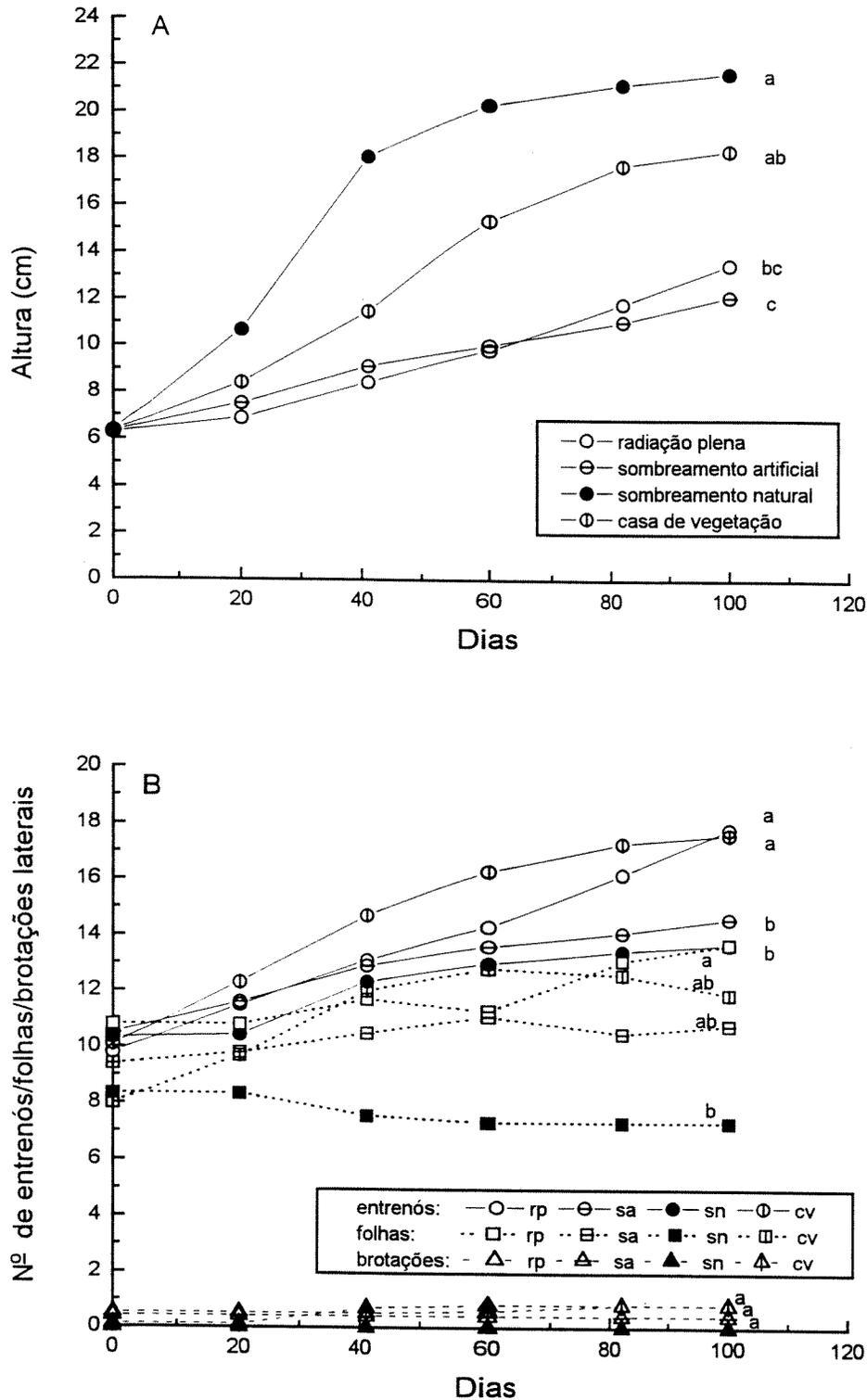


Figura 3.11 - Curvas de A) crescimento em altura e B) número de entrenós, folhas e brotações laterais de plantas de *Ficus guaranitica* cultivadas sob condições de radiação plena (rp), sombreamento artificial (sa), sombreamento natural (sn) e casa de vegetação (cv).

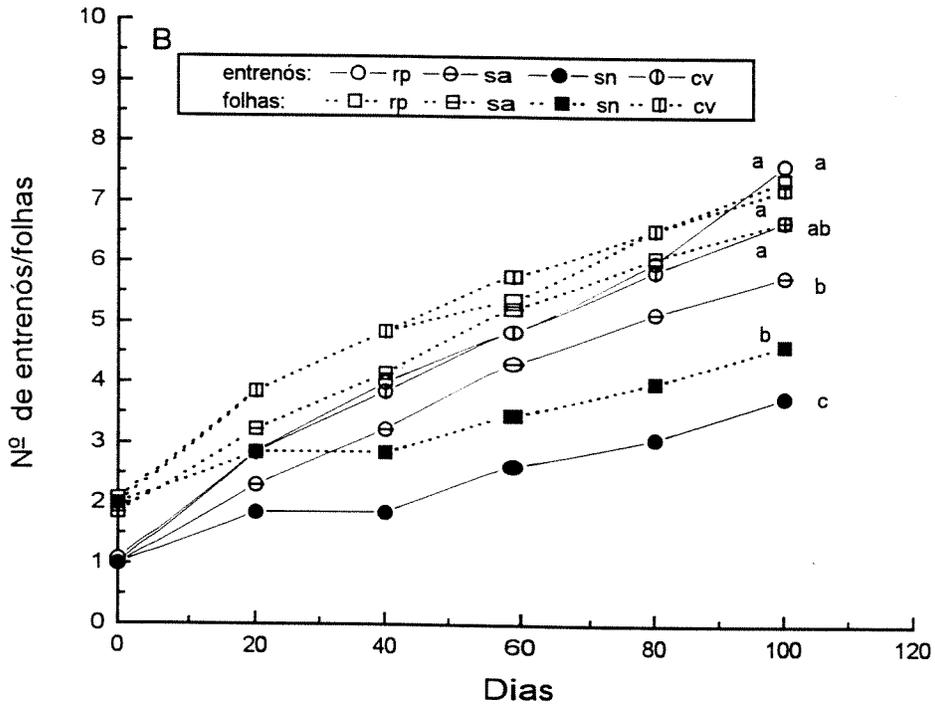
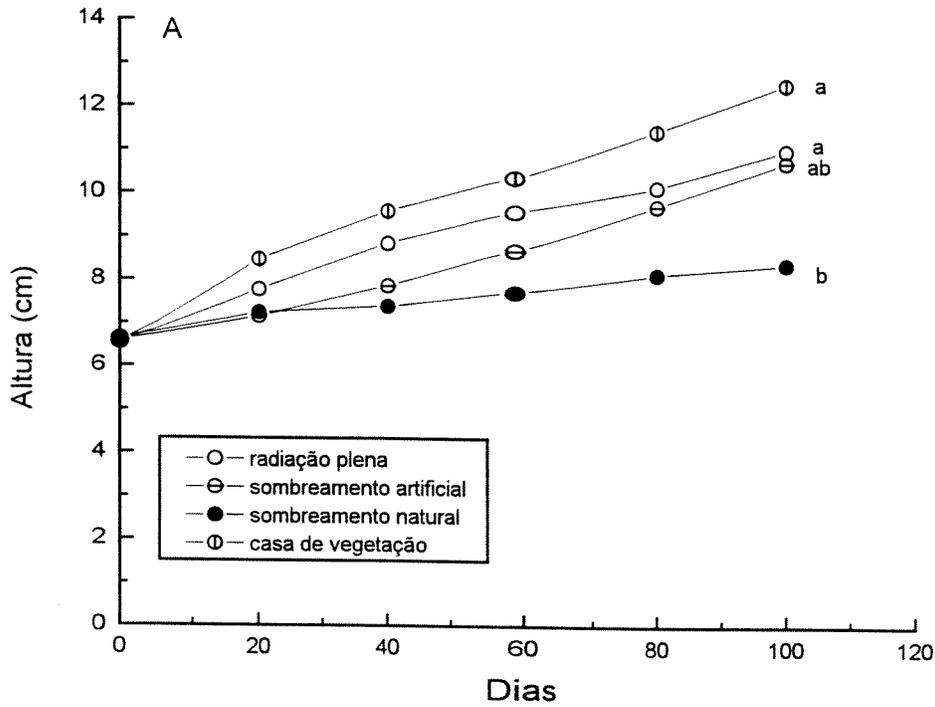


Figura 3.12 - Curvas de A) crescimento em altura e B) número de entrenós e folhas de plantas de *Esenbeckia leiocarpa* cultivadas sob condições de radiação plena (rp), sombreamento artificial (sa), sombreamento natural (sn) e casa de vegetação (cv).

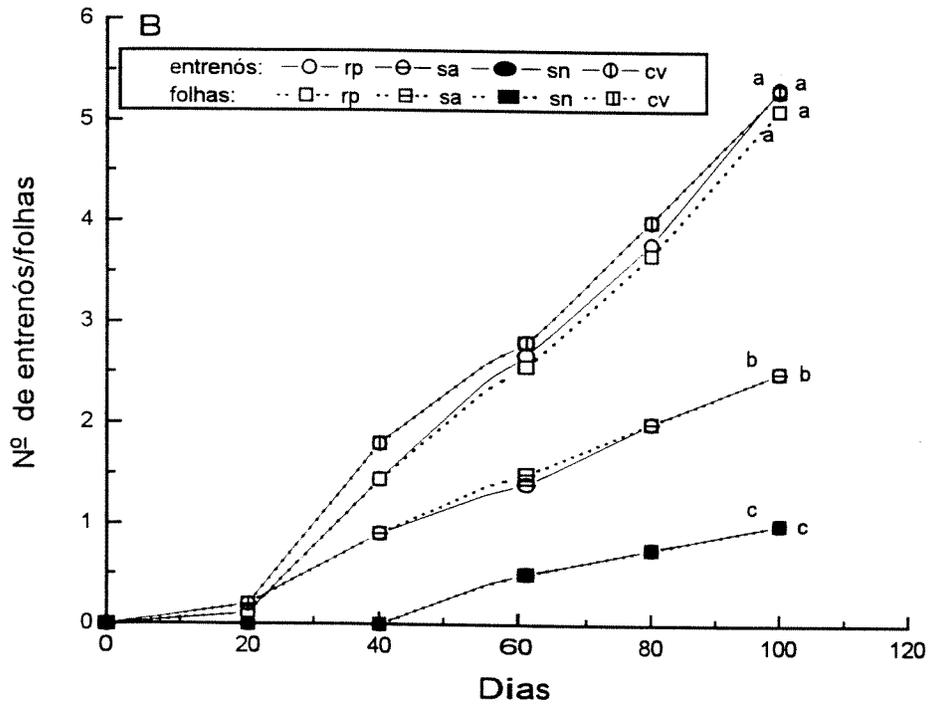
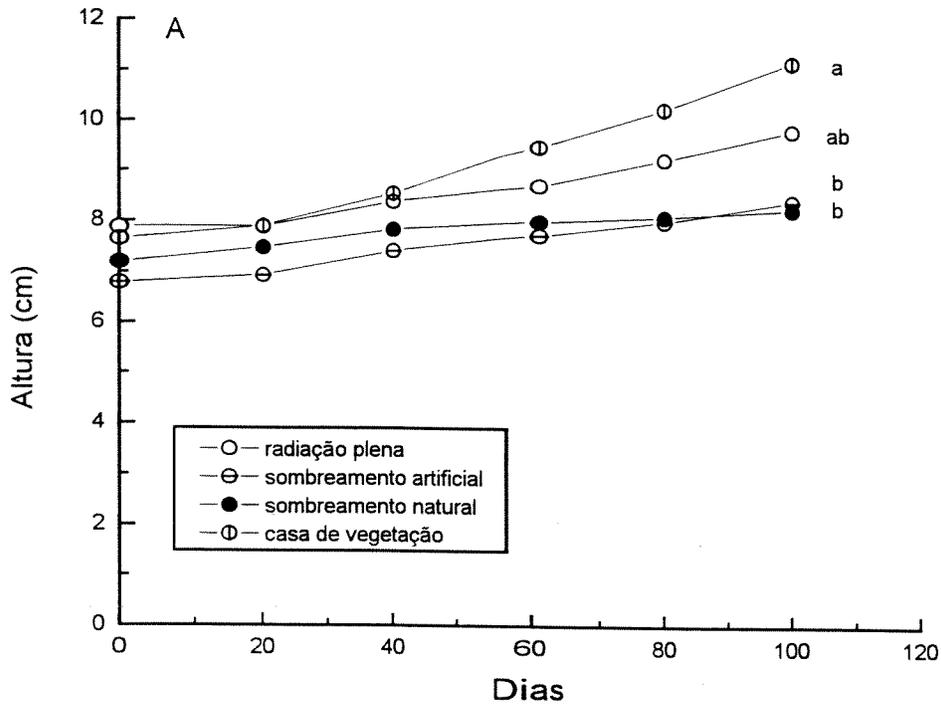


Figura 3.13 - Curvas de A) crescimento em altura e B) número de entrenós e folhas de plantas de *Pachystroma longifolium* cultivadas sob condições de radiação plena (rp), sombreamento artificial (sa), sombreamento natural (sn) e casa de vegetação (cv).

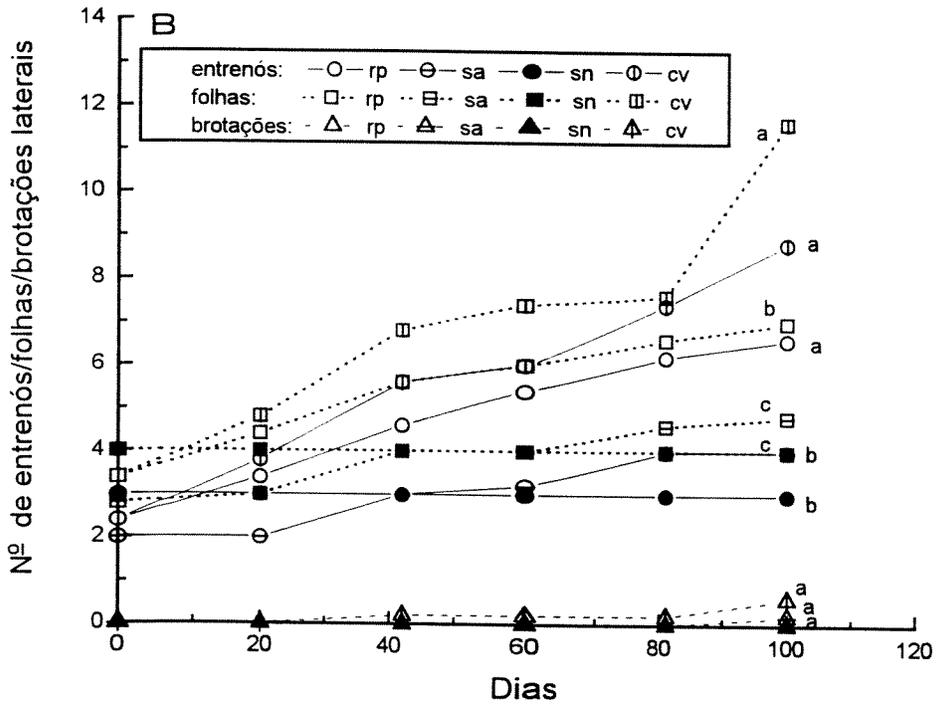
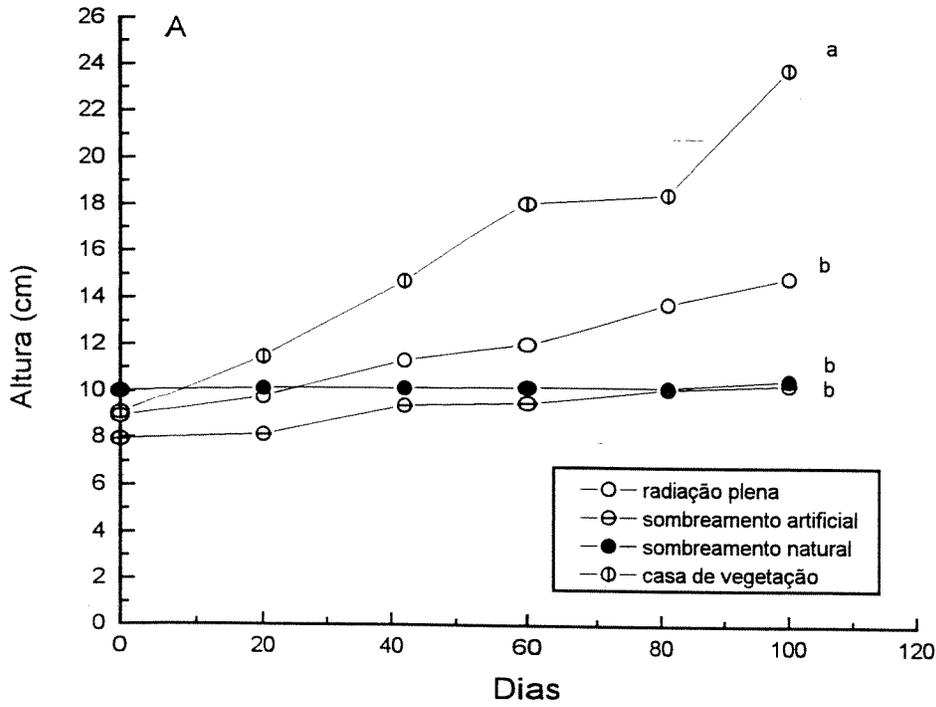


Figura 3.14 - Curvas de A) crescimento em altura e B) número de entrenós, folhas e brotações laterais de plantas de *Myroxylon peruiferum* cultivadas sob condições de radiação plena (rp), sombreamento artificial (sa), sombreamento natural (sn) e casa de vegetação (cv).

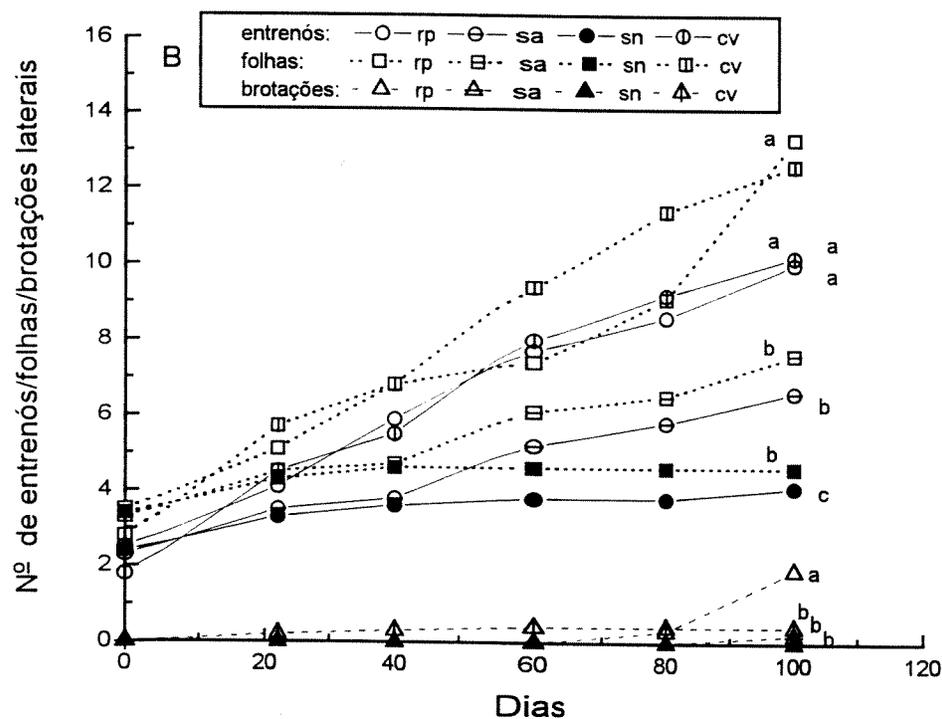
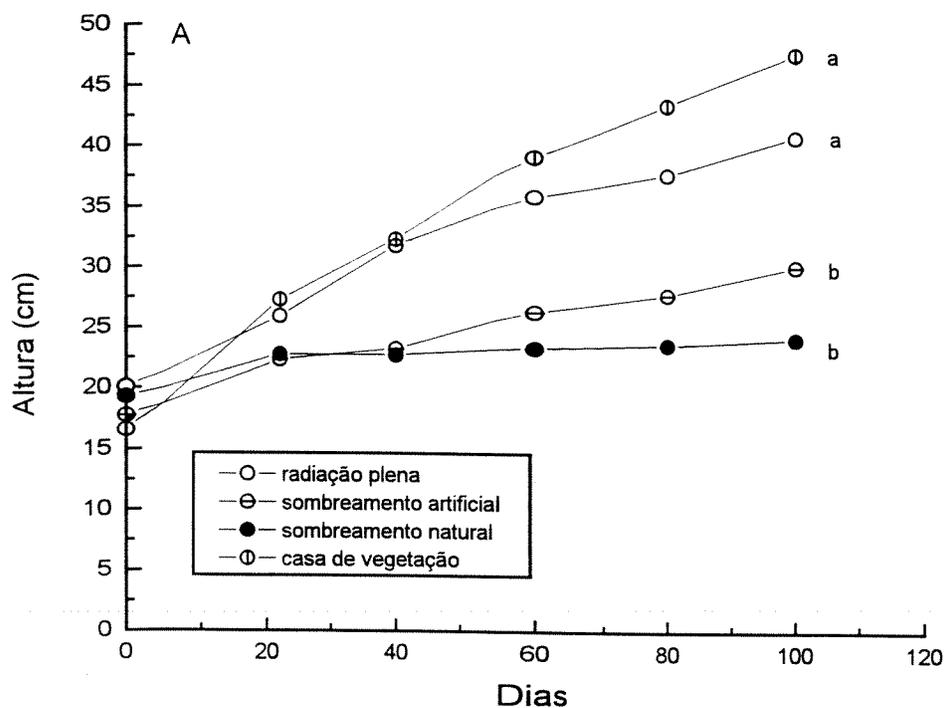


Figura 3.15 - Curvas de A) crescimento em altura e B) número de entrenós, folhas e brotações laterais de plantas de *Hymenaea courbaril* cultivadas sob condições de radiação plena (rp), sombreamento artificial (sa), sombreamento natural (sn) e casa de vegetação (cv).

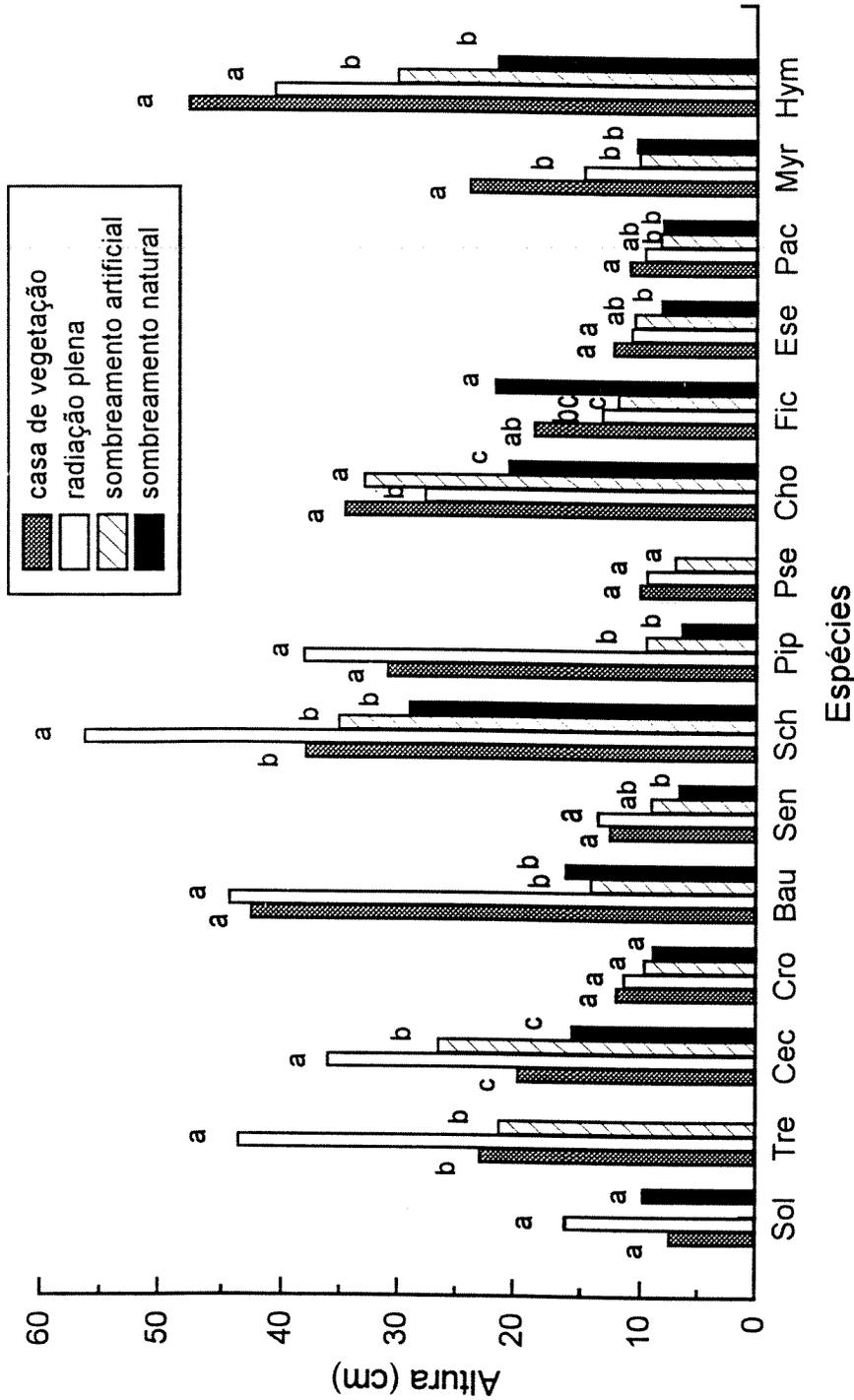


Figura 3.16- Altura das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas em condições de casa de vegetação, radiação plena, sombreamento artificial e sombreamento natural. Medidas aos 100 dias de tratamento. Sol= *Solanum granuloso-leprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glaziovii*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parahyba*, Pip= *Piptadenia gonoacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

Comparando-se as espécies através do aumento proporcional em altura em relação à altura inicial apresentada, plantas de *T. micrantha* destacaram-se por apresentar grande crescimento neste aspecto, principalmente sob condições de radiação plena (Fig. 3.17). Plantas de *S. parahyba* e *H. courbaril*, a despeito de apresentarem valores absolutos altos em altura (Fig. 3.16), apresentaram relativamente um pequeno aumento neste parâmetro (Fig. 3.17), devido às suas maiores alturas iniciais (Tabela 3.2). *B. forficata* subsp. *pruinosa* e *P. gonoacantha* também apresentaram uma razão altura final/inicial alta, enquanto que os menores valores foram os apresentados em ordem crescente pelas espécies *C. priscus*, *P. longifolium*, *M. peruíferum*, *E. leiocarpa* e *H. courbaril*, tomando-se como base o tratamento de radiação plena (Fig. 3.17).

O sombreamento natural causou, sem exceção, redução do número de entrenós de plantas cultivadas sob esta condição (Fig. 3.18; Fig. 3.1B a 3.15B). Com exceção de *T. micrantha* (Fig. 3.2B), sombreamento artificial também causou diminuição do número de entrenós em relação às plantas crescidas sob radiação plena. Em algumas espécies, ambos os tipos de sombreamento causaram igual redução no número de entrenós, casos de *B. forficata* subsp. *pruinosa* (Fig. 3.5B), *S. parahyba* (Fig. 3.7B), *P. gonoacantha* (Fig. 3.8B), *F. guaranitica* (Fig. 3.11B) e *M. peruíferum* (Fig. 3.14B). Nas outras espécies, no entanto, o sombreamento natural causou uma redução mais acentuada neste parâmetro, como pode ser observado para *C. glazioui* (Fig. 3.3B), *C. priscus* (Fig. 3.4B), *S. macranthera* (Fig. 3.6B), *C. speciosa* (Fig. 3.10B), *E. leiocarpa* (Fig. 3.12B), *P. longifolium* (Fig. 3.13B) e *H. courbaril* (Fig. 3.15B). Número de entrenós se mostrou igual para plantas cultivadas em casa de vegetação e radiação plena (Fig. 3.18), com exceção de *C. glazioui* (Fig. 3.3B) e *S. parahyba* (Fig. 3.7B), com maior número de entrenós sob o tratamento de radiação plena.

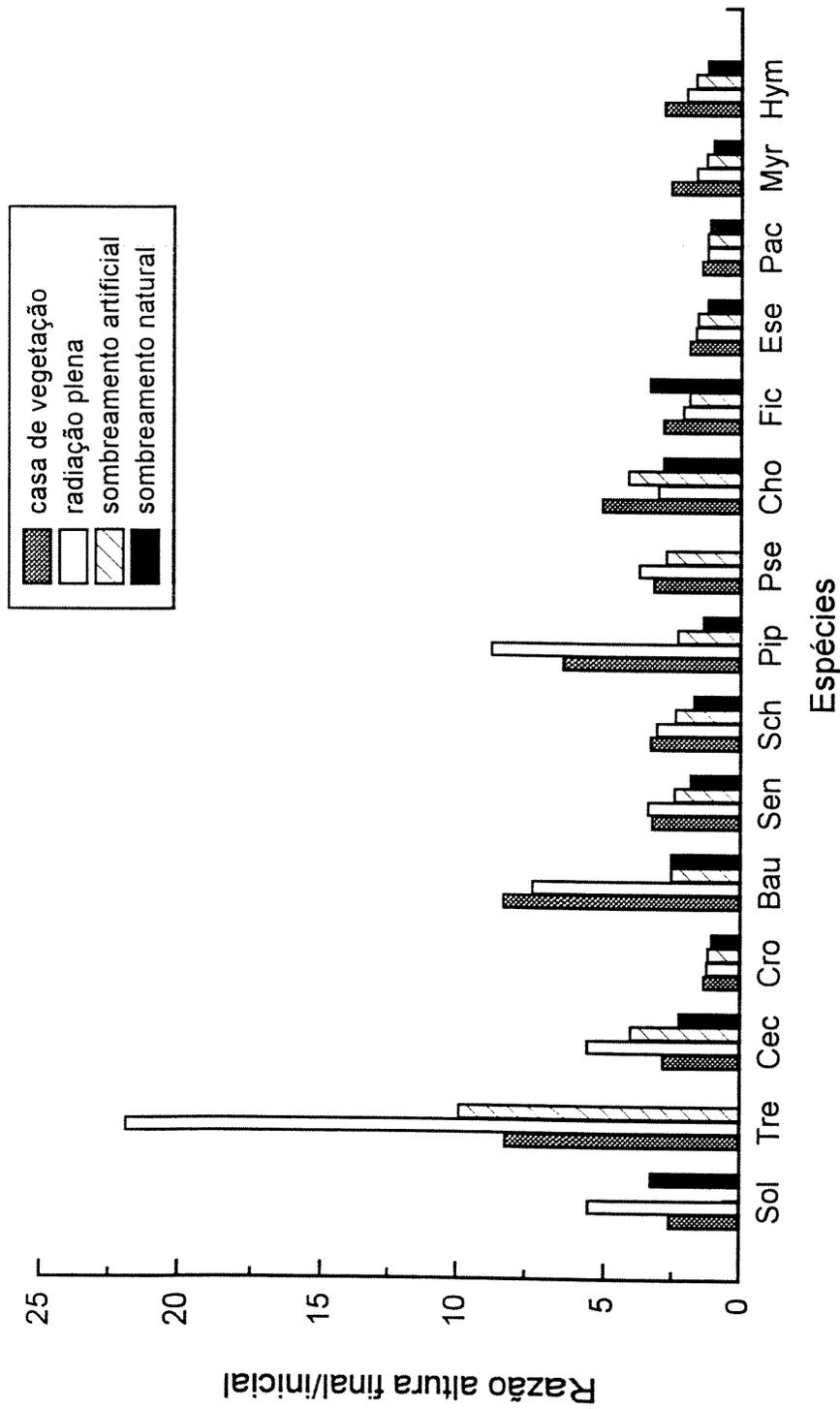


Figura 3.17 - Proporção da altura final em relação à inicial das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas em condições de casa de vegetação, radiação plena, sombreamento artificial e sombreamento natural. Sol= *Solanum granuloso-leprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glaziosi*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parahyba*, Pip= *Piptadenia gonoacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

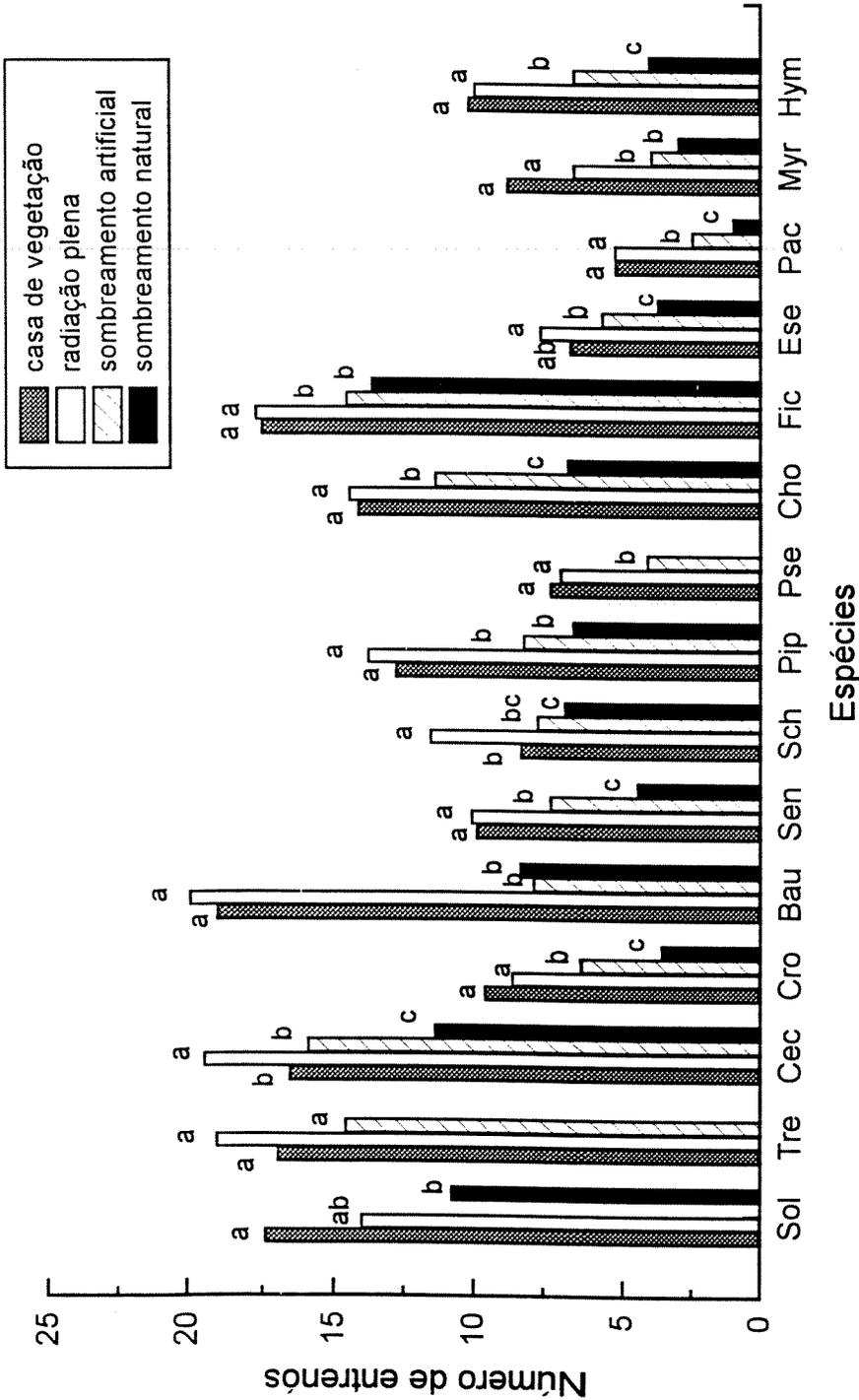


Figura 3.18 - Número de entrenós das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas em condições de casa de vegetação, radiação plena, sombreamento artificial e sombreamento natural. Medidas aos 100 dias de tratamento. Sol= *Solanum granuloso-leprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glaziosi*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parathyba*, Pip= *Piptadenia gonoacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

Em muitos casos, não foi observado o mesmo padrão de alteração na altura final e no número final de entrenós sob as diferentes condições experimentais (Figs. 3.16 e 3.18). Por exemplo, em *S. macranthera*, *E. leiocarpa* e *H. courbaril*, altura final sob ambos os tratamentos de sombreamento foi estatisticamente semelhante, ao passo que o número de entrenós foi mais acentuadamente reduzido sob sombreamento natural. Em *F. guaranitica*, a despeito da maior altura sob sombreamento natural, o número de entrenós foi reduzido em relação à radiação plena. *C. priscus* e *P. grandiflorum* não apresentaram diferenças de altura entre os tratamentos, mas estas foram encontradas em relação ao número de entrenós.

O comprimento médio estimado dos entrenós para as plantas cultivadas sob as diferentes condições experimentais refletiu estas diferenças no padrão de modificações de altura e do número de entrenós (Tabela 3.4). Nos casos citados de *E. leiocarpa*, *H. courbaril*, *F. guaranitica* e *C. priscus*, entrenós apresentaram comprimento médio maior no tratamento de sombreamento natural, apesar de que, em *S. macranthera* e *P. grandiflorum*, diferenças significativas não foram detectadas. Nos demais casos, a tendência é dos entrenós sob condição de sombreamento serem maiores ou iguais aos do tratamento de radiação plena, com exceção dos casos de *T. micrantha*, *C. glazioui* e *P. gonoacantha*, onde ocorreu redução do comprimento médio dos entrenós sob uma ou ambas as condições de sombreamento (Tabela 3.4)

Os valores de comprimento de um entrenó selecionado, no entanto, não correlacionaram com as tendências apresentadas pelo comprimento médio de entrenós, apresentando, muitas vezes, padrões diferentes ou até mesmo opostos (Tabela 3.5).

Plantas de algumas das espécies apresentaram o desenvolvimento de gemas axilares, que originaram brotações laterais (Fig. 3.1B, 3.2B, 3.3B, 3.5B, 3.7B, 3.8B, 3.9B, 3.11B, 3.14B,

Tabela 3.4 - Comprimento médio estimado de entrenós das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas sob condições de casa de vegetação (CV), radiação plena (RP), sombreamento artificial (SA) e sombreamento natural (SN). Medidas aos 100 dias de tratamento.

Espécies	Comprimento médio de entrenós (cm)			
	CV	RP	SA	SN
<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	0,43b	1,06a	-	0,88ab
<i>Trema micrantha</i>	1,42b	2,28a	1,43b	-
<i>Cecropia glazioui</i>	1,17c	1,85a	1,67ab	1,36bc
<i>Croton priscus</i>	1,27b	1,36b	1,57b	2,58a
<i>Bauhinia forficata</i> subsp. <i>pruinosa</i>	2,16a	2,18a	1,81a	1,95a
<i>Senna macranthera</i>	2,13a	1,34a	1,26a	1,51a
<i>Schizolobium parahyba</i>	4,54a	4,88a	4,57a	4,22a
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	2,41a	2,73a	1,17b	1,01b
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	1,41a	1,41a	1,71a	-
<i>Chorisia speciosa</i>	2,49b	1,94c	2,90ab	3,90a
<i>Ficus guaranitica</i>	1,05b	0,77b	0,83b	1,60a
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	2,13c	1,85c	3,50b	8,25a
<i>Pachystroma longifolium</i>	1,89b	1,45c	1,88b	2,28a
<i>Myroxylon peruiferum</i>	2,71ab	2,27b	2,67ab	3,72a
<i>Hymenaea courbaril</i>	4,70b	4,14b	4,52b	5,98a

Tabela 3.5 - Comprimento de entrenó selecionado das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas sob condições de casa de vegetação (CV), radiação plena (RP), sombreamento artificial (SA) e sombreamento natural (SN). Medidas aos 100 dias de tratamento.

Espécies	Nº do entrenó medido	Comprimento do entrenó (cm)			
		CV	RP	SA	SN
<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	7	0,38a	0,82a	-	1,22a
<i>Trema micrantha</i>	5	1,24a	1,02a	0,84a	-
<i>Cecropia glazioui</i>	10	1,39b	1,64b	3,52a	1,20b
<i>Croton priscus</i>	3	0,50a	0,72a	0,50a	0,64a
<i>Bauhinia forficata</i> subsp. <i>pruinosa</i>	5	1,51a	1,67a	0,91a	0,97b
<i>Senna macranthera</i>	4	0,31c	0,38bc	0,78a	0,57ab
<i>Schizolobium parahyba</i>	5	5,80a	3,34b	4,09b	3,97b
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	5	0,64a	0,52a	0,62a	0,42a
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	3	0,54b	0,86ab	1,03a	-
<i>Chorisia speciosa</i>	5	2,87a	2,20ab	2,83a	1,53b
<i>Ficus guaranitica</i>	13	1,63a	0,96a	1,16a	1,23a
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	3	0,99a	1,02a	0,61b	0,40b
<i>Pachystroma longifolium</i>	1	0,55a	0,53ab	0,30b	0,30b
<i>Myroxylon peruiferum</i>	2	1,74a	1,36a	1,44a	2,06a
<i>Hymenaea courbaril</i>	3	4,18a	4,08a	3,88a	4,76a

3.15B). Embora este desenvolvimento de brotações laterais tenha sido pequeno na maioria dos casos, ele tendeu a ocorrer em maior proporção em plantas cultivadas ou em casa de vegetação ou em radiação plena (Fig. 3.1B, Fig. 3.2B, Fig. 3.5B, Fig. 3.15B). Em alguns casos, estas brotações laterais contribuíram significativamente para aumentar o número de folhas presentes nas plantas, como pode ser verificado em *S. granuloso-leprosum* (Fig. 3.1B) e *T. micrantha* (Fig. 3.2B) e em menor grau também em *M. peruiferum* (Fig. 3.14B) e *H. courbaril* (Fig. 3.15B).

3.4. Massa da matéria seca total e razão raiz/parte aérea

Plantas crescidas sob condições de sombreamento natural apresentaram massas de matéria seca total bastante reduzidas em relação à radiação plena (Fig. 3.19). Exceções foram os casos de *C. priscus*, *S. macranthera* e *M. peruiferum*, onde, apesar de uma tendência de menor massa sob sombreamento, diferenças significativas não foram encontradas. Estas também não foram detectadas em *S. granuloso-leprosum*, apesar da nítida redução na massa de matéria seca sob sombreamento. Sombreamento artificial causou redução semelhante na massa de matéria seca em comparação com o sombreamento natural. Em *E. leiocarpa*, sombreamento artificial não chegou a diferir de radiação plena.

Plantas de *T. micrantha*, *C. glazioui* e *S. parahyba* apresentaram crescimento significativamente superior em massa de matéria seca quando cultivadas sob condições de radiação plena em comparação ao cultivo em casa de vegetação. Por outro lado, plantas de *P. grandiflorum*, *F. guaranitica* e *M. peruiferum* apresentaram crescimento significativamente maior em casa de vegetação que em radiação plena, o mesmo ocorrendo, embora não significativamente, em *S. macranthera* (Fig. 3.19).

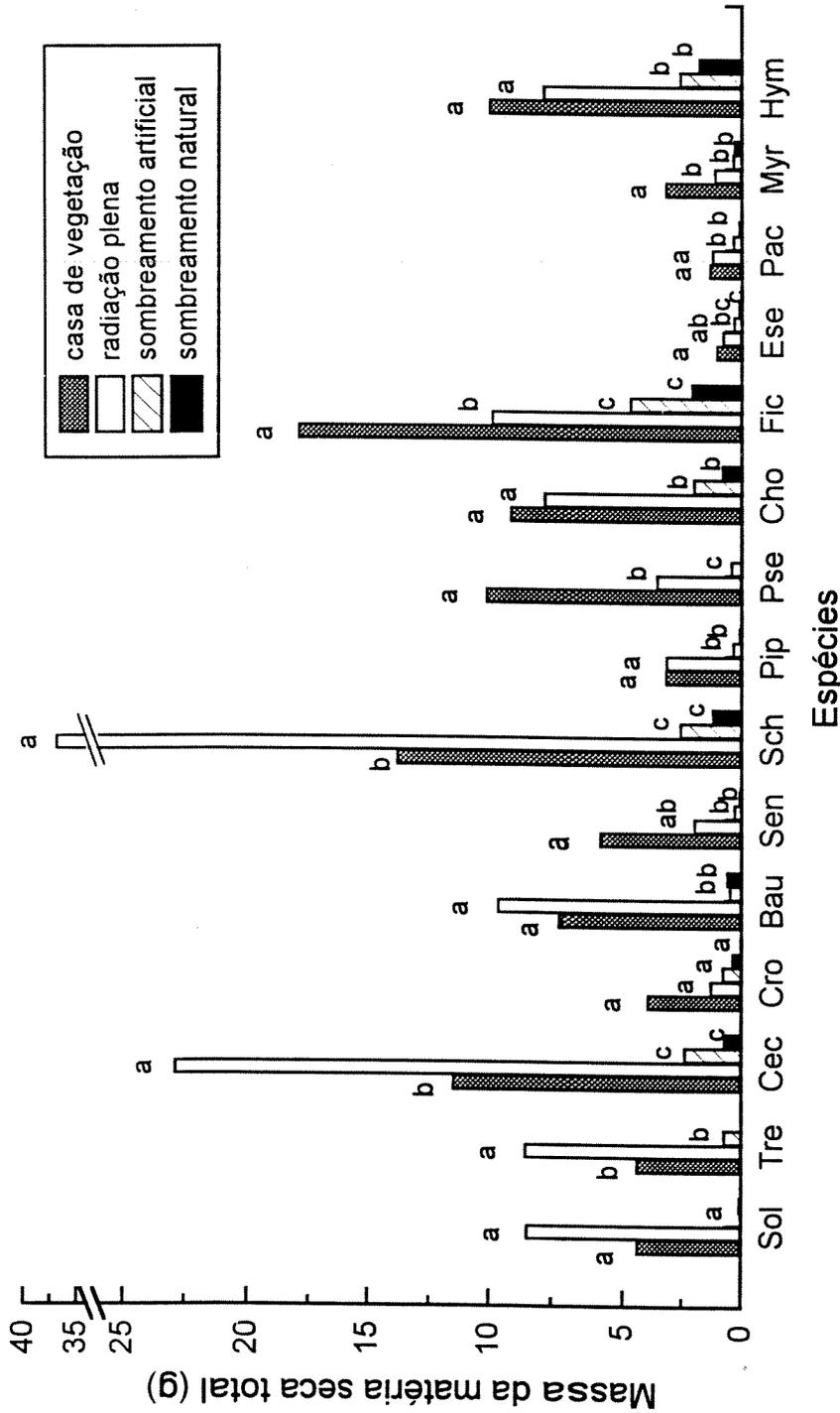


Figura 3.19 - Massa da matéria seca total das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas em condições de casa de vegetação, radiação plena, sombreamento artificial e sombreamento natural. Medidas aos 100 dias de tratamento. Sol= *Solanum granulosoleprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glazioui*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parahyba*, Pip= *Piptadenia gonocacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

As espécies *S. parahyba* e *C. glazioui* se destacaram pelos altos valores de massa de matéria seca atingidos aos 100 dias de cultivo sob condições de radiação plena. *F. guaranítica* também se destacou pelo seu crescimento em casa de vegetação. No entanto, em termos relativos à massa de matéria inicial, este grande destaque foi mostrado pelas plantas de *T. micrantha*, tanto em condições de casa de vegetação quanto de radiação plena (Fig. 3.20), devido à sua pequena massa inicial (Tabela 3.2). Plantas de *S. granuloso-leprosum* sob radiação plena, *P. grandiflorum* e *S. macranthera* sob casa de vegetação também apresentaram crescimento proporcional superior em relação às demais espécies. *F. guaranítica*, apesar de seu alto valor absoluto em massa aos 100 dias (Fig. 3.19) apresentou razão massa de matéria seca final/inicial bastante pequena. Esta razão também se mostrou bastante pequena para as plantas de *C. priscus*, *E. leiocarpa*, *P. longifolium*, *M. peruiferum* e *H. courbaril*. Praticamente em todas as espécies, crescimento em massa proporcional à massa inicial, sob condição de sombreamento natural, foi extremamente baixo (Fig. 3.20).

Em termos de crescimento entre raiz e parte aérea, sombreamento natural causou, em geral, redução na razão raiz/parte aérea em relação à radiação plena (Fig. 3.21). Em *S. granuloso-leprosum*, *C. priscus*, *S. parahyba*, *P. gonoacantha* e *E. leiocarpa*, diferenças na razão raiz/parte aérea não foram detectadas entre sombreamento natural e radiação plena, embora tenha existido tendência do valor ser menor sob a primeira condição e ter sido, de fato, significativamente menor sob sombreamento natural que sob casa de vegetação. *M. peruiferum* e *P. longifolium* constituíram-se em exceções, a primeira por apresentar valores semelhantes de razão raiz/parte aérea em todas as condições experimentais e a segunda por apresentar aumento desta razão sob sombreamento natural. Sombreamento artificial teve mesmo efeito que sombreamento natural,

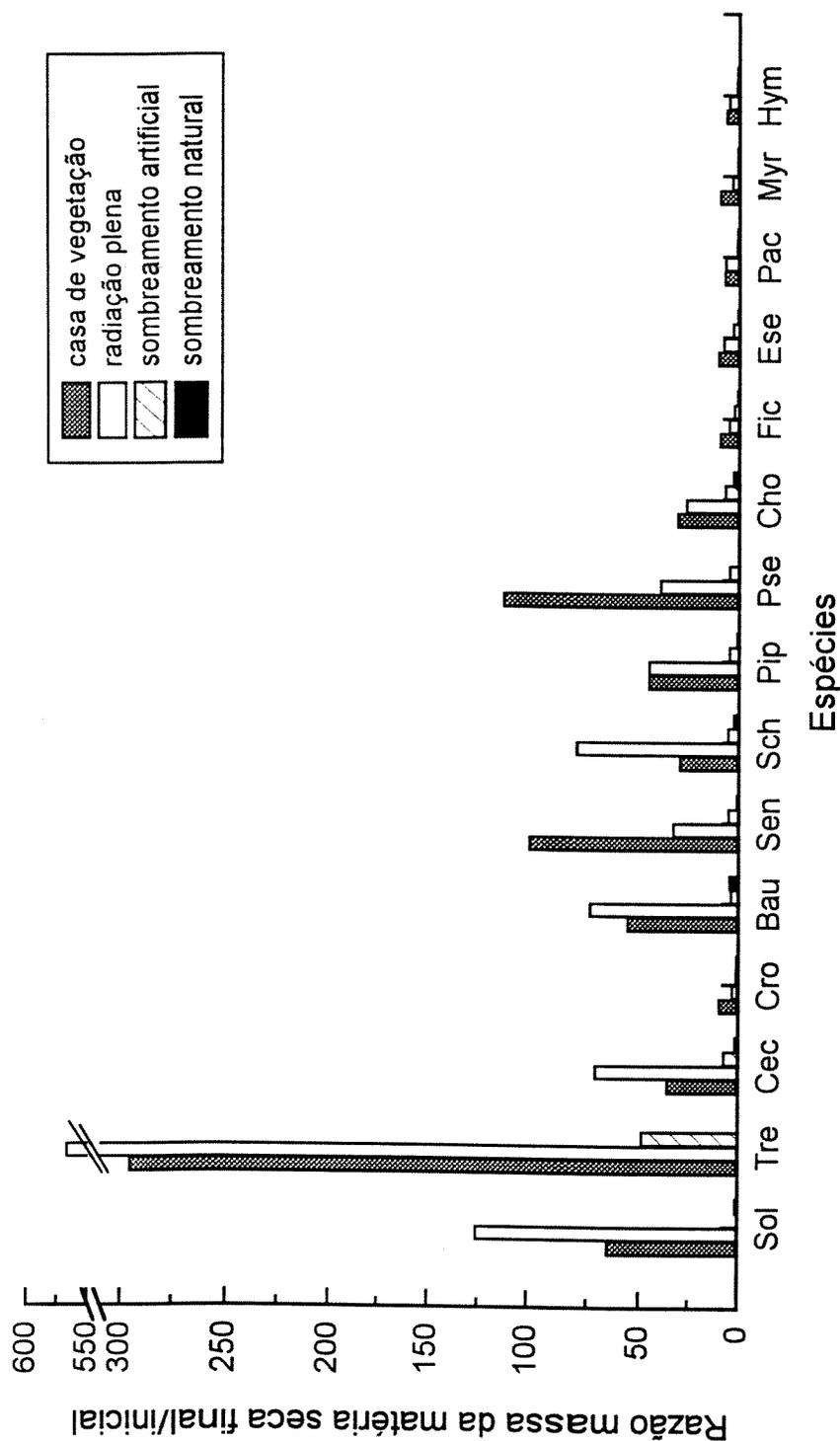


Figura 3.20 - Proporção da massa da matéria seca final em relação à inicial das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas em condições de casa de vegetação, radiação plena, sombreamento artificial e sombreamento natural. Sol= *Solanum granuloso-leprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glazioui*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parathyba*, Pip= *Piptadenia gonoacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

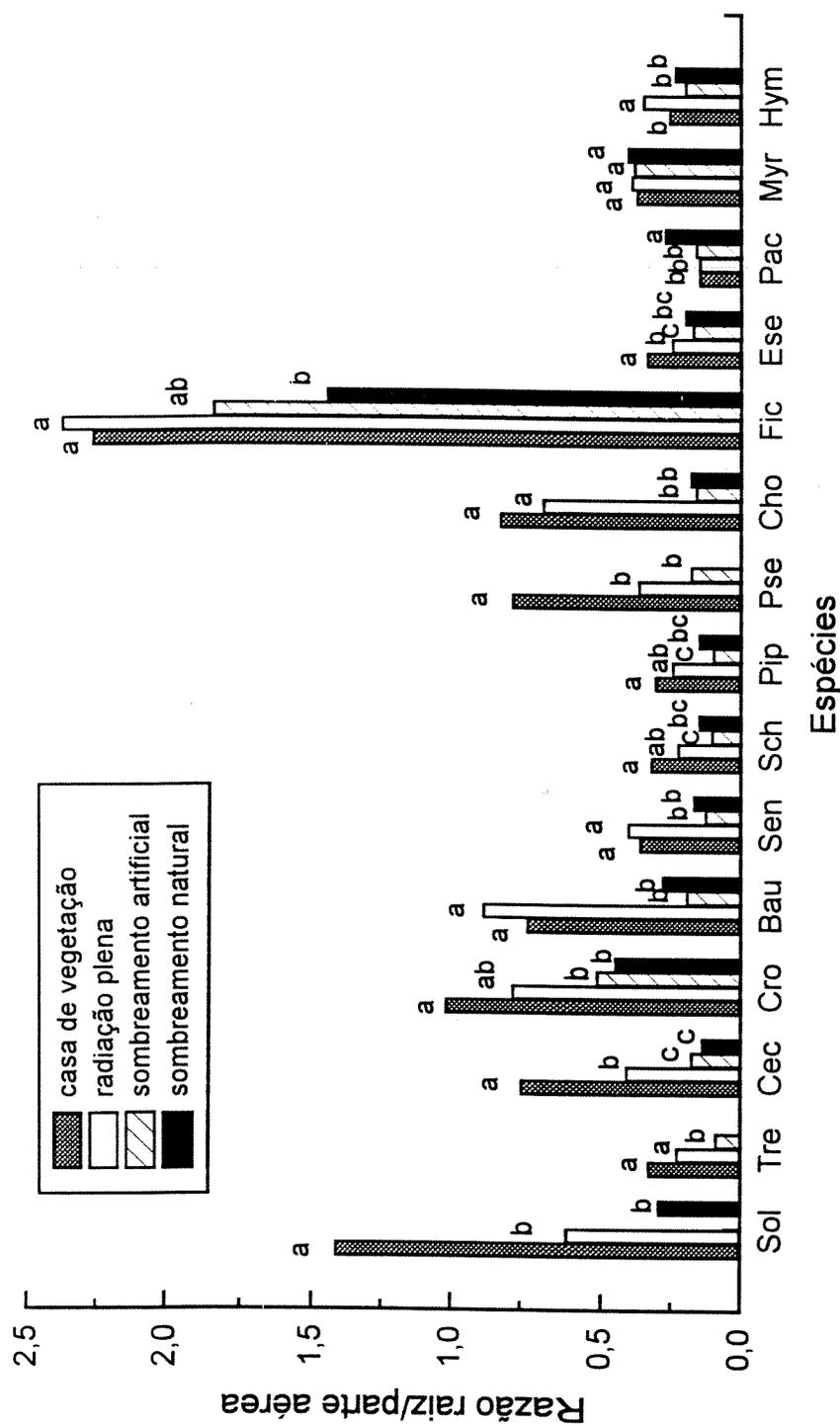


Figura 3.21 - Razão raiz/parte aérea das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas em condições de casa de vegetação, radiação plena, sombreamento artificial e sombreamento natural. Medidas aos 100 dias de tratamento. Sol= *Solanum granulosoleprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glaziosi*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parahyba*, Pip= *Piptadenia gonocacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaraniica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

com exceção de *P. longifolium*, onde sombreamento artificial não causou alterações da razão raiz/parte aérea em relação às condições de casa de vegetação e radiação plena. Em *H. courbaril*, apesar da razão raiz/parte aérea sob sombreamento ter sido inferior à apresentada sob radiação plena, ela não diferiu do valor apresentado pelas plantas cultivadas em casa de vegetação (Fig. 3.21).

F. guaranítica se destacou pelas altas razões raiz/parte aérea apresentadas, superiores aos valores das demais espécies sob todas as condições. No entanto, tal razão elevada já era apresentada inicialmente por esta espécie (Tabela 3.2). A Tabela 3.6 mostra existir uma alta correlação entre as razões raiz/parte aérea inicial e final apresentadas pelas plantas das diversas espécies.

Tabela 3.6 - Coeficientes de correlação entre razão raiz/parte aérea inicial e final das plantas das diversas espécies estudadas cultivadas em condições de casa de vegetação, radiação plena, sombreamento artificial e sombreamento natural.

Tratamentos	Coeficiente de correlação (r)
Casa de vegetação	0,78
Radiação plena	0,92
Sombreamento artificial	0,99
Sombreamento natural	0,98

Coeficientes de correlação significativos a $p < 0,001$.

3.5. Área foliar

Sombreamento natural ocasionou, em geral, redução na área foliar total em relação ao tratamento de radiação plena (Fig. 3.22). *C. priscus*, *S. macranthera*, *E. leiocarpa* e *M. peruiferum* foram exceções, onde tal resposta não foi verificada, apesar de nas três últimas espécies, a área foliar total sob sombreamento ter sido inferior à apresentada em casa de vegetação. Em *S. granuloso-leprosum*, apesar de grandes diferenças entre os tratamentos, diferenças estatisticamente significativas não foram encontradas (Fig. 3.22).

Sombreamento artificial, na maioria das espécies, causou também redução na área foliar total. Além das espécies já citadas de *C. priscus*, *S. macranthera*, *E. leiocarpa* e *M. peruiferum*, onde o sombreamento não teve efeito, *C. speciosa* e *F. guaranitica* também não responderam ao tratamento de sombreamento artificial. Sombreamento natural provocou uma redução mais acentuada na área foliar em relação ao sombreamento artificial nas espécies *C. glazioui* e *P. longifolium*, enquanto que em *B. forficata* subsp. *pruinosa*, *S. parahyba*, *P. gonoacantha* e *H. courbaril*, os efeitos dos dois tipos de sombreamento foram equivalentes.

Três espécies - *T. micrantha*, *C. glazioui* e *S. parahyba* - apresentaram maior crescimento em área foliar sob condição de radiação plena do que em casa de vegetação, enquanto outras três - *S. macranthera*, *P. grandiflorum* e *M. peruiferum* - apresentaram a resposta inversa. *S. parahyba* e *C. glazioui* se destacaram por apresentar elevada área foliar sob radiação plena aos 100 dias de tratamento, seguidas por plantas de *T. micrantha* e *S. granuloso-leprosum* (Fig. 3.22). No entanto, ao se considerar o aumento proporcional da área foliar total em relação à inicial apresentada, apenas *T. micrantha*, dentre estas quatro espécies, se manteve em destaque, tanto em condições de radiação plena quanto de casa de vegetação e sombreamento artificial (Fig. 3.23),

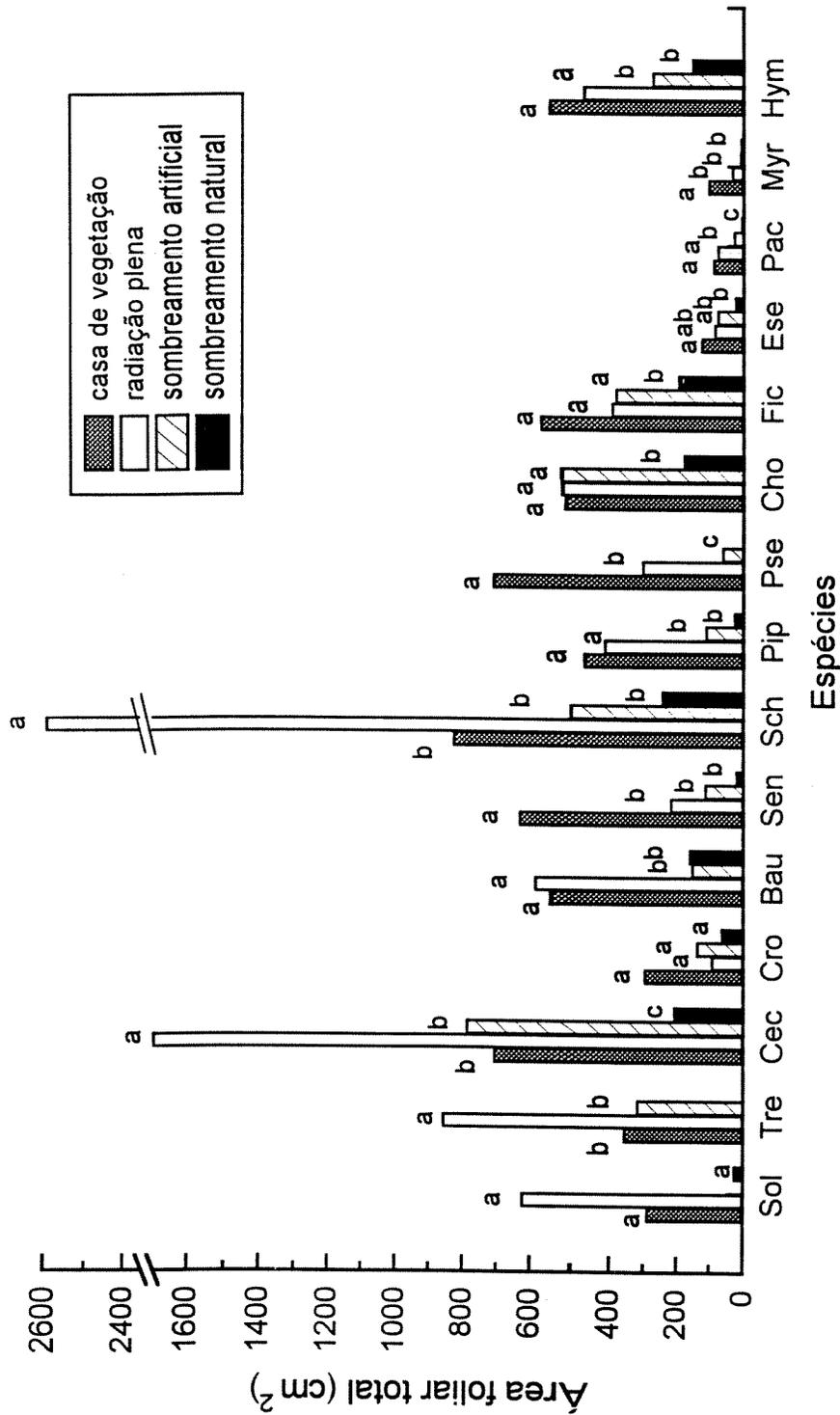


Figura 3.22 - Área foliar total das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas em condições de casa de vegetação, radiação plena, sombreamento artificial e sombreamento natural. Medidas aos 100 dias de tratamento. Sol= *Solanum granulosum-leprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glazioui*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parathyba*, Pip= *Piptadenia gonoacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

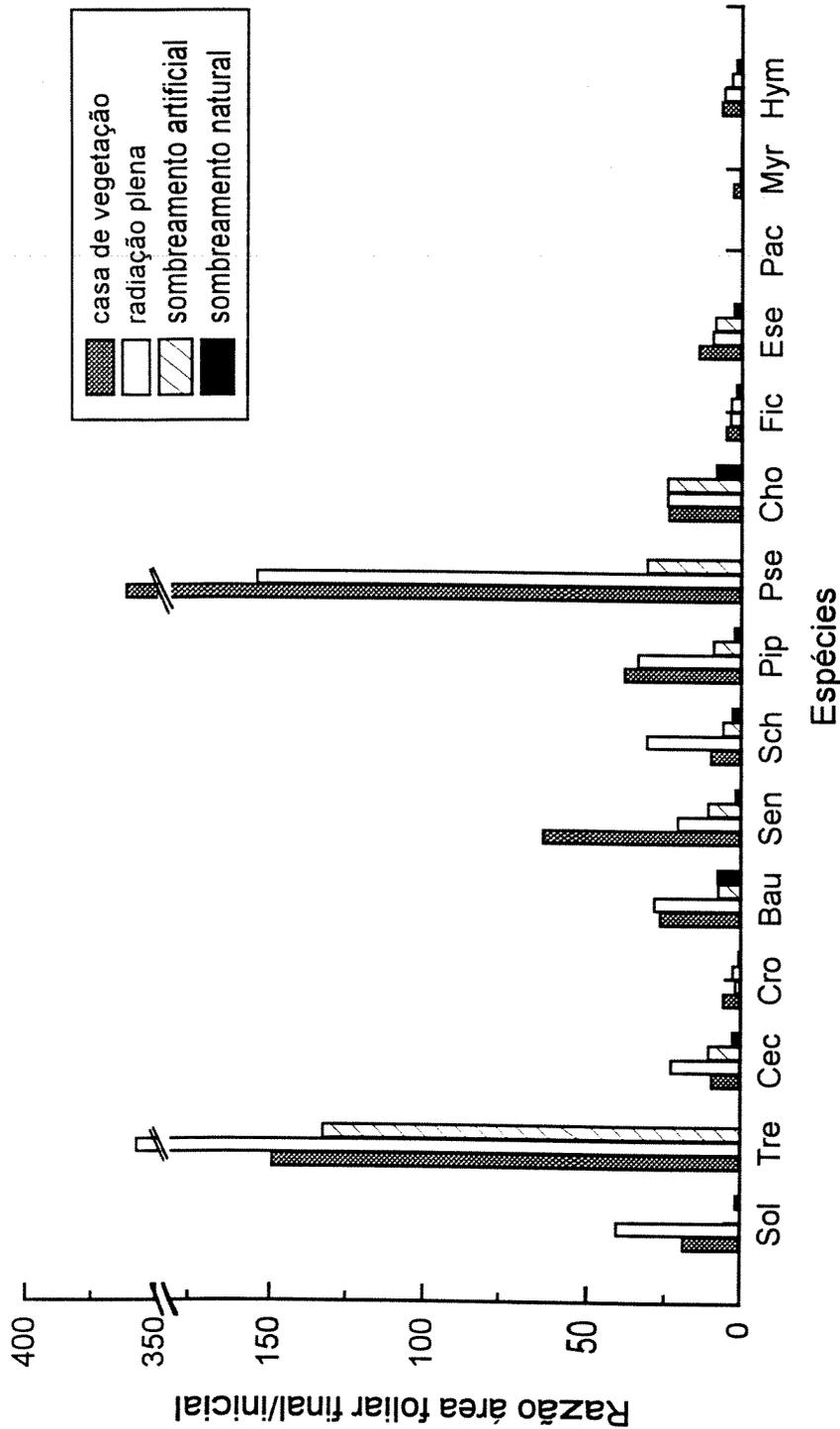


Figura 3.23 - Proporção da área foliar final em relação à inicial das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas em condições de casa de vegetação, radiação plena, sombreamento artificial e sombreamento natural. Sol= *Solanum granulosoleprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glazioui*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parahyba*, Pip= *Piptadenia gonoacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

devido à sua área foliar inicial pequena (Tabela 3.2). Outra espécie que se destacou por apresentar grande aumento proporcional de área foliar foi *P. grandiflorum*, sob condições de casa de vegetação e de radiação plena. As menores proporções de área foliar final em relação à inicial, tomando-se como base o tratamento de radiação plena, foram apresentados em ordem crescente por *M. peruiiferum*, *C. priscus*, *F. guaranitica*, *H. courbaril* e *E. leiocarpa*. Sob condição de sombreamento natural, pequenos aumentos na área foliar foram observados (Fig. 3.23).

Área foliar média, estimada pela razão entre área foliar total e número de folhas presentes, apresentou, em geral, um padrão semelhante ao apresentado pela área foliar total (Tabela 3.7). Discrepâncias mais marcantes foram apresentadas nos casos de *B. forficata* subsp. *pruinosa* e *H. courbaril*, onde não foram encontradas diferenças na área foliar média entre os tratamentos, apesar da redução da área foliar total sob sombreamento. Em relação à área de uma folha selecionada, poucas diferenças significativas entre os tratamentos foram observadas (Tabela 3.8). No entanto, é possível verificar, em muitos casos, que tal fato ocorreu em função de uma alta variação dos valores obtidos.

3.6. Área foliar específica

Sombreamento, tanto artificial quanto natural, causou aumentos na área foliar específica de todas as espécies estudadas, à exceção de *P. longifolium* e *M. peruiiferum* (Fig. 3.24). Em geral, valores obtidos em casa de vegetação e radiação plena foram semelhantes entre si, assim como entre sombreamento natural e artificial, com poucas exceções.

Plantas crescidas sob radiação plena e casa de vegetação tenderam a diminuir a área foliar específica em relação ao valor inicialmente apresentado (Tabela 3.9). Em *H. courbaril*,

Tabela 3.7 - Área foliar média estimada das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas sob condições de casa de vegetação (CV), radiação plena (RP), sombreamento artificial (SA) e sombreamento natural (SN). Medidas aos 100 dias de tratamento.

Espécies	Área foliar média (cm ²)			
	CV	RP	SA	SN
<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	38,06ab	50,44a	-	4,14b
<i>Trema micrantha</i>	26,56a	12,74b	22,98ab	-
<i>Cecropia glazioui</i>	70,56b	137,82a	82,13b	33,74c
<i>Croton priscus</i>	34,04a	19,29a	28,34a	18,27a
<i>Bauhinia forficata</i> subsp. <i>pruinosa</i>	24,33a	24,87a	19,17a	19,89a
<i>Senna macranthera</i>	62,29a	26,47b	16,70b	5,59b
<i>Schizolobium parahyba</i>	147,92b	317,23a	88,29b	60,32b
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	40,30a	38,71a	14,22b	4,71b
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	95,11a	60,88a	15,54b	-
<i>Chorisia speciosa</i>	42,57ab	36,61b	47,84a	27,32c
<i>Ficus guaranitica</i>	51,37a	32,14b	37,38ab	26,16b
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	14,77a	10,65ab	11,60ab	5,01b
<i>Pachystroma longifolium</i>	16,35a	14,37a	10,39ab	6,59b
<i>Myroxylon peruiferum</i>	9,53a	4,75b	2,73b	2,60b
<i>Hymenaea courbaril</i>	47,31a	37,52a	39,56a	40,89a

Tabela 3.8 - Área de folha selecionada das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas sob condições de casa de vegetação (CV), radiação plena (RP), sombreamento artificial (SA) e sombreamento natural (SN). Medidas aos 100 dias de tratamento.

Espécies	Nº da folha medida	Área foliar (cm ²)			
		CV	RP	SA	SN
<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	7	49,53a	68,20a	-	3,41a
<i>Trema micrantha</i>	5	30,44a	13,13a	11,40a	-
<i>Cecropia glazioui</i>	10	82,57a	64,30ab	68,33a	35,90b
<i>Croton priscus</i>	3	38,89a	34,83a	25,93a	12,48a
<i>Bauhinia forficata</i> subsp. <i>pruinosa</i>	5	24,48a	18,60a	19,82a	19,09a
<i>Senna macranthera</i>	4	13,82a	10,95a	15,27a	7,42a
<i>Schizolobium parahyba</i>	5	109,89ab	205,92a	118,81ab	52,46b
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	5	11,62a	7,11a	14,81a	5,93a
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	3	55,36a	40,52ab	29,02b	-
<i>Chorisia speciosa</i>	5	41,10ab	37,12b	51,88a	32,61b
<i>Ficus guaranitica</i>	11	56,81a	32,87a	60,60a	31,29a
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	3	10,70a	8,25a	10,30a	3,14b
<i>Pachystroma longifolium</i>	1	13,90a	13,10a	9,04ab	6,66b
<i>Myroxylon peruiferum</i>	2	4,15a	1,41a	2,06a	2,06a
<i>Hymenaea courbaril</i>	3	38,58a	32,88a	37,22a	37,18a

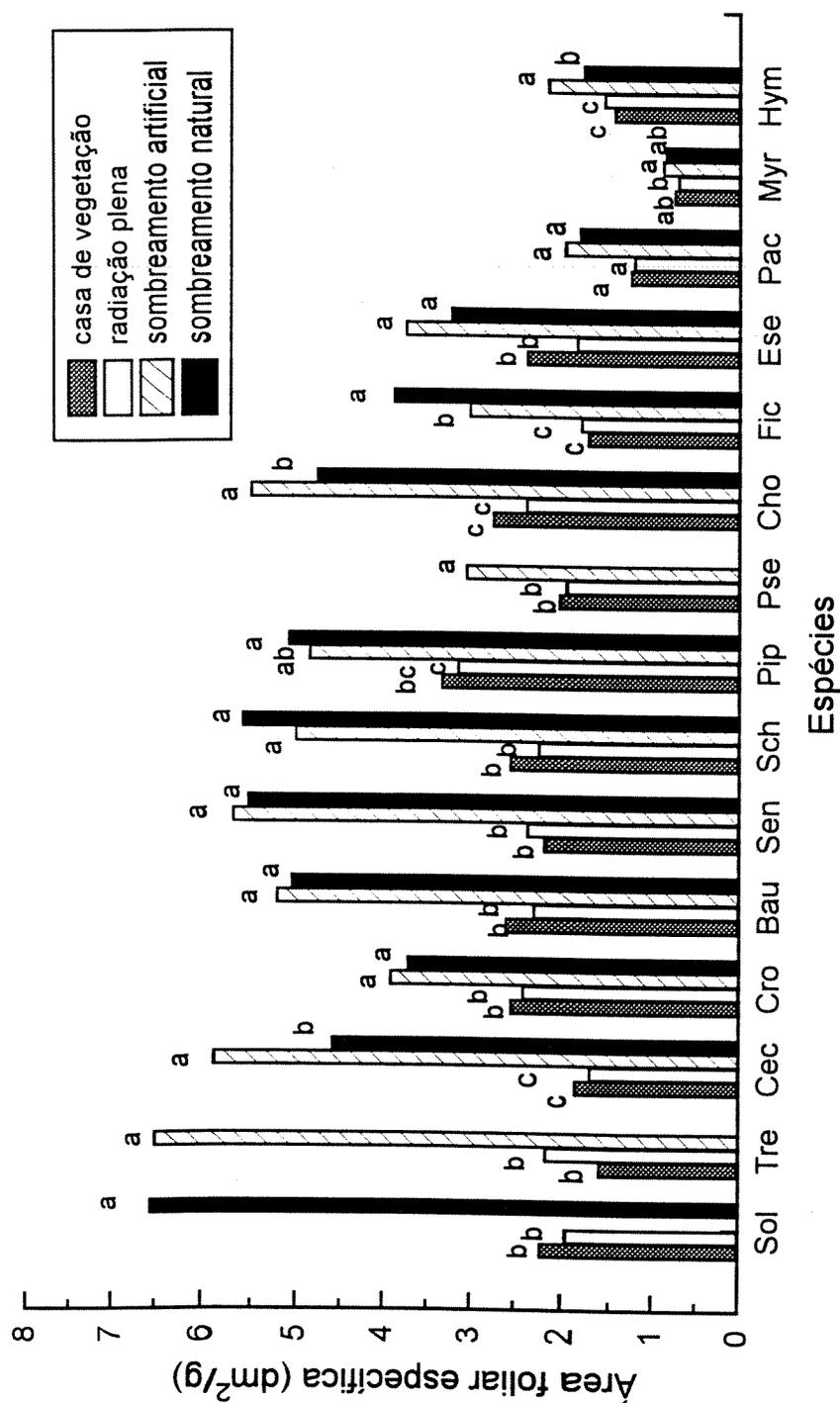


Figura 3.24 - Área foliar específica das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas em condições de casa de vegetação, radiação plena, sombreamento artificial e sombreamento natural. Medidas aos 100 dias de tratamento. Sol= *Solanum granulosos-leprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glaziosi*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parahyba*, Pip= *Piptadenia gonoacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

praticamente não ocorreram alterações nos valores. Já plantas cultivadas sob as condições de sombreamento tenderam a aumentar sua área foliar específica, excetuando-se *C. priscus* e *S. macranthera*, onde praticamente não ocorreram alterações, *P. grandiflorum* e *M. peruiiferum*, onde diminuições foram observadas.

3.7. Razão de massa foliar

De modo geral, sombreamento provocou aumento na razão de massa foliar após 100 dias de tratamento (Fig. 3.25). No entanto, algumas exceções foram observadas. Em *S. granuloso-leprosum*, não foram observadas diferenças. Em *S. macranthera* e *E. leiocarpa*, apesar de aumento ter sido observado sob sombreamento artificial, não foi observado sob sombreamento natural. Em *S. parahyba* e *F. guaranitica*, aumentos não foram significativos em relação à radiação plena, mas foram em relação à casa de vegetação. Dentre as exceções, destacaram-se *P. longifolium* e *M. peruiiferum*, a primeira por ser a única espécie que apresentou diminuição na razão de massa foliar sob sombreamento e a segunda por não apresentar diferenças entre os tratamentos. Em algumas espécies, houve tendência de apresentação de maiores valores de razão de massa foliar sob sombreamento artificial que sob natural. Em *C. glazioui*, tendência inversa foi observada.

Plantas cultivadas sob condições de casa de vegetação e de radiação plena tenderam a apresentar diminuições nos valores de razão de massa foliar em relação aos valores iniciais calculados para o dia 0 (Tabela 3.9). No entanto, *T. micrantha*, *S. macranthera*, *P. grandiflorum* e *E. leiocarpa* apresentaram aumentos na razão; *C. speciosa* sob radiação plena também apresentou aumento. Plantas de *M. peruiiferum* e *H. courbaril* sofreram apenas pequenas

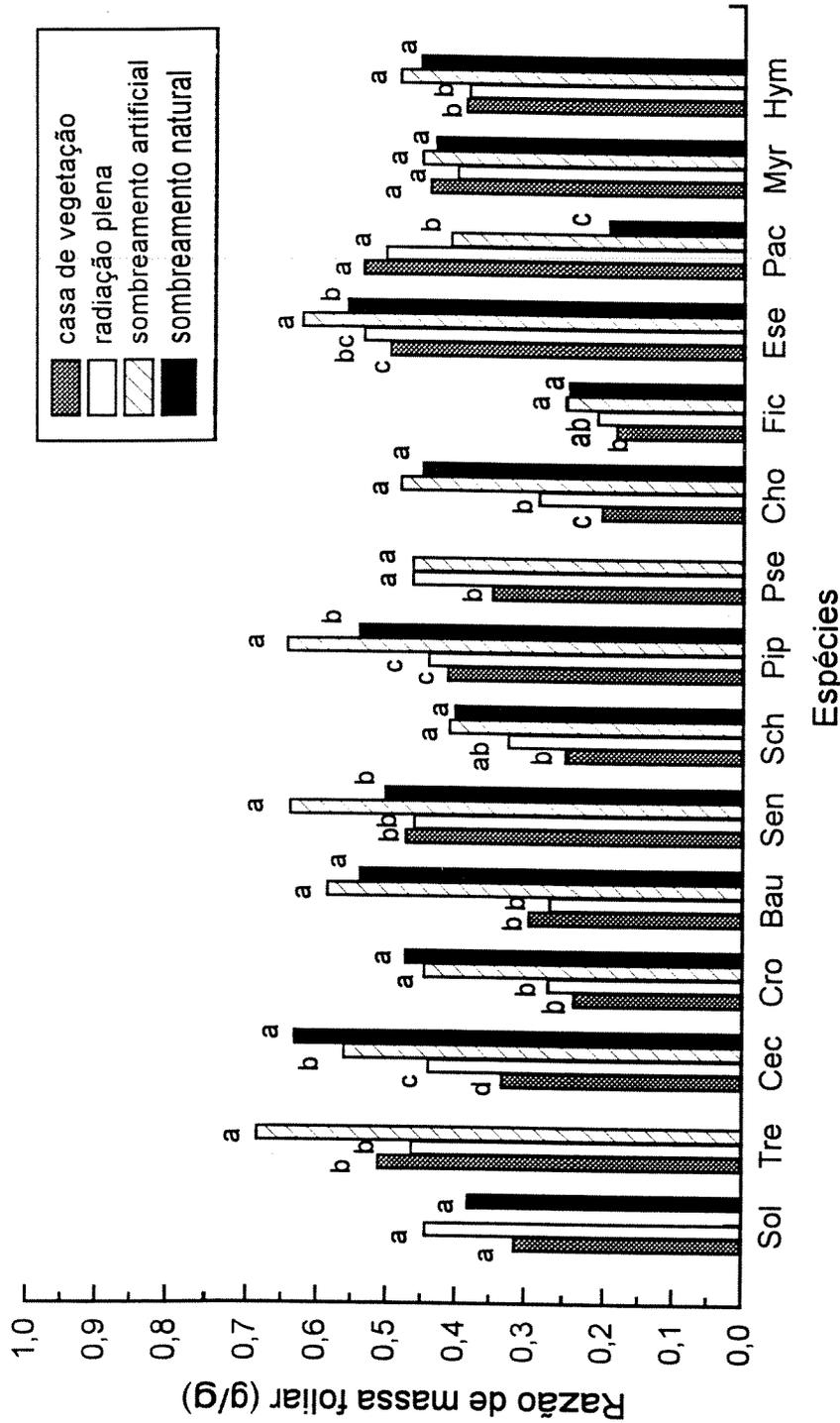


Figura 3.25 - Razão de massa foliar das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas em condições de casa de vegetação, radiação plena, sombreamento artificial e sombreamento natural. Medidas aos 100 dias de tratamento. Sol= *Solanum granuloso-leprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glaziovii*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parahyba*, Pip= *Piptadenia gonoacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

alterações nestes valores. Já em plantas cultivadas sob sombreamento, a tendência foi de aumento da razão de massa foliar em relação aos dados iniciais (Tabela 3.9). Exceções foram *S. granuloso-leprosum* e *S. parahyba* com diminuição de valores e *C. glazioui* e *M. peruiiferum*, onde somente alterações pequenas foram observadas. *P. grandiflorum* se destacou pelos grandes aumentos proporcionais na razão de massa foliar.

3.8. Razão de área foliar

Na maioria dos casos, ambos os tipos de sombreamento promoveram aumento na razão de área foliar (Fig. 3.26). *P. longifolium* e *M. peruiiferum* foram as únicas exceções, a primeira apresentando diminuição da razão sob sombreamento natural e a segunda não apresentando diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos. Em algumas espécies, efeitos de sombreamento natural e artificial foram semelhantes; em outras, sombreamento artificial causou aumento maior na razão de área foliar. Cultivo em casa de vegetação e em radiação plena teve o mesmo efeito neste parâmetro. A Tabela 3.10 apresenta a proporção da razão de área foliar apresentada pelas plantas sob as condições de sombreamento em relação à apresentada no tratamento de radiação plena, acompanhada das proporções de área foliar específica e de razão de massa foliar, demonstrando as modificações relativas em cada um destes parâmetros.

Plantas cultivadas sob condições de radiação plena e de casa de vegetação tenderam a diminuir a razão de área foliar em relação aos valores iniciais no dia 0 (Tabela 3.9). *P. grandiflorum*, *E. leiocarpa* e *H. courbaril*, por outro lado, apresentaram aumentos nestes valores. Plantas cultivadas sob condições de sombreamento tenderam a aumentar a razão de área foliar, existindo uma única exceção: *M. peruiiferum*, onde diminuições dos valores foram observados. *P.*

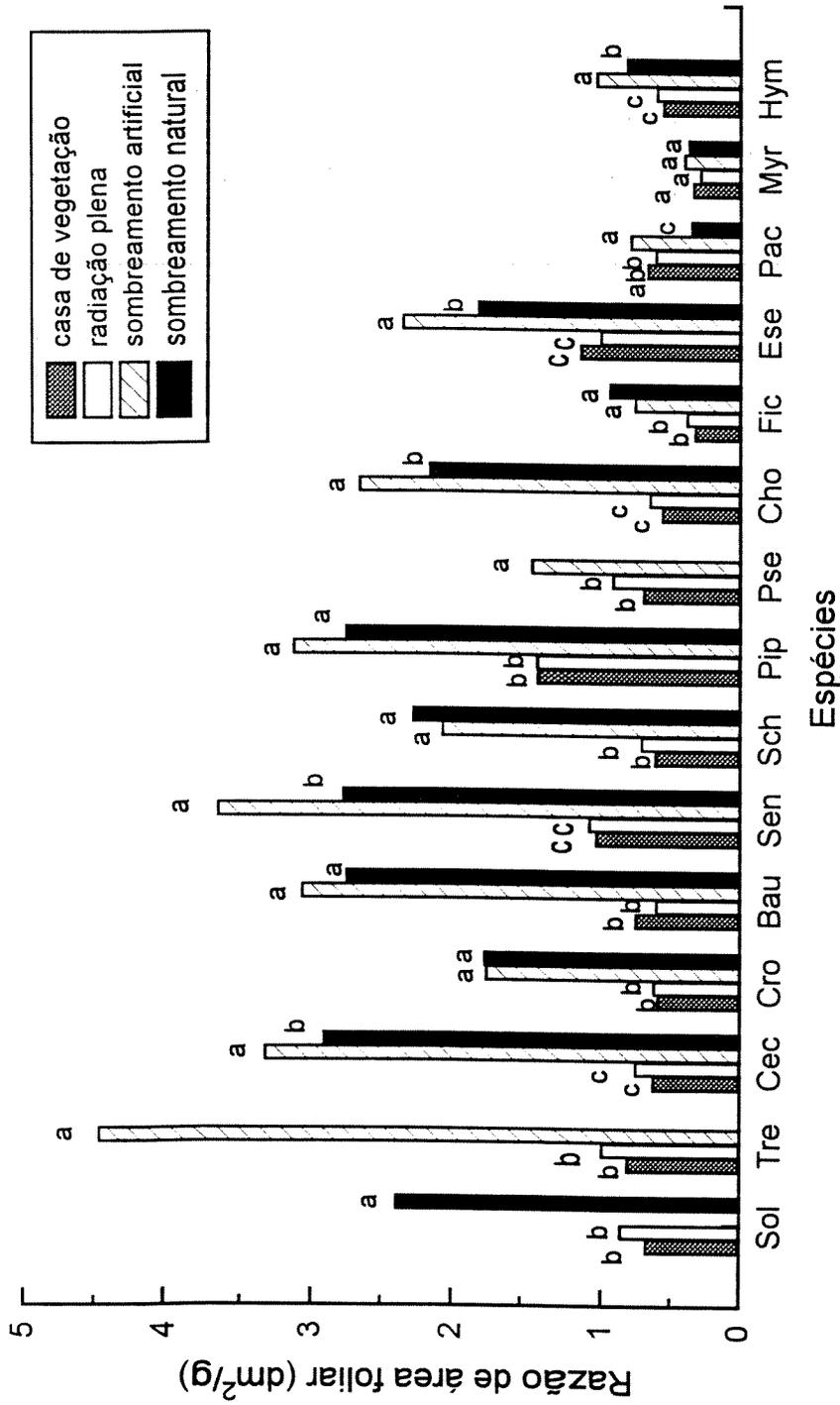


Figura 3.26 - Razão de área foliar das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas em condições de casa de vegetação, radiação plena, sombreamento artificial e sombreamento natural. Medidas aos 100 dias de tratamento. Sol= *Solanum granuloso-leprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glazioui*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parathyba*, Pip= *Piptadenia gonoacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

Tabela 3.9 - Proporção da área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF), razão de massa foliar (RAF) apresentada pelas plantas das diversas espécies estudadas aos 100 dias de tratamento em relação aos valores iniciais. CV= casa de vegetação; RP= radiação plena; SA= sombreamento artificial; SN= sombreamento natural. Sol= *Solanum granuloso-leprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glazioui*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parahyba*, Pip= *Piptadenia gonoacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

		Proporção em relação à inicial														
		Sol	Tre	Cec	Cro	Bau	Sen	Sch	Pip	Pse	Cho	Fic	Ese	Pac	Myr	Hym
AFE	CV	0,58	0,42	0,49	0,65	0,56	0,41	0,63	0,87	0,48	0,82	0,68	0,91	-	0,29	0,98
	RP	0,52	0,56	0,45	0,61	0,49	0,44	0,56	0,82	0,47	0,71	0,71	0,73	-	0,27	1,06
	SA	-	1,68	1,54	1	1,13	1,08	1,25	1,27	0,73	1,65	1,17	1,45	-	0,34	1,45
	SN	1,73	-	1,20	0,95	1,09	1,05	1,40	1,33	-	1,43	1,51	1,25	-	0,33	1,22
RMF	CV	0,54	1,35	0,56	0,70	0,87	1,32	0,55	0,80	6,96	0,90	0,80	1,46	-	1,03	1,05
	RP	0,77	1,22	0,74	0,79	0,79	1,28	0,72	0,85	9,30	1,23	0,92	1,58	-	0,93	1,04
	SA	-	1,81	0,94	1,31	1,73	1,78	0,91	1,24	9,30	2,10	1,09	1,84	-	1,05	1,31
	SN	0,66	-	1,06	1,39	1,59	1,40	0,90	1,04	-	1,96	1,07	1,65	-	1,03	1,05
RAF	CV	0,31	0,57	0,27	0,47	0,50	0,54	0,35	0,76	3,19	0,73	0,54	1,32	-	0,30	1,02
	RP	0,40	0,69	0,35	0,49	0,40	0,56	0,40	0,76	4,21	0,85	0,64	1,16	-	0,25	1,11
	SA	-	3,08	1,45	1,37	2,01	1,90	1,16	1,71	6,47	3,45	1,28	2,70	-	0,36	1,89
	SN	1,10	-	1,27	1,38	1,80	1,44	1,27	1,51	-	2,81	1,58	2,08	-	0,33	1,51

grandiflorum novamente se destacou pelos **grandes** aumentos proporcionais na razão de área foliar.

3.9. Taxa média de assimilação líquida

Taxas de assimilação líquida foram **menores** para as plantas sombreadas (Fig. 3.27). Apenas em *C. priscus*, a taxa de assimilação líquida sob sombreamento artificial assemelhou-se à da radiação plena. Em geral, decréscimos nas **taxas** foram semelhantes para sombreamento natural e artificial. Apenas em *F. guaranitica* e *E. leiocarpa*, sombreamento natural teve efeito mais acentuado (Fig. 3.27). Taxas apresentadas pelas plantas em casa de vegetação e radiação plena foram semelhantes, à exceção de *B. forficata* subsp. *pruinosa*, *P. grandiflorum*, *C. speciosa* e *F. guaranitica*. Na primeira espécie, valores foram **maiores** sob radiação plena, enquanto nas demais, foram maiores sob casa de vegetação. Tomando-se como base o tratamento de radiação plena, a seqüência de espécies da maior para a menor taxa foi: *T. micrantha* > *P. grandiflorum* > *B. forficata* subsp. *pruinosa* > *S. parahyba* > *C. speciosa* > *S. granuloso-leprosum* > *C. glazioui* > *F. guaranitica* > *H. courbaril* > *P. longifolium* > *S. macranthera* > *P. gonoacantha* > *M. peruiiferum* > *E. leiocarpa* > *C. priscus*. Cabe ressaltar a alta taxa de assimilação líquida da espécie *P. grandiflorum* em casa de vegetação, que **superou** as taxas das demais espécies mesmo sob radiação plena.

3.10. Taxa média de crescimento relativo

Taxas de crescimento relativo foram **menores** para as plantas sombreadas (Fig. 3.28). Na maioria das espécies, sombreamento natural teve efeito mais acentuado na diminuição da taxa de

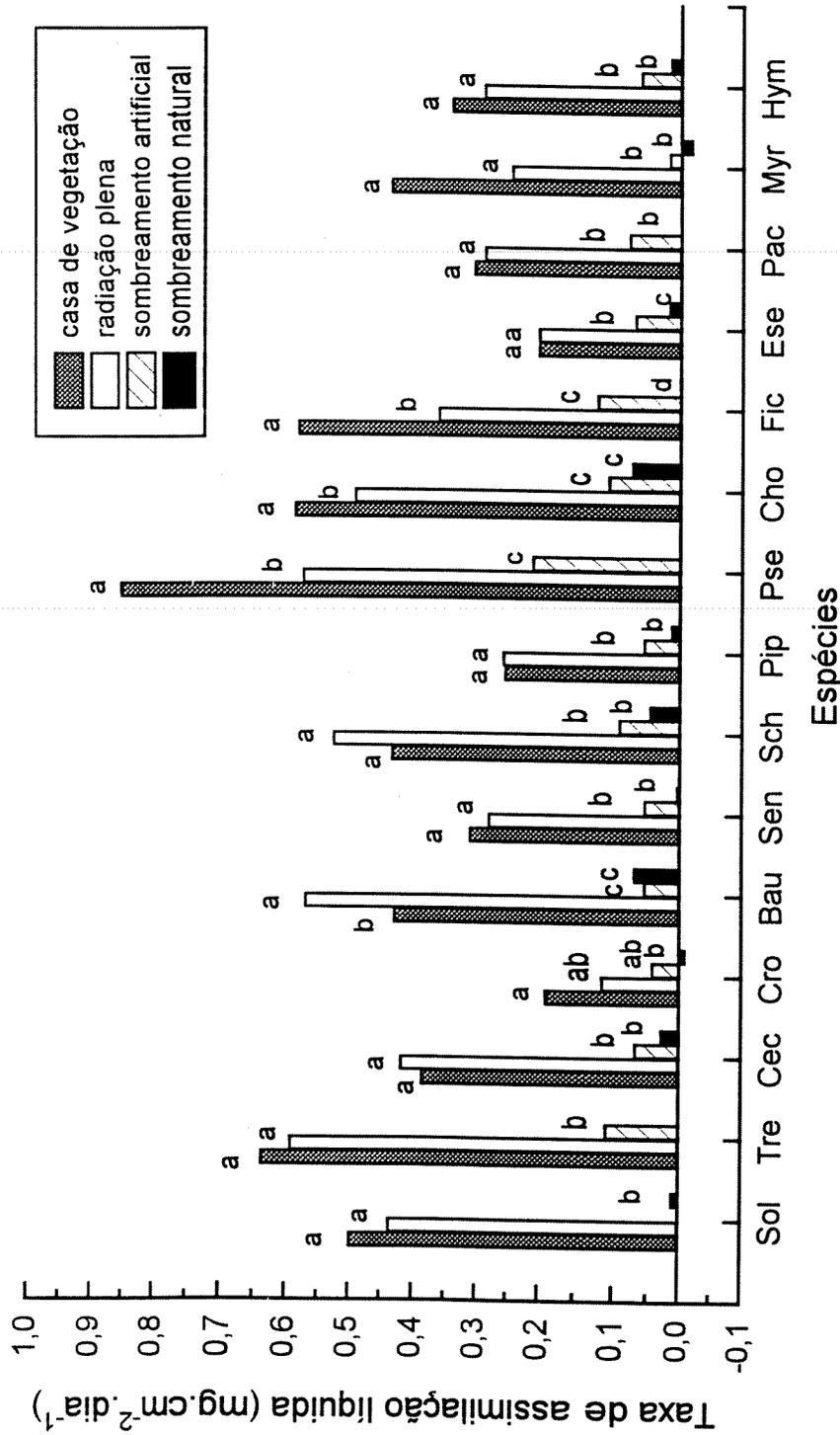


Figura 3.27 - Taxa de assimilação líquida das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas em condições de casa de vegetação, radiação plena, sombreamento artificial e sombreamento natural, no período de 0 a 100 dias de tratamento. Sol= *Solanum granuloso-leprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glaziovii*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parahyba*, Pip= *Piptadenia gonoacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

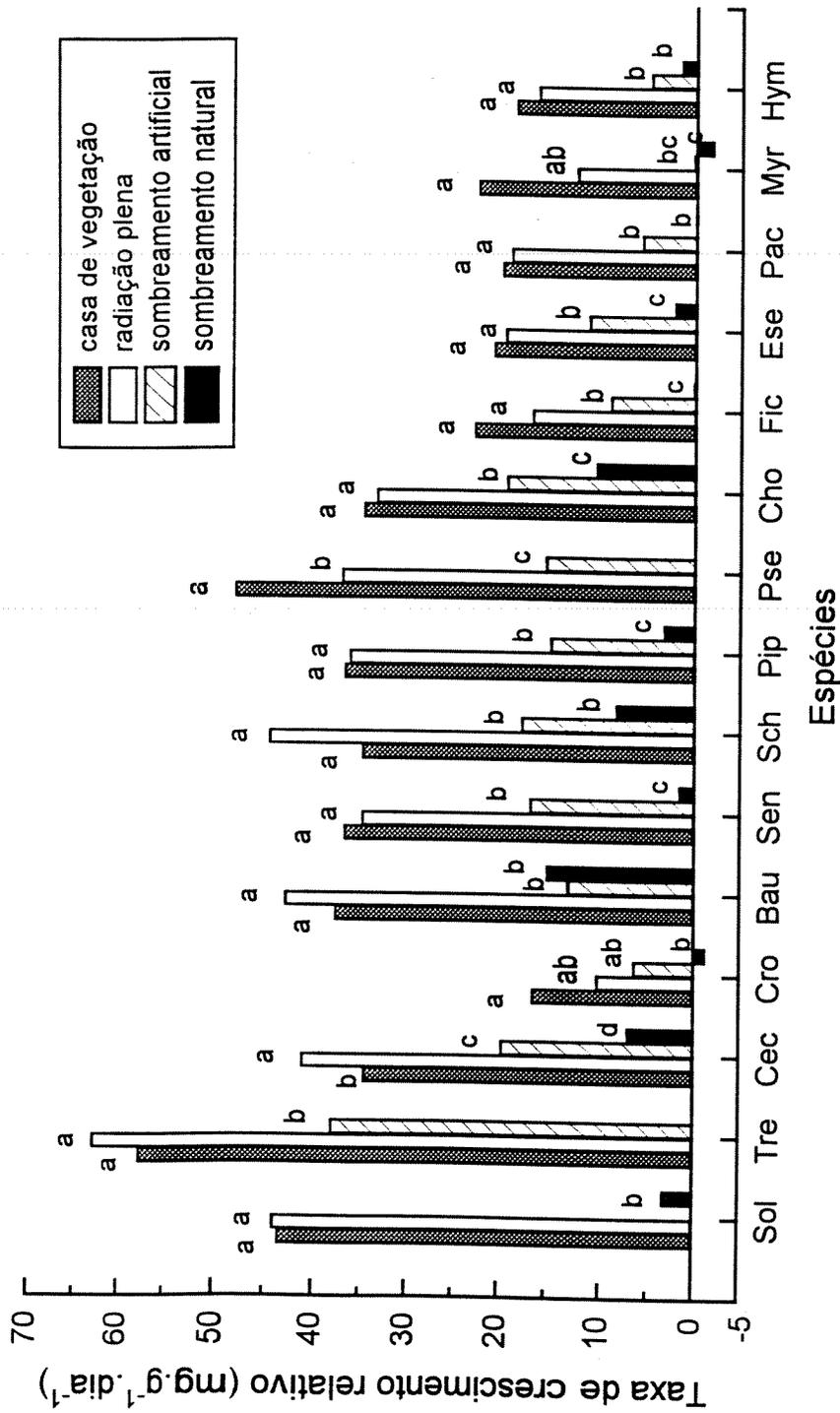


Figura 3.28 - Taxa de crescimento relativo das plantas das diversas espécies arbóreas estudadas cultivadas em condições de casa de vegetação, radiação plena, sombreamento artificial e sombreamento natural, no período de 0 a 100 dias de tratamento. Sol= *Solanum granulosoleprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glazioui*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata subsp. pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parahyba*, Pip= *Piptadenia gonoacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

Tabela 3.10 - Proporção da área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF), razão de área foliar (RAF) e taxas médias de assimilação líquida (TAL) e de crescimento relativo (TCR) sob condições de sombreamento artificial (SA) e natural (SN) em relação ao tratamento de radiação plena (RP). Sol= *Solanum granuloso-leprosum*, Tre= *Trema micrantha*, Cec= *Cecropia glazioui*, Cro= *Croton priscus*, Bau= *Bauhinia forficata* subsp. *pruinosa*, Sen= *Senna macranthera*, Sch= *Schizolobium parahyba*, Pip= *Piptadenia gonoacantha*, Pse= *Pseudobombax grandiflorum*, Cho= *Chorisia speciosa*, Fic= *Ficus guaranitica*, Ese= *Esenbeckia leiocarpa*, Pac= *Pachystroma longifolium*, Myr= *Myroxylon peruiferum*, Hym= *Hymenaea courbaril*.

		Proporção em relação à RP				
		AFE	RMF	RAF	TAL	TCR
SA	Sol	-	-	-	-	-
	Tre	3,01	1,48	4,46	0,19	0,61
	Cec	3,42	1,27	4,38	0,16	0,48
	Cro	1,63	1,66	2,81	0,37	0,63
	Bau	2,29	2,19	5,05	0,10	0,30
	Sen	2,43	1,38	3,37	0,20	0,48
	Sch	2,25	1,27	2,89	0,18	0,39
	Pip	1,64	1,46	2,25	0,22	0,40
	Pse	1,55	1,00	1,54	0,37	0,41
	Cho	2,33	1,71	4,04	0,22	0,57
	Fic	1,65	1,18	2,01	0,34	0,55
	Ese	2,00	1,17	2,32	0,35	0,58
	Pac	1,63	0,81	1,30	0,28	0,31
	Myr	1,24	1,13	1,41	0,07	0,03
Hym	1,37	1,26	1,71	0,22	0,31	
SN	Sol	3,34	0,86	2,76	0,03	0,07
	Tre	-	-	-	-	-
	Cec	2,67	1,44	3,83	0,07	0,17
	Cro	1,55	1,76	2,82	-0,09	-0,12
	Bau	2,22	2,01	4,52	0,12	0,35
	Sen	2,36	1,09	2,55	0,02	0,05
	Sch	2,51	1,24	3,17	0,09	0,19
	Pip	1,62	1,23	1,98	0,05	0,09
	Pse	-	-	-	-	-
	Cho	2,02	1,60	3,29	0,15	0,32
	Fic	2,12	1,16	2,49	-0,001	0,01
	Ese	1,72	1,05	1,79	0,09	0,12
	Pac	1,51	0,39	0,58	-0,01	0,0005
	Myr	1,21	1,08	1,30	-0,08	-0,15
Hym	1,15	1,19	1,36	0,06	0,10	

crescimento relativo em relação ao sombreamento artificial (Fig. 3.28). A Tabela 3.10 apresenta a proporção das taxas de crescimento relativo apresentadas sob as condições de sombreamento em relação à apresentada sob radiação plena, acompanhada das proporções das taxas de assimilação líquida e de razão de área foliar. Taxas de crescimento foram semelhantes estatisticamente para plantas crescidas em casa de vegetação e em radiação plena, com exceção de *C. glazioui* e *P. grandiflorum*, com maiores taxas sob radiação plena e casa de vegetação, respectivamente.

Tomando-se como base o tratamento de radiação plena, a seqüência de espécies da maior para a menor taxa foi: *T. micrantha* > *S. parahyba* > *S. granuloso-leprosum* > *B. forficata* subsp. *pruinosa* > *C. glazioui* > *P. grandiflorum* > *P. gonoacantha* > *S. macranthera* > *C. speciosa* > *E. leiocarpa* > *P. longifolium* > *F. guaranitica* > *H. courbaril* > *M. peruiferum* > *C. priscus*. Cabe ressaltar a alta taxa de crescimento relativo de *P. grandiflorum* em casa de vegetação, tendo superado os valores das demais espécies, à exceção de *T. micrantha*.

4. DISCUSSÃO

A tolerância à sombra tem sido utilizada como um 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. granuloso-leprosum* e *T. micrantha* sob uma das condições de sombreamento utilizadas revelou uma intolerância destas espécies pioneiras a esta condição. O fato de *S. granuloso-leprosum* ter sobrevivido ao tratamento de sombreamento natural e não ao artificial pode ter sido conseqüência de uma capacidade de explorar períodos de radiação aumentada durante “sunflecks”, o que não é possível de ocorrer no tratamento de sombreamento artificial, onde a baixa densidade de fluxo de fótons é mantida durante todo o período. PEARCY (1983) observou uma estreita correlação entre a taxa de crescimento relativo de duas espécies arbóreas - *Euphorbia forbesii* e *Claoxylon sandwicense* - e minutos potenciais de “sunflecks” recebidos pelas plantas. Já em *T. micrantha*, as plantas sobreviveram ao sombreamento artificial, mas não ao natural. Plantas de *P. grandiflorum*, *S. macranthera* e *P. longifolium* também apresentaram uma mortalidade significativa apenas no tratamento de sombreamento natural. Na realidade, o sombreamento natural foi levemente mais severo por conter uma menor proporção de radiação fotossinteticamente ativa em relação ao sombreamento artificial. Embora a diferença entre os dois tipos de sombreamento tenha sido bastante pequena, ela pode ter diminuído a atividade fotossintética e ter influenciado, isolada ou conjuntamente com as baixas razões V/VE, o padrão de crescimento das espécies, de maneira a tornarem as plantas menos aptas a se manterem sob sombra. Tal fato parece ter ocorrido ao menos no caso de *P.*

longifolium, como será discutido posteriormente. Uma outra possibilidade é que a mortalidade tenha ocorrido em função de doenças, embora não se tenha tentado verificar a causa de morte das plantas. Doenças causadas por patógenos consistiram na principal causa de mortalidade de plântulas sombreadas de espécies arbóreas tropicais em estudo realizado por AUGSPURGER (1984b), de modo que chegou-se à conclusão, em tal estudo, que a tolerância à sombra está bastante relacionada à tolerância a doenças. Plantas mantidas no sub-bosque estão mais sujeitas ao ataque por patógenos devido às condições de alta umidade relativa que favorecem a atividade destes agentes e, em alguns casos, à maior proximidade com outras plantas infectadas (AUGSPURGER, 1984a; KHAN & TRIPATHI, 1991).

Qualquer que tenha sido a causa da mortalidade, a sua ocorrência indica um certo grau de intolerância ao sombreamento. Para *S. macranthera*, isto poderia ser esperado, já que é uma espécie considerada de início de sucessão, embora outras com semelhante classificação tenham conseguido se manter sob esta condição. Apesar de não existirem na literatura referências sobre o estágio sucessional de *P. grandiflorum* e *P. longifolium*, elas têm sido descritas como espécies de ocorrência no interior de floresta primária densa (LORENZI, 1992), o que pressupõe um certo grau de tolerância à sombra. No entanto, com base nos dados de sobrevivência, estas espécies não podem ser consideradas tolerantes.

Tem sido mostrado haver uma correlação negativa entre taxas de crescimento e sobrevivência na sombra, de modo que espécies com maior mortalidade na sombra apresentam maiores taxas de crescimento tanto em condições sombreadas quanto não sombreadas (KITAJIMA, 1994). Isto parece se aplicar aqui aos casos de *T. micrantha* e *S. granuloso-leprosum*, que estão entre as espécies de maior crescimento relativo observado. *T. micrantha*,

inclusive, é a espécie que apresentou a maior taxa de crescimento relativo dentre as quinze estudadas, tanto sob condições de radiação plena e sombreamento artificial. Já *P. grandiflorum* e *S. macranthera* apresentaram valores de taxa de crescimento relativo intermediários, enquanto que *P. longifolium* esteve sempre entre as espécies de crescimento mais lento.

As espécies que sobreviveram ao sombreamento apresentaram uma série de alterações em seu crescimento. Como observado em diversos outros estudos (AUGSPURGER, 1984b; POPMA & BONGERS, 1988; COURT & MITCHELL, 1989; OSUNKOYA & ASH, 1991), redução de altura das plantas foi observada com sombreamento para a maioria das espécies, sem diferenças marcantes de efeito de sombreamento natural e artificial. 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). Deste modo, dada a baixa razão V/VE recebida pelas plantas crescidas sob sombreamento natural, poder-se-ia esperar uma resposta de alongamento do caule. No entanto, redução do número de entrenós foi uma resposta comum para as plantas sombreadas, natural ou artificialmente, contribuindo para a redução do valor de altura. Mesmo onde resposta de extensão dos entrenós foi detectada - verificada através do comprimento médio de entrenós ou de entrenó selecionado - esta não foi ou foi apenas suficiente para compensar a redução do número de entrenós, de modo que a altura se mostrou inferior ou igual ao tratamento de radiação plena. Além disso, a resposta de extensão de entrenós pode ter sido comprometida pela falta de fotoassimilados, já que as plantas cresceram sob níveis muito baixos de radiação fotossinteticamente ativa e, de fato, apresentaram baixas taxas de assimilação líquida. Em espécies herbáceas, tem sido demonstrado que baixas irradiâncias limitam a capacidade das plântulas de responderem, com aumento de extensão do caule, a baixas

razões V/VE (SMITH & HAYWARD, 1985). Esta resposta pode ser aumentada com fornecimento de sacarose às plantas, sendo portanto mediada pela disponibilidade de fotoassimilados exportáveis das folhas para os entrenós (CASAL & SANCHEZ, 1992). Através da observação de valores estimados de comprimento médio de entrenós, pode-se observar que, em alguns casos, os entrenós de plantas sombreadas apresentaram o mesmo tamanho de entrenós de plantas mantidas sob radiação plena, concordando com a hipótese acima; em outros, no entanto, uma certa maior extensão dos entrenós foi observada, principalmente no tratamento de sombreamento natural, o que pode indicar um certo grau de resposta. Enquanto isto pode ser verdadeiro em alguns casos, tais resultados devem ser observados com cautela, uma vez que a medida de um entrenó selecionado raramente mostrou esta tendência. O comprimento médio de entrenós foi obtido por estimativa entre o número de entrenós das plantas e sua altura, não levando em conta o comprimento do hipocótilo, que pode ter se alongado sob sombreamento e ter interferido nos valores obtidos. O caso de plantas de *P. longifolium* pode exemplificar bem este fato. Plantas de *P. longifolium* submetidas ao tratamento de sombreamento natural apresentaram apenas o desenvolvimento de um entrenó acima dos cotilédones, que foi, portanto, o entrenó selecionado para medidas comparativas de tamanho entre os tratamentos, tendo apresentado tamanho reduzido em comparação aos entrenós de plantas de radiação plena. No entanto, valores de comprimento médio de entrenós indicam que, sob sombreamento natural, os entrenós seriam mais longos, o que não é verdadeiro. Tal contradição pode ser percebida claramente neste caso ser consequência do alongamento do hipocótilo. Por outro lado, em *F. guaranitica*, que apresentou aumento de altura sob sombreamento natural a despeito da redução do número de entrenós, provavelmente o comprimento médio dos entrenós deve refletir verdadeiramente o alongamento

destes. O fato do comprimento de um entrenó selecionado não ter diferido entre os tratamentos, neste caso, pode ser devido a um alongamento diferencial dos entrenós na sombra ou ao fato de plantas estarem em estádios de desenvolvimento diferentes. Em *F. guaranitica*, o alongamento dos entrenós pode ter sido menos limitado por baixa disponibilidade de fotossintatos do que em outras espécies pelo fato de plantas de maior idade terem sido utilizadas. Em espécies herbáceas, tem sido mostrado que crescimento em altas irradiâncias por um período maior de tempo anterior ao tratamento de sombreamento pode, por permitir acúmulo de reservas, aumentar a capacidade das plântulas de responderem a baixas razões V/VE em baixas taxas de fluência de fótons (SMITH & HAYWARD, 1985).

Das espécies que apresentaram redução de altura final com sombreamento, tal redução pode ser observada desde o início do tratamento, com exceção de *S. granuloso-leprosum*. Nesta espécie, foi observada uma tendência inicial de maior altura sob sombreamento, indicando um possível estiolamento inicial induzido pelas baixas razões V/VE , o qual não foi mantido com a continuidade do tratamento devido provavelmente à redução de fotoassimilados disponíveis para o crescimento. Este tipo de comportamento foi observado para plantas da espécie herbácea *Chenopodium album* submetidas à sombra severa (MORGAN & SMITH, 1981).

Poucas foram as espécies que, sob condições não sombreadas, apresentaram desenvolvimento de brotações laterais. Nas espécies onde este desenvolvimento ocorreu, entretanto, ele não foi observado sob condição de sombreamento natural. Inibição de ramificação lateral é uma das respostas mediadas pelo fitocromo em resposta a sombreamento (SMITH & WHITELAM, 1990) e tem sido observada em alguns estudos (PICKET & KEMPF, 1980; AUGSPURGER, 1984b; WALTERS *et al.*, 1993). A redução do crescimento axilar sob

sombreamento é indicativo da alocação de recursos ao crescimento vertical (CHILD *et al.*, 1981), o que reflete uma estratégia de procura por níveis aumentados de radiação (WALTERS *et al.*, 1993).

De modo geral, reduções da massa de matéria seca e da área foliar total também ocorreram sob sombreamento, dados consistentes com diversos outros estudos com espécies arbóreas (KWESIGA & GRACE, 1986; THOMPSON *et al.*, 1988; POPMA & BONGERS, 1988; COURT & MITCHELL, 1989; OSUNKOYA & ASH, 1991; TINOCO-OJANGUREN & PEARCY, 1995). O fato de sombreamento artificial e natural terem tido, de modo geral, efeitos semelhantes na redução da massa de matéria seca total demonstra que esta resposta é consequência das baixas irradiâncias limitando a fotossíntese. Já em relação à área foliar total, a tendência desta ser, em algumas espécies, menor sob sombreamento natural indica que o desenvolvimento foliar pode ser negativamente afetado por baixas razões V/VE agindo através do fitocromo (SMITH & WHITELAM, 1990). Em espécies herbáceas tem sido observado que a redução da área foliar sob baixa razão V/VE ocorre devido a um redirecionamento do potencial de crescimento das folhas para aumento da extensão de entrenós e pecíolos (SMITH, 1992).

Plantas mantidas sob condições de sombreamento parecem apresentar caracteristicamente menores razões raiz/parte aérea e maiores razões de área foliar, razões de massa foliar e área foliar específica (POPMA & BONGERS, 1988, 1991; OSUNKOYA & ASH, 1991; WALTERS *et al.*, 1993; OSUNKOYA *et al.*, 1994). Com poucas exceções, estas quatro 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 tamanho do aparelho fotossintético da planta. Mesmo que isto não ocorra no caso da matéria seca ser alocada preferencialmente a caules e

pecíolos e não a lâminas foliares, esta resposta pode contribuir indiretamente por economizar carboidratos, uma vez que a respiração das raízes, em geral, é maior que a do caule (CORRÉ, 1983). A área foliar específica é um parâmetro inversamente correlacionado com a espessura da folha (CORRÉ, 1983). Em geral, aumentos de área foliar específica sob sombra são causadas por um número menor de camadas de células do mesofilo e menor quantidade de carboidratos não estruturais presentes (LAMBERS & POORTER, 1992) e podem contribuir para a maximização da interceptação da radiação em ambientes sombreados e diminuição da resistência à difusão de CO₂ (FITTER & HAY, 1983). A razão de massa foliar representa a fração da biomassa total alocada às folhas, enquanto 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 a nível de planta inteira e contribuem para a manutenção de um balanço positivo de carbono e maximização de crescimento na sombra (KITAJIMA, 1994). As alterações nestes parâmetros relacionados à morfologia foliar - razão de área foliar, razão de massa foliar e área foliar específica - observadas com o aumento de idade das plantas, as quais ocorreram em sentido inverso para os tratamentos sombreados e não sombreados, revelam a capacidade de adaptação das folhas às condições variáveis de radiação ao longo do desenvolvimento das plantas (WANG *et al.*, 1994). A influência similar, na maioria dos casos, dos sombreamentos natural e artificial sobre estas respostas as caracterizam como adaptações morfogênicas em resposta principalmente a baixas irradiâncias (CORRÉ, 1983), embora em alguns casos, razões V/VE pareçam 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 mais ou menos acentuada em um dos tipos de sombreamento, não havendo, entretanto, nenhum padrão distinto de alteração. No estudo de LEE (1988) sobre efeitos de sombreamento em algumas espécies de lianas, nenhuma das espécies estudadas respondeu da mesma maneira a baixas densidades de fluxo de fótons e a baixas razões V/VE , embora tenha 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 irradiância e 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 associados (WANG *et al.*, 1994).

Com relação às características acima discutidas, *P. longifolium* apresentou comportamento distinto das demais espécies, com aumento de razão raiz/parte aérea sob sombreamento natural, acompanhado de diminuições de razão de massa e de área foliar. Provavelmente, o aumento de alocação de biomassa para as raízes ocorreu em detrimento das folhas; daí a diminuição das razões de massa e de área foliar, o que pode ter tido efeito prejudicial na manutenção de um balanço positivo de carbono nestas plantas e acarretado a sua morte, como discutido anteriormente. *M. peruiferum* se destacou entre todas as espécies estudadas por não ter apresentado diferenças nestes parâmetros com sombreamento. Mesmo quanto aos parâmetros de altura, massa de matéria seca e área foliar total, esta espécie, que é considerada clímax, não

apresentou modificação do crescimento em comparação ao tratamento de radiação plena, o que revela uma baixa plasticidade fenotípica. Apesar de outras espécies consideradas de estádios tardios de sucessão, como *H. courbaril* e *E. leiocarpa*, terem apresentado respostas características ao sombreamento, estas, vistas em seu conjunto, foram de menor magnitude do que as apresentadas por espécies tidas como de estádios iniciais de sucessão, confirmando observações de inúmeros estudos de que as espécies tardias apresentam respostas menos pronunciadas ao sombreamento (LOACH, 1970; FETCHER *et al.*, 1983; KWESIGA & GRACE, 1986; RAO & SINGH, 1989; OSUNKOYA *et al.*, 1994). Uma baixa plasticidade fenotípica está associada com tolerância à sombra, pois alterações acentuadas de crescimento podem não ser vantajosas em ambientes densamente sombreados, onde probabilidade de interceptação de luz pode não ser aumentada por tais modificações (HOLMES & SMITH, 1977). Nestas condições, a expressão acentuada de algumas características pode mesmo ser prejudicial ao desenvolvimento das plantas. Uma alocação proporcionalmente maior às folhas em detrimento das raízes pode tornar as plantas mais susceptíveis à seca ou disponibilidade de nutrientes; folhas mais finas e caules altos e finos podem tornar as plantas mais susceptíveis a herbívoros e a danos mecânicos (WALTERS *et al.*, 1993). Assim sendo, nas plantas tolerantes à sombra, as respostas ao sombreamento devem ser mais de natureza fisiológica do que morfológica (GRIME, 1981). *C. priscus*, espécie considerada de início de sucessão, também não apresentou efeitos de sombreamento em muitos dos parâmetros examinados. Embora isto possa indicar uma baixa plasticidade desta espécie, é importante colocar que *C. priscus* foi a única espécie a ser cultivada no período mais frio do ano, podendo o crescimento ter sido afetado pelas temperaturas mais baixas a que foram sujeitas. Por ser espécie de estágio inicial de sucessão, um crescimento mais agressivo sob condições de radiação plena era

esperado, o que não foi observado. Em *S. macranthera*, em alguns dos parâmetros, como matéria seca e área foliar, não foram detectadas diferenças entre os tratamentos de sombreamento e o de radiação plena, embora tenha existido uma tendência de serem menores sob sombreamento e tenham de fato sido menores que valores encontrados para plantas crescendo em casa de vegetação. Isto pode indicar que esta espécie, considerada secundária inicial, pode não apresentar crescimento máximo sob condições abertas.

O declínio marcante das taxas de assimilação líquida e de crescimento relativo nos tratamentos de sombreamento, conforme também observado em diversos outros estudos (OSUNKOYA & ASH, 1991; POPMA & BONGERS, 1991; KITAJIMA, 1994; OSUNKOYA *et al.*, 1994) está provavelmente associado com declínios de atividade fotossintética (FRANKLAND & LETENDRE, 1978). Apenas em um estudo com a espécie pioneira *Terminalia ivorensis*, foi verificado um aumento de taxa de crescimento relativo sob baixas razões V/VE, o que foi ocasionado por aumento provocado por estas na razão de área foliar (KWESIGA & GRACE, 1986). A taxa de crescimento relativo sofre variações em função de dois componentes: um morfológico - a razão de área foliar - e um fisiológico - a taxa de assimilação líquida (LAMBERS & POORTER, 1992). Esta é o resultado dos ganhos e perdas de matéria seca, representando o balanço da taxa de fotossíntese e respiração na planta inteira (LAMBERS & POORTER, 1992). Neste estudo, pode ser percebido que, apesar da razão de área foliar ter aumentado sob as condições de sombreamento, estes aumentos não foram suficientes para compensar os grandes decréscimos ocorridos nas taxas de assimilação líquida. Portanto, as quedas de taxas de crescimento relativo ocorreram em virtude da queda das taxas de assimilação líquida. Em *P. longifolium* sob sombreamento natural, a taxa de crescimento relativo foi ainda mais

comprometida pela queda simultânea na razão de área foliar. A razão de área foliar, por sua vez, varia em função de dois outros componentes: a área foliar específica e a razão de massa foliar (LAMBERS & POORTER, 1992). Em muitos estudos de efeitos de sombreamento, principalmente em espécies herbáceas, os aumentos de razão de área foliar são conseqüências de aumentos de área foliar específica, já que os valores de razão de massa foliar, muitas vezes, são menos sensíveis às alterações de irradiância (CORRÉ, 1983). Em geral, neste estudo, na maioria das espécies, ambos os parâmetros contribuíram para o aumento da razão de área foliar, embora a área foliar específica tenha tido uma maior influência na maioria dos casos.

A comparação de características de crescimento entre espécies através de valores de altura, massa de matéria seca e área foliar total proporcionais aos apresentados inicialmente mostrou que a espécie pioneira *T. micrantha* se destacou por apresentar grandes aumentos nestes parâmetros tanto em condições não sombreadas quanto sombreadas, assim como altas taxas de crescimento relativo sob todas as condições. Por outro lado, as espécies *C. priscus*, *E. leiocarpa*, *P. longifolium*, *M. peruiferum* e *H. courbaril* se destacaram pelo baixo potencial de aumento nos valores de altura, matéria seca e área foliar e também pelas baixas taxas de assimilação líquida e de crescimento relativo sob condições sombreadas e não sombreadas. Tem sido observado que espécies que apresentam altas taxas de crescimento relativo sob condições de sol mantêm altas taxas sob condições de sombra e vice-versa (KITAJIMA, 1994), o que é consistente com os dados obtidos para as espécies acima. Estas taxas de crescimento devem ser geneticamente determinadas, uma vez que são mantidas em altas e baixas irradiâncias (GRIME, 1983). A não ser *C. priscus* - espécie inicial de sucessão, onde foi levantada a hipótese de seu crescimento ter sido prejudicado por baixas temperaturas do inverno - e *P. longifolium* - espécie não classificada quanto ao seu

estádio sucessional, para a qual foi levantada dúvida sobre a pressuposição de sua tolerância à sombra - as demais espécies citadas são de estádios tardios de sucessão. Embora não tenha sido possível agrupar todas as espécies com base nestas características de crescimento, é nítida a distinção entre *T. micrantha*, espécie tipicamente pioneira, e as demais tardias acima citadas, estando, de acordo, de certa forma, com demais estudos comparativos de espécies de diferentes estádios sucessionais, que mostram maiores valores em diversos parâmetros de crescimento para as espécies iniciais (RAMAKRISHNAN *et al.*, 1982; RAO & SINGH, 1989; WALTERS *et al.*, 1993; OSUNKOYA *et al.*, 1994). *F. guaranitica*, espécie não classificada quanto ao seu estágio sucessional, também apresentou baixo potencial de aumento em diversos parâmetros de crescimento e valores de taxas de crescimento relativo próximos aos observados para as espécies tardias.

Espécies tolerantes, tanto no sol quanto na sombra, apresentam um conjunto de características morfológicas que leva a menores taxas de ganho de carbono e de crescimento que as intolerantes, como menor área foliar específica, menor razão de área foliar e maior razão raiz/parte aérea (KITAJIMA, 1994). No entanto, em relação à razão raiz/parte aérea, não houve nenhuma tendência nítida de aumento deste parâmetro com aumento do estágio sucessional, nem através de valores obtidos após os tratamentos, nem através dos inicialmente apresentados, os quais, inclusive, se mostraram altamente correlacionados. Nenhuma tendência pode ser observada também em relação à razão de massa foliar. Já no caso dos valores inicialmente apresentados de área foliar específica, os menores foram os obtidos para as espécies mais tardias. Valores de menor área foliar específica para as espécies de crescimento mais lento parecem ser parcialmente devido a concentrações relativamente altas de material de parede celular e de compostos

secundários presentes (LAMBERS & POORTER, 1992). Quanto aos valores finais obtidos após o período de tratamento, a tendência de menor área foliar específica, conquanto não muito marcante para plantas de radiação plena, foi mais nítida para plantas sombreadas. Razão de área foliar também apresentou tendência de ser menor em plantas sombreadas de espécies tardias, o que é pensado existir como consequência da menor extensão de resposta ao sombreamento nestas espécies.

A tendência observada de maior crescimento em altura, massa de matéria seca e área foliar sob condição de radiação plena do que sob casa de vegetação para algumas espécies de estádios iniciais de sucessão - notadamente em *T. micrantha*, *C. glazioui* e *S. parahyba* e, menos acentuadamente, em *S. granuloso-leprosum*, *B. forficata* subsp. *pruinosa* e *P. gonoacantha* - pode indicar uma alta capacidade destas espécies em explorar níveis altos de irradiância, como os que estariam disponíveis em grandes clareiras. Já a tendência de maior crescimento em casa de vegetação que sob condição de radiação plena em *M. peruiferum*, *C. speciosa*, *F. guaranitica*, *S. macranthera* e *P. grandiflorum* pode indicar que ambientes abertos podem não ser adequados para a exibição de resposta de um crescimento máximo, necessitando estas espécies de ambientes intermediários, talvez como os disponíveis em clareiras de menor dimensão. Destas, *M. peruiferum* mostrou-se, face à sua menor plasticidade fenotípica, mais capaz de suportar sombreamento severo. Esta espécie (= *M. balsamum*, LORENZI, 1992) já havia se mostrado a mais tolerante à sombra dentre 18 espécies arbóreas tropicais estudadas por AUGSPURGER (1984b). *P. longifolium*, *E. leiocarpa* e *H. courbaril* apresentaram crescimento similar em casa de vegetação e radiação plena, indicando que podem se adaptar bem a condições abertas, apesar de suas baixas taxas de crescimento. Enquanto *P. longifolium* mostrou certo grau de intolerância ao

sombreamento a despeito de sua baixa plasticidade fenotípica e suas baixas taxas de crescimento, *E. leiocarpa* e *H. courbaril* foram mais capazes de suportar sombreamento severo. A consideração a respeito das plantas de *E. leiocarpa* não serem capazes de suportar insolação direta quando jovens (LORENZI, 1992) não é sustentada pelos resultados aqui obtidos. Quanto a *H. courbaril*, já havia sido mostrado anteriormente por GERHARDT (1993) que esta espécie é capaz de tolerar tanto sombra quanto insolação direta. Cabe ressaltar que, embora as diferenças de crescimento em condições de casa de vegetação e de radiação plena tenham sido discutidas em relação à adaptação ao crescimento em ambientes abertos, não se pode descartar efeitos diferenciais das temperaturas sobre o crescimento das diferentes espécies, uma vez que, em casa de vegetação, as temperaturas foram, em geral, ligeiramente mais altas que no tratamento de radiação plena.

Embora a maioria das espécies tenha apresentado altas porcentagens de sobrevivência sob sombreamento, o período avaliado foi de curta duração em vista do tempo de vida das espécies e desconhece-se por quanto tempo elas poderiam se manter sob esta condição de sombreamento severo. O crescimento de nenhuma das espécies se mostrou maior sob as condições de sombreamento existentes no sub-bosque, como anteriormente também verificado por AUGSPURGER (1984b) com outras espécies arbóreas tropicais. De fato, há evidências de que a maioria das espécies ou depende, ou pelo menos, se beneficia de clareiras para a sua regeneração bem-sucedida (DENSLOW, 1980) e que uma maior disponibilidade de radiação em clareiras resulta em crescimento maior das plantas, independentemente de sua categoria ecológica (CHANDRASHEKARA & RAMAKRISHNAN, 1993). Conforme verificado, as espécies tardias, devido às suas baixas taxas de crescimento, parecem se manter em uma condição de crescimento suprimido no sub-bosque, o que pode contribuir para a formação de um banco de plântulas, as

quais, provavelmente, se beneficiarão de aumentos de radiação ocasionados pela formação de clareiras (AUGSPURGER, 1984b).

Os resultados obtidos indicam que os dados conjuntos de sobrevivência a condições de sombreamento, de características inerentes de crescimento das espécies e de suas respostas ao sombreamento podem fornecer indícios de comportamento de tolerância/intolerância ao sombreamento. Enquanto os extremos de tolerância/intolerância podem ser mais claramente reconhecidos através deste conjunto de dados, comportamentos intermediários não são facilmente identificáveis.

IV. CAPÍTULO 3

ATIVIDADE FOTOSSINTÉTICA EM ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS: ESTUDO COMPARATIVO E INFLUÊNCIA DE SOMBREAMENTO NATURAL

1. INTRODUÇÃO

A seqüência de espécies durante o processo de sucessão secundária em florestas é determinada em parte por características fisiológicas das espécies e suas respostas às mudanças ambientais. Assim, qualquer entendimento da dinâmica da comunidade florestal e da sucessão requer informações sobre as respostas fisiológicas de diferentes espécies ao ambiente (RAMOS & GRACE, 1990). A heterogeneidade ambiental causada pela formação e preenchimento de clareiras tem se constituído no ponto de partida para estudos da influência da radiação sobre sobrevivência e desenvolvimento de plantas. Devido à sua dependência da radiação e sua relação direta com sobrevivência e crescimento, o processo fotossintético tem sido enfatizado na maior parte da pesquisa ecológica e sucessional (CEULEMANS & SAUGIER, 1991).

Estudos sobre fisiologia ecológica de plantas pertencentes a diferentes estádios sucessionais, tanto de regiões temperadas quanto tropicais, têm resultado em uma série de generalizações a respeito de suas características fotossintéticas (BAZZAZ, 1979; GIVNISH, 1988; CEULEMANS & SAUGIER, 1991). As taxas fotossintéticas têm sido mostradas estarem correlacionadas com o estágio sucessional, com espécies iniciais apresentando maiores taxas de trocas de CO₂ em relação a tardias (LOACH, 1970; OBERBAUER & STRAIN, 1984; RAMOS & GRACE, 1990; RIDDOCH *et al.*, 1991a,b; TURNBULL, 1991; THOMPSON *et al.*, 1992b; WALTERS *et al.*, 1993; TINOCO-OJANGUREN & PEARCY, 1995). Mesmo dentro de grupos

sucessionais tardios, as taxas fotossintéticas tendem a declinar com o aumento da tolerância à sombra (CEULEMANS & SAUGIER, 1991). Espécies iniciais de sucessão também apresentam saturação da fotossíntese em maiores densidades de fluxo de fótons (OBERBAUER & STRAIN, 1984; RIDDOCH *et al.*, 1991a; THOMPSON *et al.*, 1992b) e, quando expostas a irradiâncias acima da saturação, suas taxas fotossintéticas podem permanecer não alteradas, enquanto que, em espécies tardias, as taxas fotossintéticas podem declinar sob condições similares em virtude de fotoinibição (CEULEMANS & SAUGIER, 1991). RIDDOCH *et al.* (1991a) observaram que a espécie clímax *Entandrophragma angolense* apresentou, quando exposta a altas irradiâncias, um declínio nas taxas de fotossíntese, maior do que seria esperado apenas pelo fechamento estomático, diferentemente do que ocorreu com a espécie pioneira *Nauclea diderichii*. Também *Dipteryx panamensis*, uma espécie primária e presumivelmente tolerante ao sombreamento, apresentou fotoinibição após exposição longa à radiação plena (CASTRO *et al.*, 1995), embora no mesmo trabalho não tenham sido encontradas evidências de ocorrência de fotoinibição para outras espécies de mesmo e de outros estádios sucessionais. Segundo LOVELOCK *et al.* (1994), a capacidade de recuperação à exposição a altas irradiâncias parece também corresponder ao estágio sucessional das espécies, de modo que espécies comumente encontradas em clareiras e ambientes abertos, além de serem menos susceptíveis à fotoinibição, recuperam-se em maior extensão que espécies encontradas em sub-bosque. Também em espécies herbáceas, tem sido encontrada uma associação entre ocorrência em ambientes abertos e a capacidade para dissipação de excesso de energia de excitação, a qual protege contra a fotoinibição, prevenindo dano ao aparelho fotossintético (JONHSON *et al.*, 1993). Inclinações iniciais das curvas de resposta fotossintética à irradiância, que fornecem estimativas dos valores de eficiência quântica, têm sido consideradas,

em geral, serem mais acentuadas para espécies clímax ou adaptadas à sombra (BOARDMAN, 1977; BAZZAZ, 1979; CEULEMANS & SAUGIER, 1991), de modo que estas se mostrariam mais eficientes em baixas irradiâncias (BAZZAZ, 1979). Contrariamente, LOACH (1970), estudando seis espécies arbóreas de regiões temperadas, encontrou maiores inclinações para as espécies mais intolerantes, enquanto que uma série de estudos mais recentes não têm encontrado diferenças nos valores de eficiência quântica entre espécies de diferentes estádios sucessionais (WALTERS & FIELD, 1987; RAMOS & GRACE, 1990; RIDDOCH *et al.*, 1991b). Taxas de respiração no escuro e pontos de compensação de luz têm também sido extensivamente mostrados serem menores nas espécies tardias em relação a iniciais (LOACH, 1970; WALTERS & FIELD, 1987; FREDEEN & FIELD, 1991; RIDDOCH *et al.*, 1991b; TURNBULL, 1991), embora KITAJIMA (1994) não tenha encontrado tal tendência em estudo realizado com treze espécies arbóreas tropicais de diferentes graus de tolerância à sombra. Menores taxas de respiração no escuro e conseqüentemente menores pontos de compensação de luz contribuem para tornar as espécies tolerantes à sombra mais eficientes sob baixa densidade de fluxo de fótons e assim mais capazes de sobreviver no sub-bosque das florestas, onde a produção fotossintética é limitada pela irradiância (CEULEMANS & SAUGIER, 1991). Espécies de estádios iniciais apresentam ainda altas taxas de transpiração em relação às tardias, o que reflete diferenças nas resistências estomáticas, as quais aumentam com o aumento do estágio sucessional (BAZZAZ, 1979). De fato, altas e baixas condutâncias estomáticas têm sido encontradas, respectivamente, para espécies iniciais e tardias (OBERBAUER & STRAIN, 1984; RIDDOCH *et al.*, 1991b; STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ, 1991). Outras características que diferem entre espécies adaptadas a condições de sol e sombra incluem conteúdo da enzima ribulose-bisfosfato carboxilase

(Rubisco), razão clorofila a/b, densidade estomática e razão tecido paliádico/mesofilo, com maiores valores encontrados nas plantas adaptadas ao sol (GIVNISH, 1988). Tamanho dos cloroplastos e razão tilacóides/grana também diferem entre os dois grupos de espécies, com as adaptadas à sombra apresentando cloroplastos maiores e altas razões tilacóides/grana (GIVNISH, 1988). Espécies iniciais e tardias de sucessão parecem ainda diferir entre si quanto ao grau de plasticidade fotossintética, o qual tende a diminuir com o aumento do estágio sucessional (BAZZAZ & CARLSON, 1982). Enquanto espécies iniciais são capazes de apresentar grandes alterações nas características fotossintéticas quando submetidas a diferentes regimes de luz, espécies tardias apresentam respostas menos pronunciadas (BAZZAZ & CARLSON, 1982; KWESIGA *et al.*, 1986; RAMOS & GRACE, 1990; STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ, 1991; CHAZDON & KAUFMANN, 1993). Resultados obtidos por KITAJIMA (1994), no entanto, não suportam esta afirmação, uma vez que, em seu estudo, doze de treze espécies arbóreas com diferentes graus de tolerância à sombra, apresentaram grande plasticidade em relação aos valores de taxa de assimilação máxima. Por outro lado, TURNBULL *et al.* (1993) observaram alto potencial de aclimação em *Acmena ingens*, uma espécie tardia, e resposta de aclimação mais limitada em *Omalanthus populifolius*, uma espécie pioneira.

Características fotossintéticas das plantas podem ser influenciadas pelas irradiâncias nas quais as espécies são cultivadas (BOARDMAN, 1977). Deste modo, grande número de estudos tem verificado a influência da irradiância de crescimento sobre as características fotossintéticas de plantas pertencentes a diferentes estágios sucessionais. Estes estudos têm mostrado que crescimento em baixas irradiâncias, em geral, ocasiona reduções nas taxas de assimilação máxima, nas irradiâncias de saturação da fotossíntese, nas taxas de respiração no escuro e nos pontos de

compensação de luz (BAZZAZ & CARLSON, 1982; LANGENHEIM *et al.*, 1984; MOONEY *et al.*, 1984; KWESIGA *et al.*, 1986; WALTERS & FIELD, 1987; THOMPSON *et al.*, 1988; RAMOS & GRACE, 1990; RIDDOCH *et al.*, 1991a; TURNBULL, 1991; THOMPSON *et al.*, 1992b; TINOCO-OJANGUREN & PEARCY, 1995). Respostas de eficiência quântica à irradiância de crescimento têm sido mostradas serem mais variáveis, com observações de plantas cultivadas em regime de baixa irradiância apresentando valores maiores (LOACH, 1970; LANGENHEIM *et al.*, 1984; TURNBULL, 1991; THOMPSON *et al.*, 1992b; FAHL *et al.*, 1994), menores (KWESIGA *et al.*, 1986; TURNBULL, 1991) ou similares (FIELD, 1988; PEARCY, 1987; THOMPSON *et al.*, 1988; RAMOS & GRACE, 1990; RIDDOCH *et al.*, 1991a; NEWELL *et al.*, 1993) aos de plantas cultivadas em regime de alta irradiância. Folhas crescidas em condições de baixa irradiância apresentam ainda menores condutâncias estomáticas (WALLACE & DUN, 1980; KWESIGA *et al.*, 1986; PEARCY, 1987; RIDDOCH *et al.*, 1991a; STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ, 1991; TURNBULL *et al.*, 1993; OSUNKOYA *et al.*, 1994), o que pode ocorrer em função de uma menor densidade de estômatos encontrada em folhas desenvolvidas sob condições de sombreamento, como observado em *Heliocarpus appendiculatus* e *Dipteryx panamensis* (FETCHER *et al.*, 1983). Condutâncias do mesofilo também parecem diminuir com sombreamento (KWESIGA *et al.*, 1986; RAMOS & GRACE, 1990; RIDDOCH *et al.*, 1991a), refletindo provavelmente menor atividade de carboxilação pela Rubisco (RAMOS & GRACE, 1990; RIDDOCH *et al.*, 1991b). De fato, folhas adaptadas à sombra apresentam menor conteúdo de proteínas solúveis e, entre estas, de Rubisco (BESFORD, 1986; EVANS, 1987; THOMPSON, 1987). Adaptação à sombra parece também envolver redução em outras enzimas do ciclo de Calvin e em componentes da cadeia de transporte de elétrons (BOARDMAN, 1977;

EVANS, 1987; THOMPSON, 1987). Outra característica marcante apresentada pelas plantas em resposta a sombreamento é aumento dos níveis de clorofila total, acompanhado de redução da razão clorofila a/b (LAMBERS, 1987; MUTHUCHELIAN *et al.*, 1989; ENGEL & POGGIANI, 1991; THOMPSON *et al.*, 1992b; OSUNKOYA *et al.*, 1994; TINOCO-OJANGUREN & PEARCY, 1995). Contudo, poucas mudanças em características de absorvência foliar têm sido encontradas para folhas crescidas em baixas irradiâncias (LANGENHEIM *et al.*, 1984; EVANS, 1987; McKIERNAN & BAKER, 1991). ST-JACQUES *et al.* (1991), por outro lado, puderam verificar aumentos de absorvência da radiação fotossinteticamente ativa em folhas de espécies arbóreas de regiões temperadas desenvolvidas na sombra. Folhas crescidas na sombra apresentam ainda alterações anatômicas, com menor espessura da camada de tecido paliádico (LAMBERS, 1987; LEE *et al.*, 1990; THOMPSON *et al.*, 1992a; OSUNKOYA *et al.*, 1994) e distribuição de cloroplastos em camada mais compacta (LEE *et al.*, 1990). Os cloroplastos de plantas desenvolvidas na sombra, por sua vez, apresentam maior proporção de tilacóides em relação ao estroma e maior desenvolvimento de grana, acompanhado de uma maior razão de membranas oclusas (“appressed”) em relação a não oclusas (BOARDMAN, 1977; THOMPSON, 1987; ANDERSON *et al.*, 1988).

Embora a maioria dos estudos realizados tenha investigado os efeitos da redução da quantidade da radiação sobre as características fotossintéticas das plantas, alguns autores têm também avaliado o papel da qualidade espectral da radiação. Plantas de *Khaya senegalensis* apresentaram maiores taxas fotossintéticas, maiores eficiências quânticas e maiores condutâncias do mesofilo quando mantidas sob baixa razão vermelho(V)/vermelho-extremo(VE) (KWESIGA *et al.*, 1986). Por outro lado, TURNBULL (1991) observou, em plantas crescidas a 15% da radiação

fotossinteticamente ativa, menores taxas de assimilação máxima, menores taxas de respiração no escuro e menores eficiências quânticas sob condições de baixa razão V/VE em relação aos valores obtidos sob condições de alta razão V/VE. Entretanto, em níveis de densidade de fluxo de fótons similares aos encontrados em sombra densa - abaixo de 5% - , os efeitos da qualidade e da quantidade de radiação foram quase idênticos, de modo que a influência da qualidade da radiação sobre as características fotossintéticas pode ser dependente do nível de irradiância (TURNBULL, 1991). Outros estudos não têm encontrado efeitos de baixa razão V/VE sobre as características fotossintéticas das plantas, concluindo que estas são influenciadas principalmente pelas intensidades de radiação (WARRINGTON *et al.*, 1988; KITAJIMA, 1994; TINOCO-OJANGUREN & PEARCY, 1995). Apesar disso, a qualidade espectral da radiação parece ter papel importante na regulação da organização de cloroplastos, estes apresentando maior densidade de grana, maior razão de fotossistema II/fotossistema I e menor razão clorofila a/b em plantas aclimatadas a baixas razões V/VE (GLICK *et al.*, 1985). No entanto, estas alterações envolvendo estequiometria de fotossistemas sob baixas razões V/VE não parecem ser mediadas pelo fitocromo (CHOW *et al.*, 1990; SMITH *et al.*, 1993) e parecem ocorrer em resposta ao desequilíbrio de captura de energia entre os dois fotossistemas, já que radiação enriquecida com vermelho-extremo é preferencialmente absorvida pelo fotossistema I (GLICK *et al.*, 1985).

Um outro aspecto em relação a características fotossintéticas que tem merecido atenção é a capacidade das plantas de utilizarem “sunflecks” (CHAZDON, 1988; CHAZDON & PEARCY, 1991). Em sub-bosques de florestas, estes podem contribuir com mais de 50% da densidade diária de fluxo de fótons (CHAZDON, 1988) e 30% a 60% do ganho diário de carbono das plantas pode ser atribuído à sua utilização (PEARCY, 1988). A utilização eficiente de “sunflecks” é baseada

em uma resposta muito rápida do aparelho fotossintético a níveis flutuantes de radiação (MOONEY *et al.*, 1984) e parece ser maior para espécies tolerantes à sombra (CHAZDON, 1988, CHAZDON & PEARCY, 1991; TINOCO-OJANGUREN & PEARCY, 1992) ou plantas crescidas sob regime de baixa irradiância (TINOCO-OJANGUREN & PEARCY, 1995). Uma vez que, em geral, as respostas estomáticas à irradiância tendem a ocorrer mais lentamente que as respostas de assimilação (CHAZDON, 1988), como de fato demonstrado por PEARCY (1987) em espécies arbóreas tropicais, a utilização de “sunflecks” poderia ser limitada pelo fechamento estomático sob as condições de baixa irradiância do sub-bosque. No entanto, em espécies tolerantes à sombra, as respostas estomáticas parecem ser consistentemente mais rápidas, contribuindo para a maximização da fotossíntese durante “sunflecks” (GRIME, 1983). Segundo FAY & KNAPP (1993), espécies que apresentam menores taxas de assimilação e transpiração e menores condutâncias estomáticas - características de espécies tolerantes à sombra - tendem a ter estômatos menos responsivos, que não fecham ou fecham pouco na sombra, maximizando potencial de ganho de carbono. Em muitas espécies de sub-bosque, estômatos podem mesmo permanecer abertos sob radiação difusa baixa (CHAZDON, 1988), como ocorre em *Claoxylon sandwicense* (PEARCY & CALKIN, 1983) e *Piper hispidum* (MOONEY *et al.*, 1983). Deste modo, quando um “sunfleck” atinge as folhas, estas seriam capazes de responder com aumento das taxas fotossintéticas, não sendo restritas pelas respostas geralmente mais lentas dos estômatos. Plantas de *Claoxylon sandwicense* são mesmo capazes de atingir taxas de fotossíntese saturadas por luz durante “sunflecks” de curta duração (PEARCY & CALKIN, 1983).

O objetivo deste trabalho consistiu em investigar e comparar características fotossintéticas de plantas jovens de seis espécies arbóreas tropicais pertencentes a diferentes estádios

sucessionais, bem como verificar a influência de sombreamento natural, imposto por cobertura vegetal, sobre tais características.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Materiais vegetais

O estudo foi conduzido com as seguintes espécies: *Cecropia glazioui*, *Schizolobium parahyba*, *Chorisia speciosa*, *Esenbeckia leiocarpa*, *Myroxylon peruiferum* e *Hymenaea courbaril*. As sementes destas espécies foram coletadas na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP e/ou nas proximidades da Reserva (*H. courbaril*), no campus da Universidade Estadual de Campinas, SP (*E. leiocarpa*, *M. peruiferum*), área urbana de Campinas, SP (*C. speciosa*) e município de Peruíbe, SP (*C. glazioui*). Informações a respeito do ambiente de ocorrência e estádios sucessionais destas espécies foram apresentados na Tabela 1.2.

2.2. Obtenção das plantas

Plântulas foram obtidas a partir de sementes, as quais foram colocadas para germinar em placas de Petri ou caixas gerbox forradas com duas folhas de papel de filtro umedecido com água destilada e mantidas sob luz branca constante ($3,2\text{W.m}^{-2}$) a 25°C em câmaras FANEM 347F. Sementes de *S. parahyba* e *H. courbaril* foram previamente escarificadas em esmeril; sementes de *C. speciosa* foram previamente escarificadas com uma pequena incisão no tegumento com auxílio de bisturi. Após a germinação, as plântulas foram transferidas para bandejas com terra e mantidas em casa de vegetação para o seu estabelecimento. Parte das plantas de *C. glazioui* foi obtida a partir da germinação de sementes em bandejas com terra mantidas na borda da mata da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

2.3. Condições experimentais

As plântulas estabelecidas em casa de vegetação foram transplantadas para sacos de mudas contendo aproximadamente 3,5L de terra coletada da Reserva Municipal de Santa Genebra. A análise química da terra está apresentada no Apêndice (Tabela 8.1). As plantas foram divididas em três lotes, um dos quais permaneceu em casa de vegetação. Os outros dois lotes foram transferidos para a Reserva Municipal de Santa Genebra. Um lote foi mantido no interior da mata em condição de sombreamento natural imposto pela cobertura vegetal, enquanto o outro foi mantido em área externa à mata sob radiação solar plena. Os espectros da radiação solar no exterior e interior da mata e em casa de vegetação estão mostrados no Apêndice (Figs. 8.1 a 8.4, 8.6), onde também são apresentados os valores de porcentagem de redução da intensidade de radiação sob a condição de sombreamento natural e as razões vermelho/vermelho-extremo da radiação nas diferentes condições (Tabela 8.2, 8.3). No caso das plantas mantidas sob radiação plena, os sacos de mudas foram alojados em valas abertas no solo para evitar o aquecimento excessivo do sistema radicular. A irrigação das plantas mantidas no tratamento de radiação plena foi diária, ao passo que as plantas do interior foram irrigadas sempre que necessário.

A Tabela 4.1 especifica as idades das plantas na transferência para as condições experimentais e o tempo de cultivo sob os tratamentos, após os quais foram realizadas medidas de fotossíntese, dosagens de conteúdo de clorofila e medidas de propriedades ópticas de folhas.

Tabela 4.1 - Especificações das idades das plantas das diversas espécies estudadas na transferência para as condições experimentais e dos tempos de cultivo nos experimentos destinados à realização de medidas de fotossíntese, clorofila e propriedades ópticas de folhas. CV= casa de vegetação, RP= radiação plena, SN= sombreamento natural.

Medidas	Espécies	Idade na transferência (dias)		Tempo de cultivo sob as condições experimentais (dias)	
		CV	RP / SN	CV	RP / SN
Fotossíntese	<i>Cecropia glazioui</i>	63	159*	104	123 a 159
	<i>Schizolobium parahyba</i>	23	38	106	138 a 145
	<i>Chorisia speciosa</i>	22	51	106	142 a 206
	<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	22	25	104	108 a 115
	<i>Myroxylon peruiferum</i>	30	32	106	109 a 113
	<i>Hymenaea courbaril</i>	39	40	119	146 a 215
Clorofila	<i>Cecropia glazioui</i>	63	159*	106	109
	<i>Schizolobium parahyba</i>	23	38	110	192
	<i>Chorisia speciosa</i>	22	51	107	151
	<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	51	52	131	233
	<i>Myroxylon peruiferum</i>	30	32	100	99
	<i>Hymenaea courbaril</i>	39	40	100	105
Propriedades ópticas	<i>Cecropia glazioui</i>	79	79	89	89
	<i>Schizolobium parahyba</i>	40	40	91	91
	<i>Chorisia speciosa</i>	40	46	93	106
	<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	44	44	89	89
	<i>Myroxylon peruiferum</i>	48	48	93	93
	<i>Hymenaea courbaril</i>	48	48	92	92

* plantas oriundas de sementes germinadas em bandejas com terra na borda na mata.

2.4. Medidas de fotossíntese e parâmetros relacionados

Fotossíntese foi medida como taxa líquida de trocas de CO_2 através do Sistema de Fotossíntese Portátil - IRGA (“infra-red gas analyser”) da LI-COR (modelo LI-6200) equipado com câmara de 1L. Simultaneamente, foram obtidas através do mesmo equipamento medidas de densidade de fluxo de fótons, condutância estomática, temperatura da folha, concentração intercelular de CO_2 e taxa de transpiração. As medidas foram feitas na última folha expandida de cada planta, a qual teve uma área parcial pré-determinada inclusa na câmara para as medidas. O aparelho foi programado para realizar três medições consecutivas, 1 a cada 7s, cuja média foi considerada uma medida. Foram utilizadas repetições de 5 plantas. As medidas foram sempre realizadas em dias de céu claro.

Para as plantas cultivadas em casa de vegetação, as medidas foram realizadas em campo aberto das 06:30h até às 17:00h. Para as plantas submetidas a tratamentos de radiação solar plena e sombreamento natural, as medidas foram realizadas sob as respectivas condições de cultivo durante o período da manhã: de minutos antes do amanhecer até às 12:00h para as plantas cultivadas sob radiação plena e das 08:00 às 12:00h para as plantas cultivadas sob sombreamento natural. Neste último caso, após às 12:00h, as plantas foram momentaneamente transferidas para manchas de sol existentes no sub-bosque (“sunflecks”) e três medidas em seqüência foram realizadas sob esta condição. Curvas de atividade fotossintética e demais parâmetros relacionados para as plantas cultivadas sob sombreamento natural também foram obtidas sob radiação plena. Neste caso, as plantas foram retiradas do interior da mata no final da tarde do dia imediatamente anterior ao dia das medidas, estas tendo sido feitas de mesma forma que para as plantas cultivadas sob radiação plena.

2.5. Conteúdo de clorofila

Para a extração de clorofila, foram retirados das folhas discos de área conhecida em número suficiente para perfazer de 40mg a 60mg de tecido fresco. Igual número de discos foliares de massa fresca similar foi retirado e submetido à secagem por 48h em estufa a 80°C para obtenção, por amostragem, da massa seca dos discos foliares. As amostras foram retiradas das 3-5 folhas mais jovens e expandidas, evitando quando possível a nervura central. O material fresco foi homogeneizado em 15mL de acetona 80% em “polytron” por cerca de 20s em ambiente fracamente iluminado, utilizando-se vidraria escura ou envolta em papel alumínio. O material foi centrifugado a 2000rpm por 5min e a absorbância do sobrenadante foi determinada em espectrofotômetro a 663nm e a 645nm. O cálculo dos teores de clorofila, expressos em mg.g^{-1} massa seca⁻¹ ($\text{mg.g}^{-1} \cdot \text{ms}^{-1}$) foi feito de acordo com as seguintes equações (ARNON, 1949):

$$\text{clorofila } a = \frac{(12,7 A_{663} - 2,69 A_{645})}{1000M} \cdot V$$

$$\text{clorofila } b = \frac{(22,9 A_{645} - 4,68 A_{663})}{1000M} \cdot V$$

$$\text{clorofila total} = \frac{(20,2 A_{645} + 8,02 A_{663})}{1000M} \cdot V ,$$

onde:

A_{663} = absorbância a 663nm

A_{645} = absorbância a 645nm

V = volume da amostra (mL)

M = massa seca da amostra (g)

Os valores em $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{ms}^{-1}$ foram convertidos em $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ pela fórmula:

$$\text{clorofila } (\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}) = \frac{\text{clorofila } (\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{ms}^{-1}) \times MS_{\text{discos}}}{A_{\text{discos}}},$$

onde:

MS_{discos} = massa seca média dos discos foliares (g)

A_{discos} = área dos discos foliares (cm^2)

Foram utilizadas repetições de 4 plantas por tratamento, tendo sido realizadas 2 extrações por planta e 2 leituras por extrato.

2.6. Propriedades ópticas de folhas

Medidas de absorvância, transmitância e reflectância de folhas destacadas foram realizadas por meio de espectroradiômetro LI-COR (LI-1800) conectado a esfera externa integradora (1800-12S). As medidas foram sempre realizadas para a face adaxial das folhas. Foram utilizadas repetições de 3 plantas por tratamento, tendo sido retirada, de cada planta, 1 folha dentre as 3 mais jovens e totalmente expandidas. Para *E. leiocarpa*, foram utilizadas repetições de 2 plantas por tratamento.

2.7. Análise dos dados

Os dados de fotossíntese, temperatura da folha, transpiração, condutância estomática e concentração intercelular de CO_2 obtidos para as 5 plantas utilizadas foram submetidos à regressão polinomial de 2ª ordem para a construção de curvas, a partir das quais foram estimados diversos parâmetros relacionados à atividade fotossintética. Regressão linear para dados de

fotossíntese obtidos abaixo de $100\mu\text{mol f\u00f3tons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ tamb\u00e9m foi efetuada, com a inclina\u00e7\u00e3o da reta fornecendo estimativas de valores de efici\u00eancia qu\u00e2ntica (TURNBULL *et al.*, 1993) e taxa de respira\u00e7\u00e3o no escuro (NEWELL *et al.*, 1993). Ponto de compensa\u00e7\u00e3o de luz foi estimado pela raz\u00e3o respira\u00e7\u00e3o no escuro/efici\u00eancia qu\u00e2ntica (TURNBULL *et al.*, 1993). Valores de irradi\u00e2ncia para satura\u00e7\u00e3o da fotoss\u00edntese foram estimados pela interpola\u00e7\u00e3o do valor de assimila\u00e7\u00e3o m\u00e1xima na reta de regress\u00e3o linear (FITTER & HAY, 1983). Para a compara\u00e7\u00e3o estat\u00edstica dos par\u00e2metros entre os tratamentos de radia\u00e7\u00e3o plena e de sombreamento natural, as regress\u00f5es e as estimativas de par\u00e2metros foram feitas para cada uma das plantas isoladamente, a fim de se obter repeti\u00e7\u00f5es de dados. Foi utilizado teste t de Student a n\u00edvel de 5% de probabilidade (PIMENTEL-GOMES, 1990). Dados em porcentagem foram previamente transformados em arco-seno \sqrt{p} .

Os dados de conte\u00fado de clorofila e de propriedades \u00f3pticas de folhas tamb\u00e9m foram analisados estatisticamente. Dados de propriedades \u00f3pticas - absorv\u00eancia, transmit\u00e2ncia e reflect\u00e2ncia - foram previamente transformados em arco-seno \sqrt{p} . Em ambos os casos, utilizou-se teste t de Student a n\u00edvel de 5% de probabilidade, estando os resultados das an\u00e1lises indicados nas tabelas atrav\u00e9s de letras. Os valores seguidos pelas mesmas letras n\u00e3o diferem significativamente entre si.

3. RESULTADOS

3.1. Fotossíntese e parâmetros relacionados

3.1.1. Plantas cultivadas em casa de vegetação

As curvas de atividade fotossintética tanto em função da hora do dia quanto da irradiância obtidas para as plantas das seis espécies estudadas estão apresentadas nas Figuras 4.1 a 4.6, acompanhadas das curvas de transpiração, temperatura da folha, condutância estomática e concentração intercelular de CO₂.

De modo geral, pode-se observar um rápido aumento das taxas fotossintéticas nas primeiras horas da manhã, acompanhando o aumento na irradiância, seguido por um período de estabilização nos níveis máximos e um posterior decréscimo no período da tarde, acompanhando a queda da densidade de fluxo de fótons (Figs. 4.1A a 4.4A). Em *M. peruiferum*, a curva de atividade fotossintética não permitiu observar o aumento inicial, provavelmente porque o ajuste da curva não foi sensível o bastante para detectar o aumento das taxas seguido por uma rápida queda, como pode ser observado através dos valores individuais (Fig. 4.5A). Em *H. courbaril*, a grande dispersão dos dados individuais mascarou o curso da atividade fotossintética ao longo do dia, também não sendo possível observar nenhuma tendência nítida (Fig. 4.6A).

Curvas de transpiração seguiram padrão similar ao das curvas de fotossíntese em função da hora do dia, sendo acompanhadas em seu padrão também pelas curvas de temperatura da folha (Figs. 4.1B a 4.6B). À exceção de *C. glazioui*, as condutâncias estomáticas se mostraram altas no início da manhã, decrescendo ao longo do dia e apresentando os menores valores nos horários de

maior demanda transpiratória (Figs. 4.2C a 4.6C). Em *C. glazioui*, os valores de condutância se mantiveram em nível mais ou menos estável ao longo do dia, declinando apenas ao final da tarde (Fig. 4.1C). As concentrações intercelulares de CO₂ se mostraram altas no início da manhã - consequência dos altos níveis de CO₂ atmosférico neste período (dados não apresentados) - diminuindo ao longo do dia, com os menores valores apresentados nos momentos de maiores taxas fotossintéticas e transpiratórias (Figs. 4.1C a 4.6C).

Em função da densidade de fluxo de fótons, *C. glazioui* (Fig. 4.1D), *S. parahyba* (Fig. 4.2D) e *E. leiocarpa* (Fig. 4.4D) não apresentaram ou apresentaram apenas uma ligeira queda da atividade fotossintética em altas irradiâncias, apesar da ocorrência de fechamento estomático parcial em *S. parahyba* (Fig. 4.2F) e *E. leiocarpa* (Fig. 4.4F); em *C. glazioui*, as condutâncias estomáticas permaneceram inalteradas (Fig. 4.1F). As quedas de atividade fotossintética em altas irradiâncias foram mais acentuadas nos casos de *C. speciosa* (Fig. 4.3D), *M. peruiiferum* (Fig. 4.5D) e *H. courbaril* (Fig. 4.6D), onde fechamento estomático também foi observado (Figs. 4.3F, 4.5F, 4.6F).

A Tabela 4.2 sumariza diversos parâmetros relacionados à atividade fotossintética, os quais permitem fazer uma comparação mais objetiva entre as espécies. *C. glazioui* apresentou, entre as seis espécies, a maior taxa de assimilação máxima (A_{max}), sendo seguida, em ordem decrescente, por *C. speciosa*, *E. leiocarpa*, *M. peruiiferum*, *S. parahyba* e *H. courbaril*. Os picos de assimilação máxima ($I_{A_{max}}$) foram atingidos acima de $1000 \mu\text{mol fótons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para *C. glazioui*, *S. parahyba* e *E. leiocarpa*. Estas espécies apresentaram quedas de atividade fotossintética a $1700 \mu\text{mol fótons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ em relação à assimilação máxima (Queda A_{1700}) pouco significativas. Nas

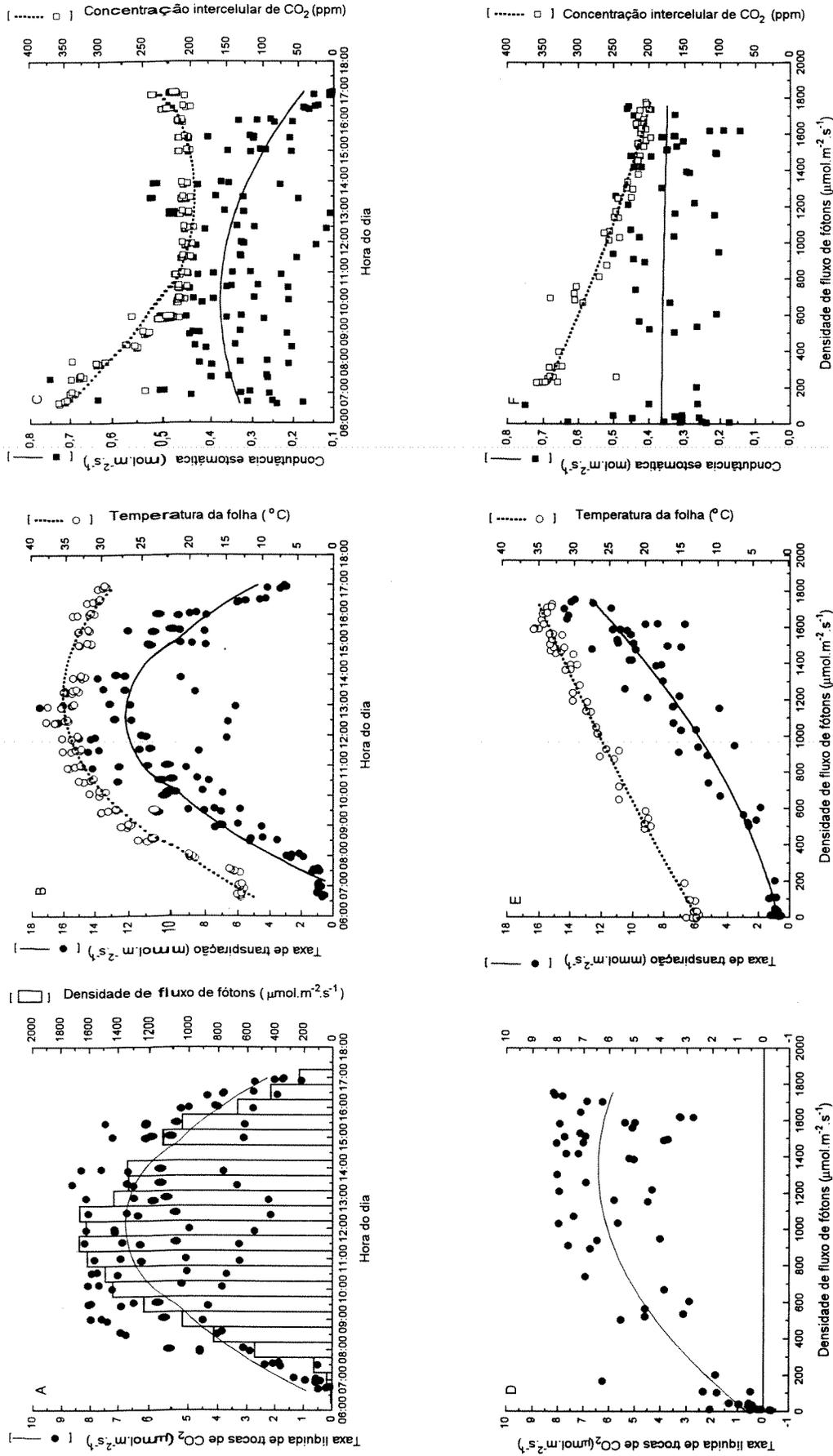


Figura 4.1 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração, temperatura da folha, condutância estomática e concentração intercelular de CO₂ de plantas de *Cecropia glaziovii* cultivadas em casa de vegetação. A), B), C) em função da hora do dia e D), E), F) em função da irradiância.

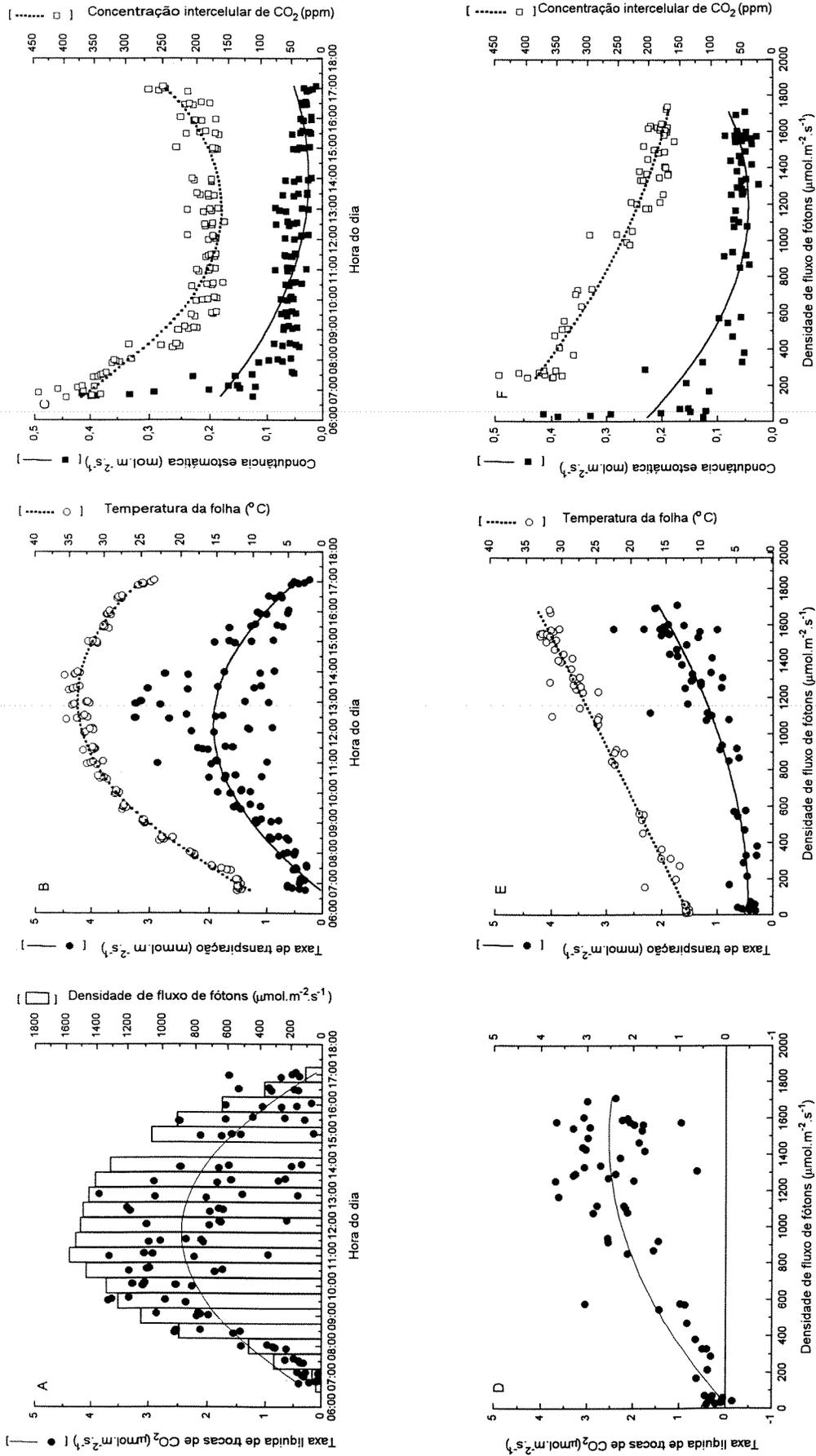


Figura 4.2 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração, temperatura da folha, condutância estomática e concentração intercelular de CO₂ de plantas de *Schizolobium parahyba* cultivadas em casa de vegetação. A), B), C) em função da hora do dia e D), E), F) em função da irradiância.

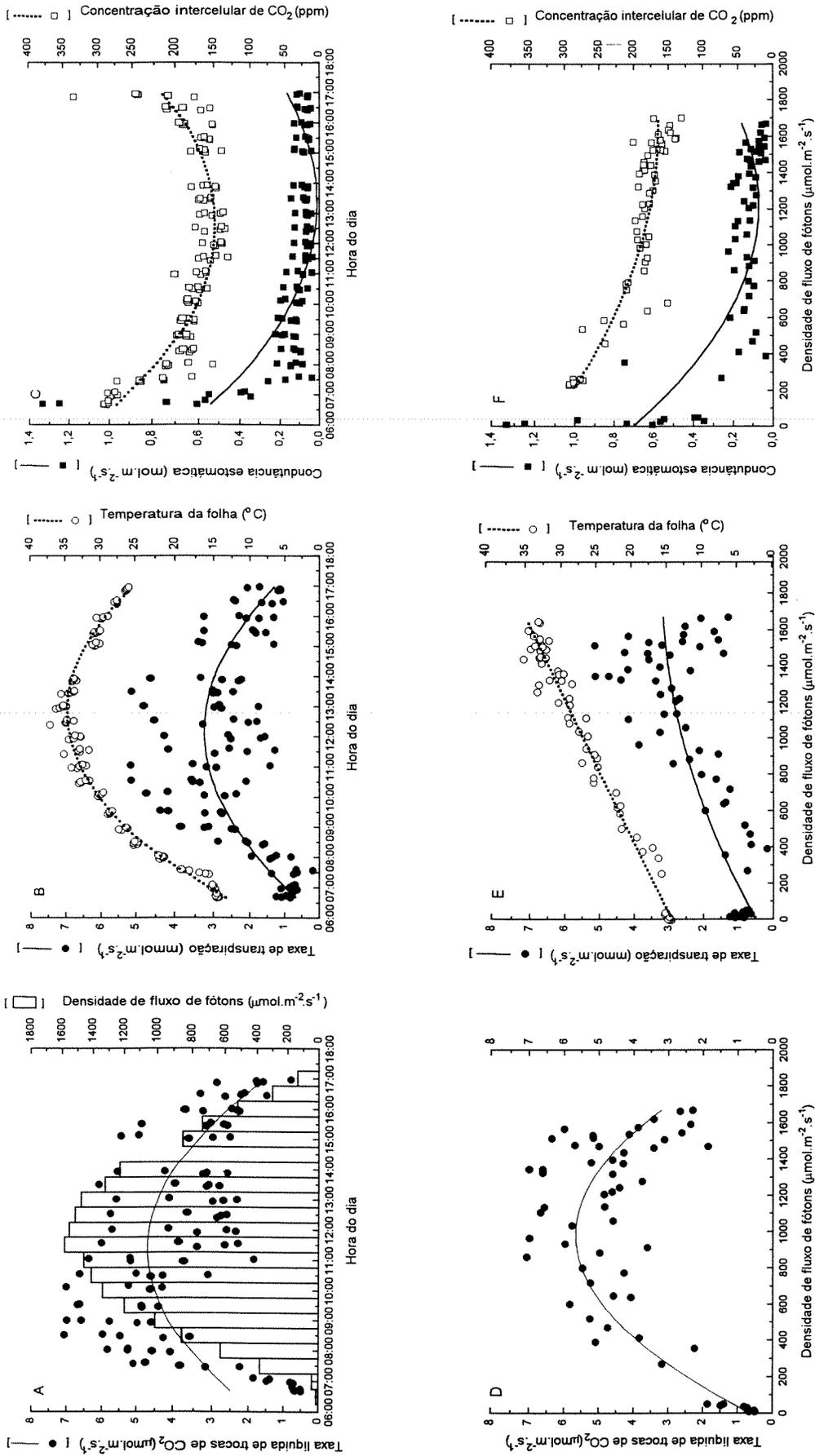


Figura 4.3 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração, condutância estomática e concentração intercelular de CO₂ de plantas de *Chorisia speciosa* cultivadas em casa de vegetação. A), B), C) em função da hora do dia e D), E), F) em função da irradiância.

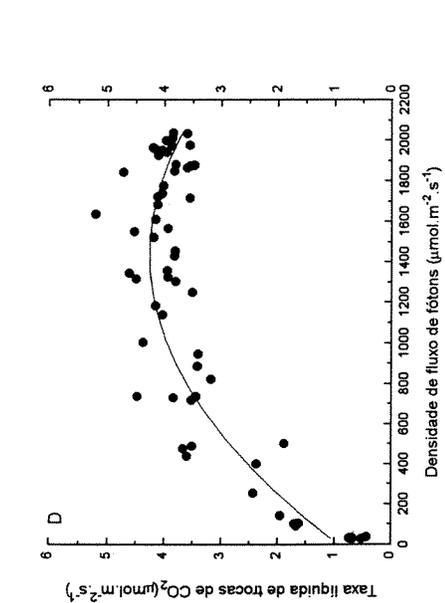
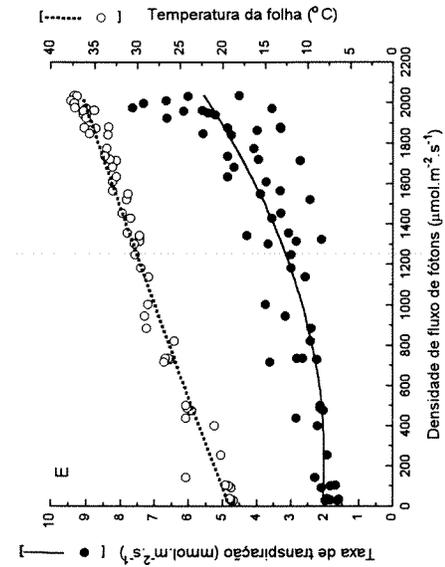
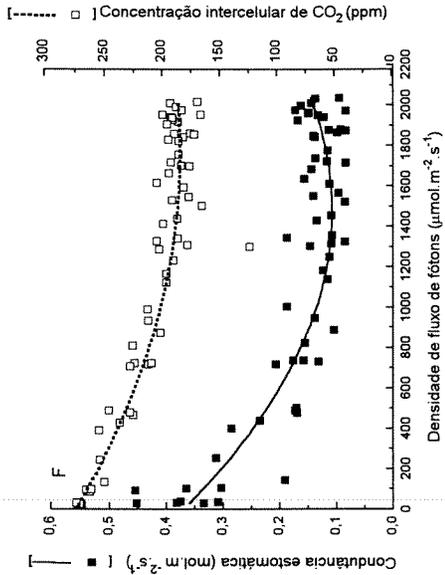
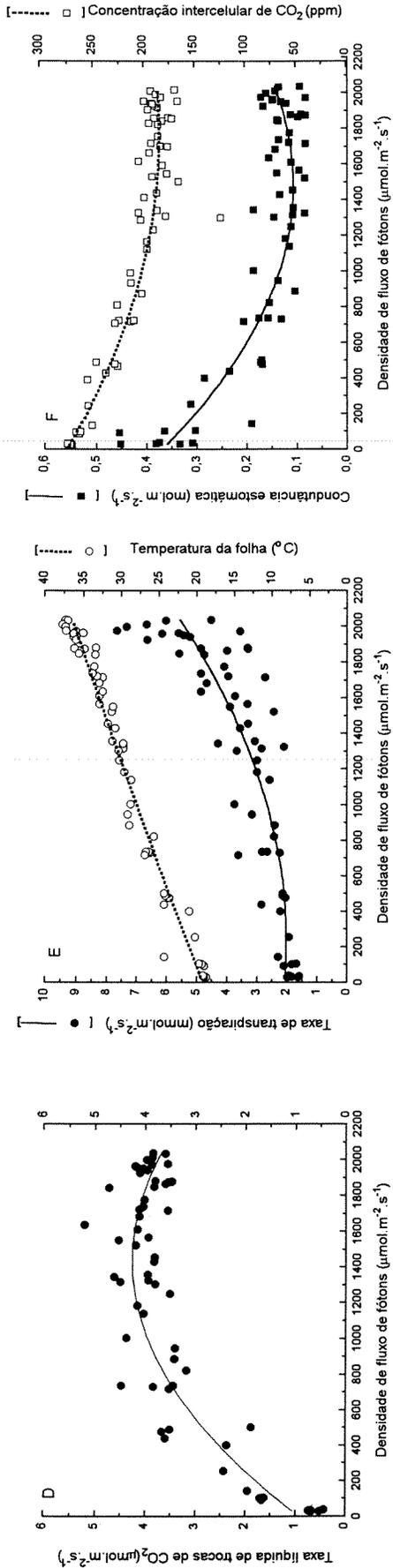
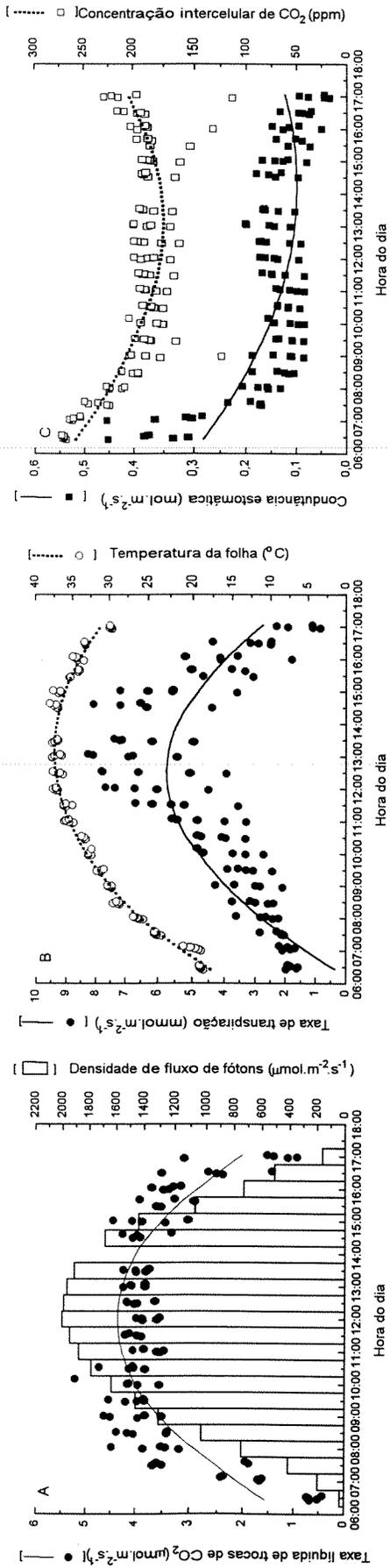


Figura 4.4 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração, temperatura da folha, condutância estomática e concentração intercelular de CO₂ de plantas de *Esenbeckia leiocarpa* cultivadas em casa de vegetação. A), B), C) em função da hora do dia e D), E), F) em função da irradiância.

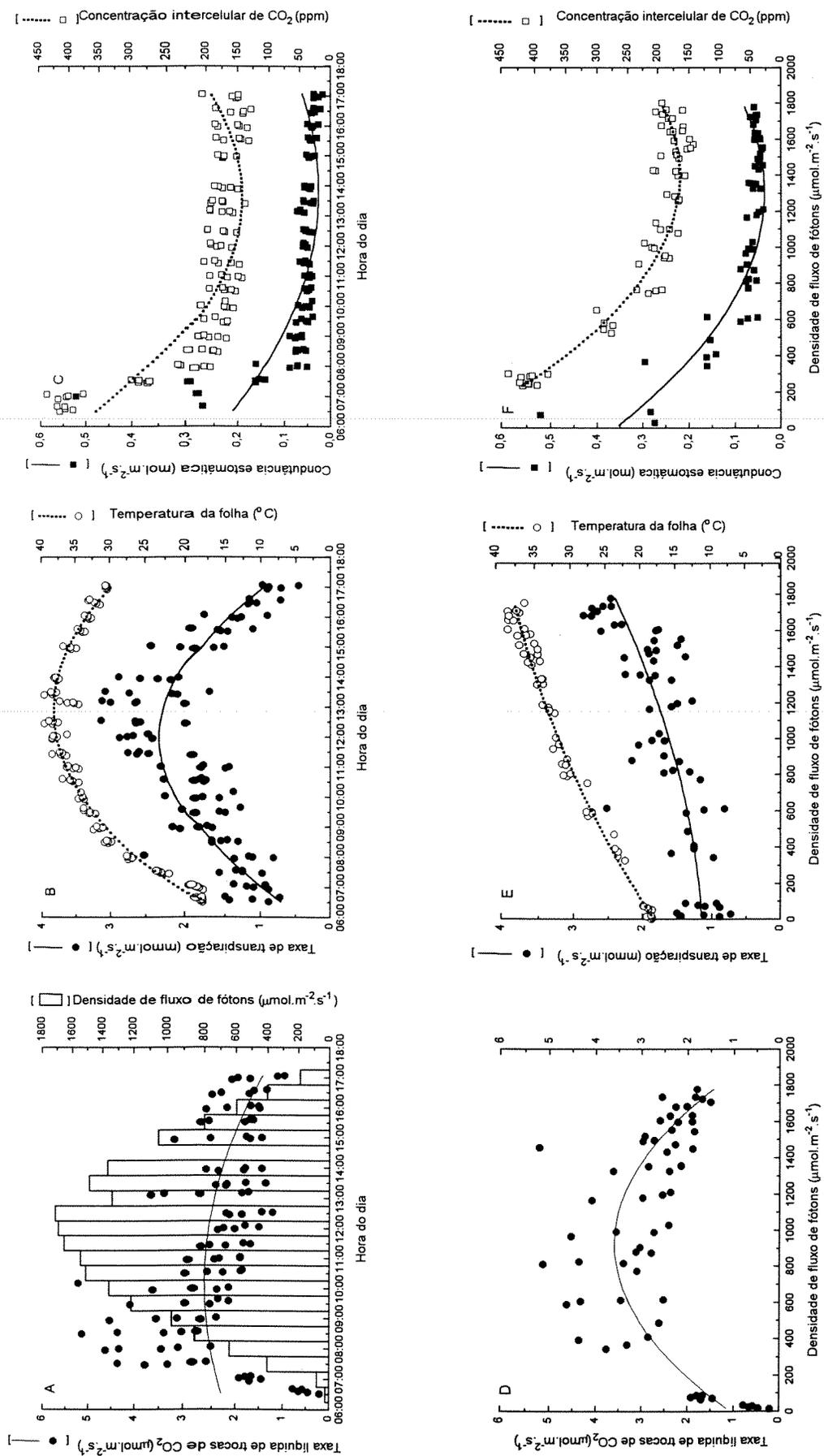


Figura 4.5 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração, temperatura da folha, condutância estomática e concentração intercelular de CO₂ de plantas de *Myroxylon peruiferum* cultivadas em casa de vegetação. A), B), C) em função da hora do dia e D), E), F) em função da irradiância.

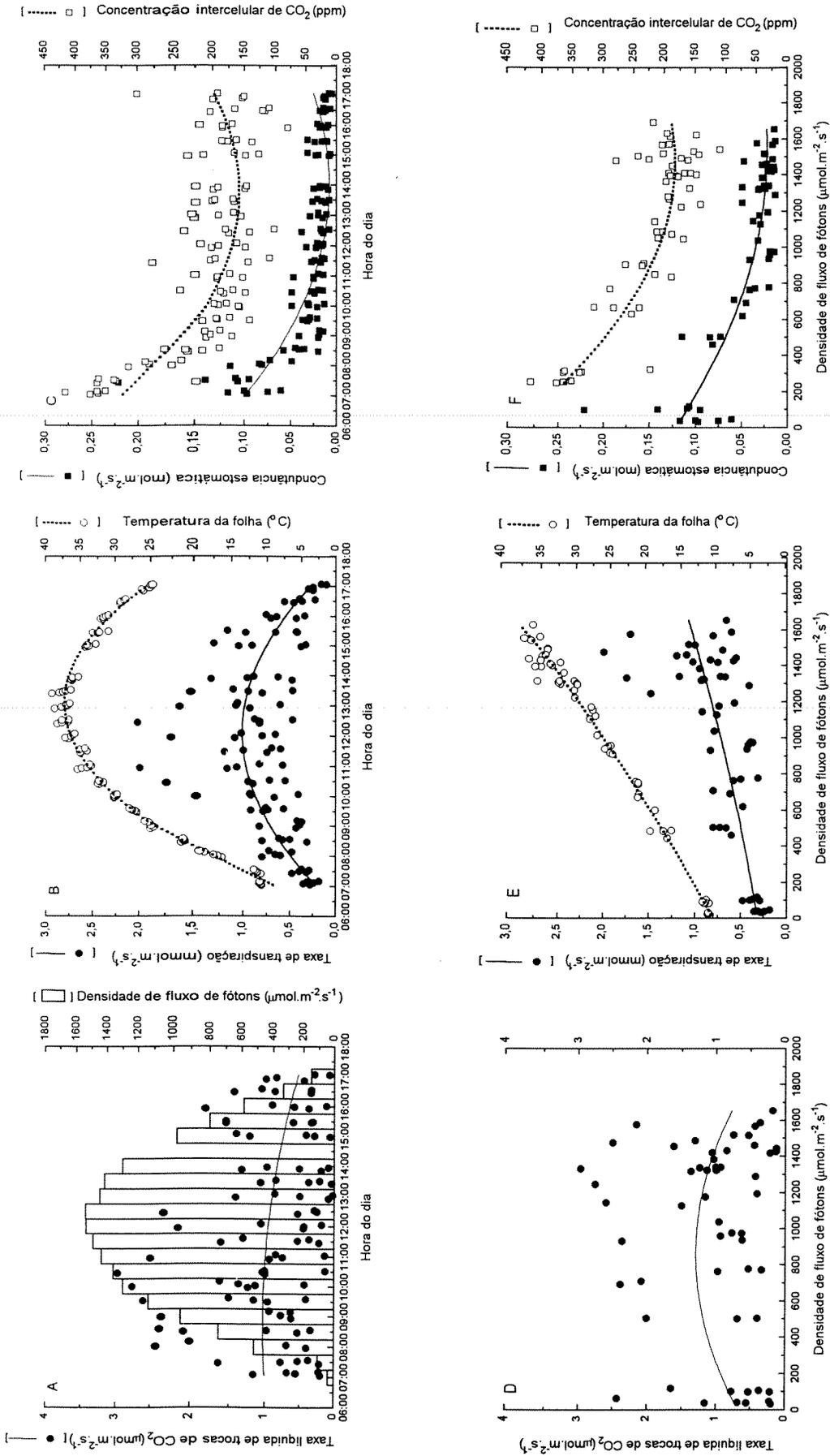


Figura 4.6 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração, temperatura da folha, condutância estomática e concentração intercelular de CO₂ de plantas de *Hymenaea courbaril* cultivadas em casa de vegetação. A), B), C) em função da hora do dia e D), E), F) em função da irradiância.

Tabela 4.2 - Parâmetros relacionados à atividade fotossintética de plantas das espécies estudadas cultivadas em casa de vegetação. A_{\max} = taxa de assimilação máxima; $I_{A_{\max}}$ = irradiância no pico de assimilação máxima; Queda A_{1700} = queda da atividade fotossintética a 1700 $\mu\text{mol f\^otons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ em relação a A_{\max} ; T_{\max} = taxa de transpiração máxima; C_s = condutância estomática.

	A_{\max} ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	$I_{A_{\max}}$ ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Queda A_{1700} (%)	T_{\max} ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	C_s ($\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)			
					min ^(*)	max ^(*)	na A_{\max}	na T_{\max}
<i>Cecropia glazioui</i>	6,44	1340,27	6,91	12,22	0,17	0,38	0,35	0,35
<i>Schizolobium parahyba</i>	2,54	1481,16	2,12	1,93	0,03	0,18	0,06	0,04
<i>Chorisia speciosa</i>	5,67	993,08	47,67	3,26	0,01	0,54	0,09	0,03
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	4,27	1424,09	2,67	5,75	0,10	0,28	0,11	0,11
<i>Myroxylon peruiferum</i>	3,60	911,75	49,49	2,33	0,03	0,21	0,07	0,04
<i>Hymenaea courbaril</i>	1,30	867,79	45,40	1,01	0,01	0,10	0,04	0,01

(*) no período 06:30h-17:00h

espécies *C. speciosa*, *M. peruiiferum* e *H. courbaril*, os picos de assimilação máxima foram atingidos em intensidades abaixo de $1000\mu\text{mol f\acute{o}tons.m}^{-2}.s^{-1}$. Estas espécies apresentaram quedas marcantes da atividade fotossintética a $1700\mu\text{mol f\acute{o}tons.m}^{-2}.s^{-1}$.

C. glazioui apresentou a maior e *H. courbaril* a menor taxa de transpiração máxima (T_{max}), com as demais espécies apresentando valores intermediários. Os maiores valores de condutância estomática (C_s) foram apresentados por *C. glazioui* e *C. speciosa*, embora nesta última tenham apenas se destacado os valores máximos apresentados durante o período. Por outro lado, *H. courbaril* foi a espécie que apresentou os menores valores de condutância estomática. Para todas as espécies, com exceção de *C. glazioui*, a assimilação e a transpiração máximas ocorreram em valores de condutância próximos aos valores mínimos apresentados durante o período. Em *C. glazioui*, estas ocorreram em valores de condutância próximos ao valor máximo.

3.1.2. Plantas cultivadas sob radiação plena e sombreamento natural

As Figuras 4.7 a 4.18 apresentam curvas de atividade fotossintética e dos diversos parâmetros relacionados obtidas no período da manhã para plantas das seis espécies estudadas cultivadas sob condições de radiação plena e sombreamento natural.

Plantas cultivadas em radiação plena apresentaram rápidos aumentos iniciais das taxas de fotossíntese com aumentos da irradiância e, após ter sido atingido o valor máximo, apresentaram quedas da atividade mais ou menos acentuadas dependendo da espécie (Figs. 4.7A, 4.9A, 4.11A, 4.13A, 4.15A, 4.17A). Curvas de transpiração e de temperatura da folha, em geral, apresentaram aumentos ao longo do período da manhã (Figs. 4.7B, 4.9B, 4.11B, 4.13B, 4.15B, 4.17B). Valores

de condutância estomática e concentração intercelular de CO₂ mostraram-se altos no início da manhã e decresceram no decorrer do período (Figs. 4.7C, 4.9C, 4.11C, 4.13C, 4.15C, 4.17C).

Plantas cultivadas sob sombreamento natural apresentaram taxas muito baixas de fotossíntese sob esta condição, em torno de ou abaixo de 1 μmol fótons. m⁻².s⁻¹ (Figs. 4.7D, 4.9D, 4.11D, 4.13D, 4.15D, 4.17D). Em todos os casos, entretanto, as plantas foram capazes de responder rapidamente aos aumentos abruptos de radiação provocados pela transferência das plantas para manchas de sol existentes no sub-bosque (“sunflecks”). Os níveis de fotossíntese atingidos nestes casos foram similares, ou até mesmo superiores - como em *S. parahyba* (Fig. 4.9D), *M. peruiferum* (Fig. 4.15D) e *H. courbaril* (Fig. 4.17D) -, aos apresentados pelas plantas de radiação plena sob densidade de fluxo de fótons similar (Figs. 4.9A, 4.15A, 4.17A). Em *C. glazioui* (Fig. 4.7D) e *S. parahyba* (Fig. 4.9D), as taxas de fotossíntese, após o rápido aumento ocorrido sob as manchas de sol, não se mantiveram em níveis altos, decrescendo com a manutenção de níveis altos de irradiância no sub-bosque; em *C. speciosa* (Fig. 4.11D) e *E. leiocarpa* (Fig. 4.13D), diminuições das taxas de fotossíntese também foram observadas, acompanhando, no entanto, a diminuição do nível de irradiância das manchas de sol. Taxas de transpiração se mantiveram em níveis mais baixos para as plantas mantidas no sub-bosque, assim como as temperaturas das folhas se mantiveram mais amenas sob esta condição. Ambos os parâmetros, contudo, apresentaram rápido aumento com exposição a maiores níveis de radiação (Figs. 4.7E, 4.9E, 4.11E, 4.13E, 4.15E, 4.17E). As condutâncias estomáticas para as plantas mantidas no sub-bosque se mantiveram em uma faixa mais ou menos similar à apresentada pelas plantas mantidas sob radiação plena nos casos de *S. parahyba* (Fig. 4.9F), *C. speciosa* (Fig. 4.11F), *E. leiocarpa* (Fig. 4.13F) e *H. courbaril* (Fig. 4.17F). Em *C. glazioui*, as condutâncias no

sub-bosque foram ligeiramente mais baixas (Fig. 4.7F) e em *M. peruiferum*, mais altas (Fig. 4.15F). Nestas duas espécies, ocorreu diminuição dos valores de condutância quando da transferência das plantas da condição de sombreamento para manchas de sol; em *S. parahyba*, foi observado aumento seguido de queda (Fig. 4.9F), enquanto, nos demais casos, as condutâncias não sofreram alterações nítidas (Figs. 4.11F, 4.13F, 4.17F). Valores de concentração intercelular de CO₂ apresentaram-se mais altos nas plantas mantidas no sub-bosque, com tendência de queda com a exposição a níveis aumentados de radiação (Figs. 4.7F, 4.9F, 4.11A, 4.13F, 4.15F, 4.17F).

Diversos parâmetros relacionados à atividade fotossintética - os quais foram calculados a partir das curvas em função da irradiância obtidas sob radiação plena para plantas cultivadas nas duas condições experimentais (Figs. 4.8, 4.10, 4.12, 4.14, 4.16, 4.18) - estão sumarizados na Tabela 4.3. As taxas de assimilação máxima apresentadas pelas plantas cultivadas sob radiação plena foram superiores àquelas observadas por plantas cultivadas em casa de vegetação. O maior valor foi o apresentado por *C. glazioui*, seguida, em ordem decrescente por *C. speciosa*, *E. leiocarpa*, *M. peruiferum*, *S. parahyba* e *H. courbaril*, corroborando os dados obtidos em casa de vegetação.

Plantas das espécies *C. glazioui*, *C. speciosa*, *E. leiocarpa* e *M. peruiferum* cultivadas sob sombreamento natural apresentaram menores taxas de assimilação máxima (A_{max}). Em *H. courbaril*, não foram detectadas diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos. *S. parahyba* constituiu-se em exceção por apresentar aumento da taxa de assimilação máxima com o tratamento de sombreamento (Tabela 4.3). Plantas cultivadas sob sombra atingiram o pico de assimilação máxima (I_{Amax}) em irradiâncias menores, excetuando-se novamente *S. parahyba*, onde o inverso ocorreu, e *H. courbaril*, onde não houve diferenças. No entanto, a irradiância para

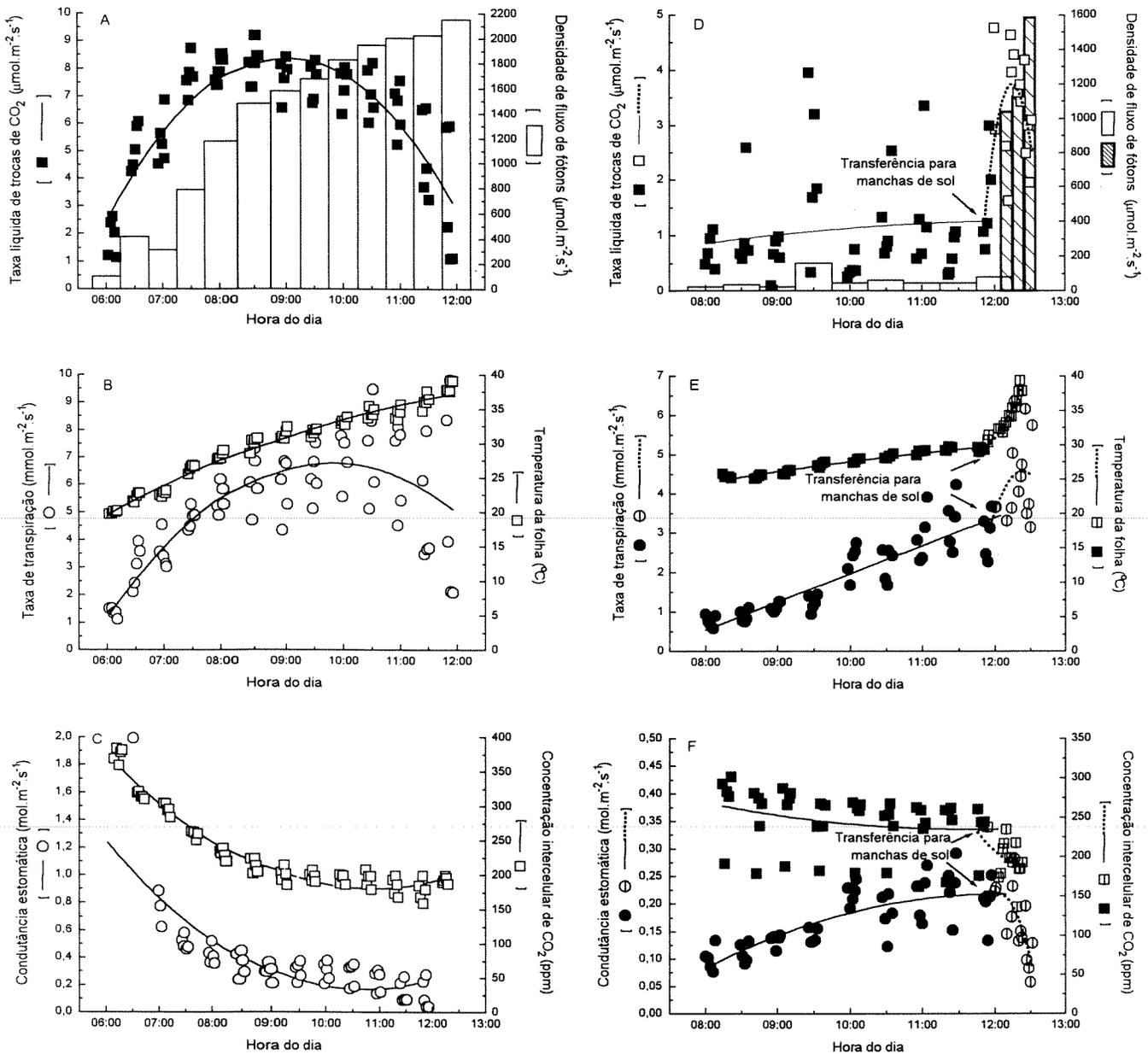


Figura 4.7 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração, temperatura da folha, condutância estomática e concentração intercelular de CO₂ em função da hora do dia para plantas de *Cecropia glazioui* cultivadas sob condições de radiação plena e sombreamento natural. A), B), C) Curvas obtidas sob radiação plena para plantas cultivadas sob radiação plena e D), E), F) curvas obtidas sob sombreamento natural para plantas cultivadas sob sombreamento natural.

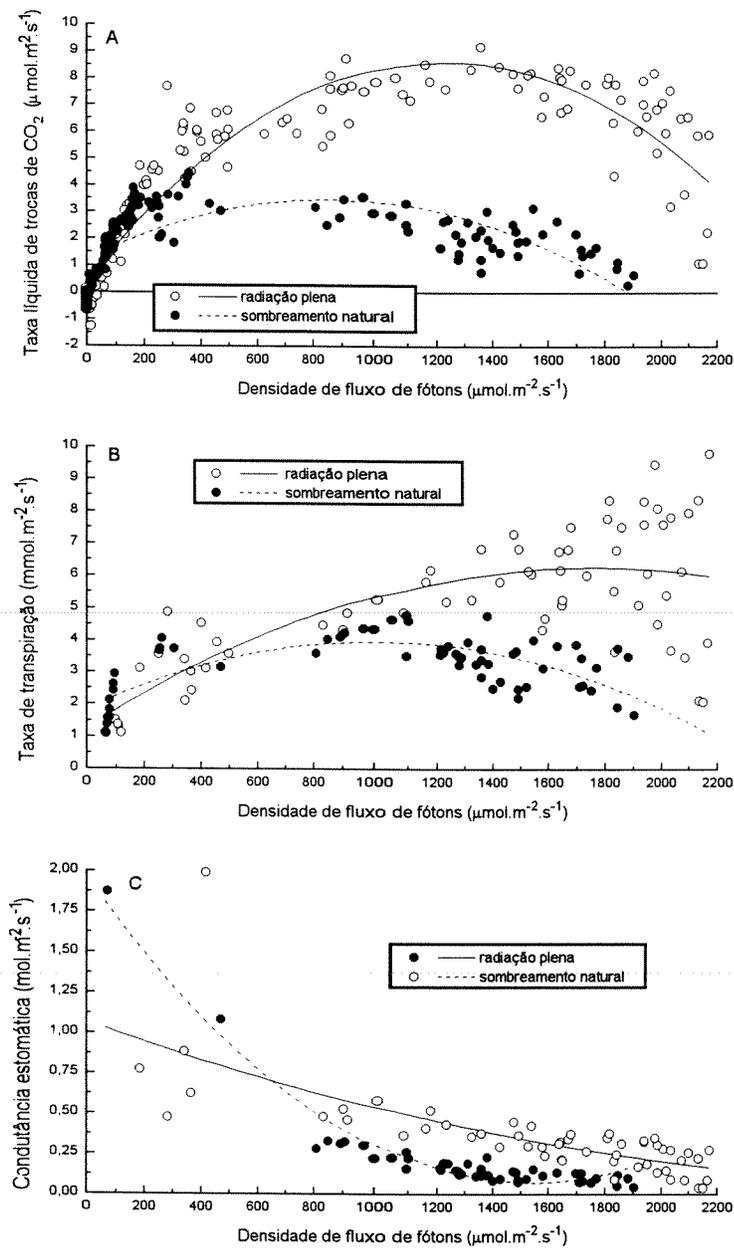


Figura 4.8 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração e condutância estomática em função da irradiância para plantas de *Cecropia glazioui* cultivadas sob radiação plena e sombreamento natural. Curvas obtidas sob radiação plena para plantas cultivadas em ambas as condições.

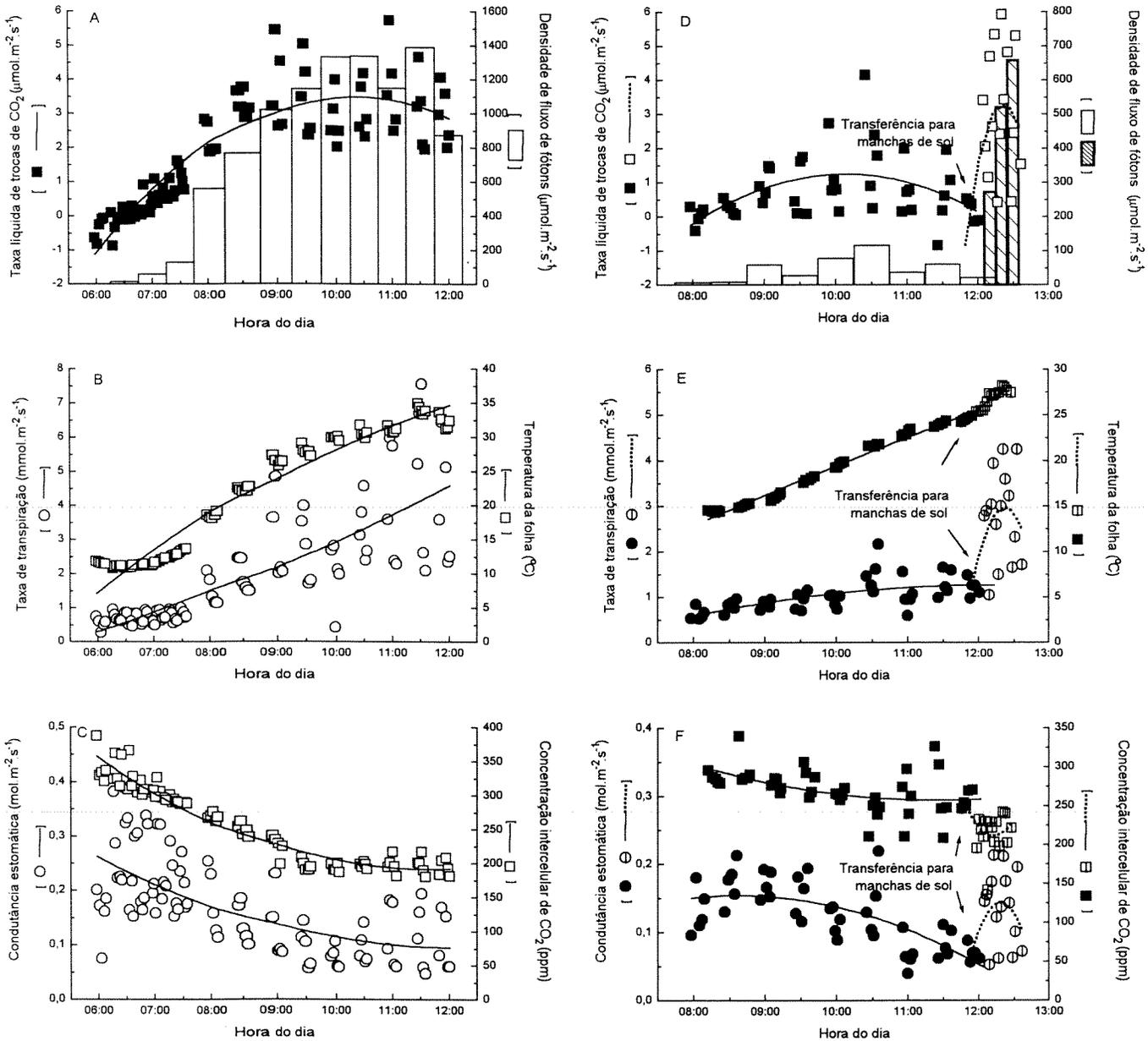


Figura 4.9 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração, temperatura da folha, condutância estomática e concentração intercelular de CO₂ em função da hora do dia para plantas de *Schizolobium parahyba* cultivadas sob condições de radiação plena e sombreamento natural. A), B), C) Curvas obtidas sob radiação plena para plantas cultivadas sob radiação plena e D), E), F) curvas obtidas sob sombreamento natural para plantas cultivadas sob sombreamento natural.

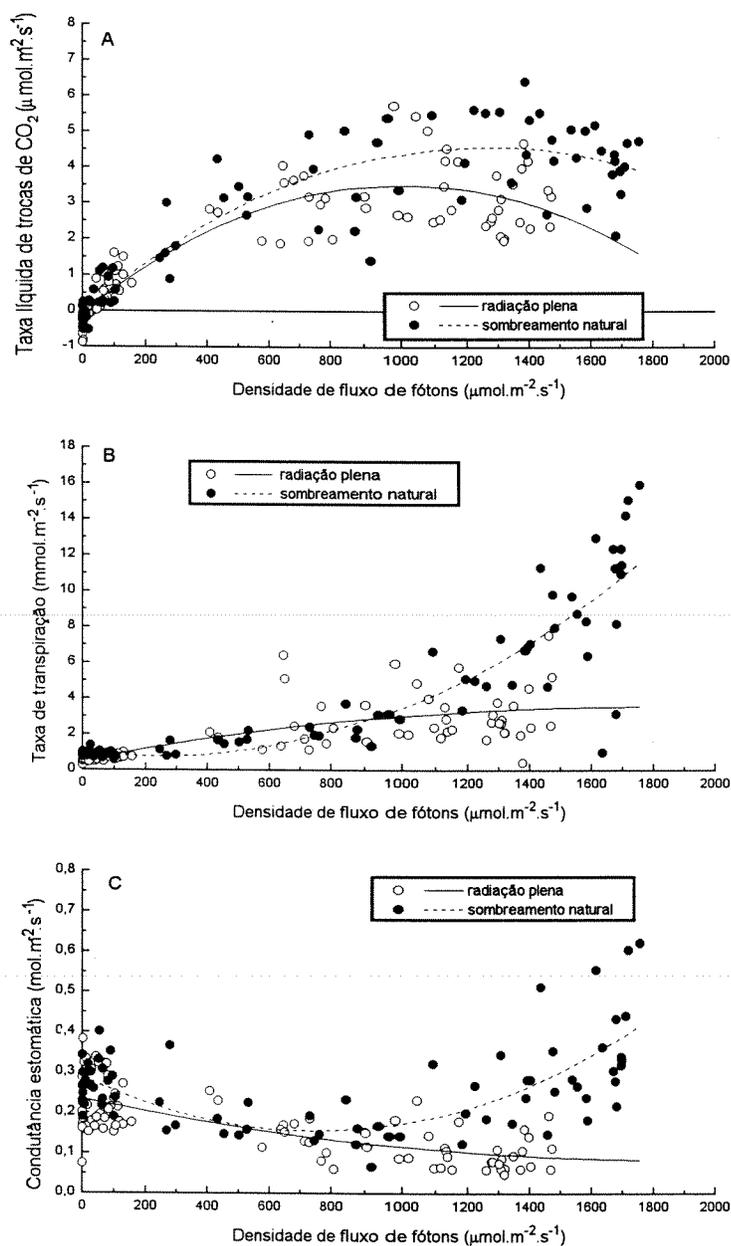


Figura 4.10 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração e condutância estomática em função da irradiância para plantas de *Schizolobium parahyba* cultivadas sob radiação plena e sombreamento natural. Curvas obtidas sob radiação plena para plantas cultivadas em ambas as condições.

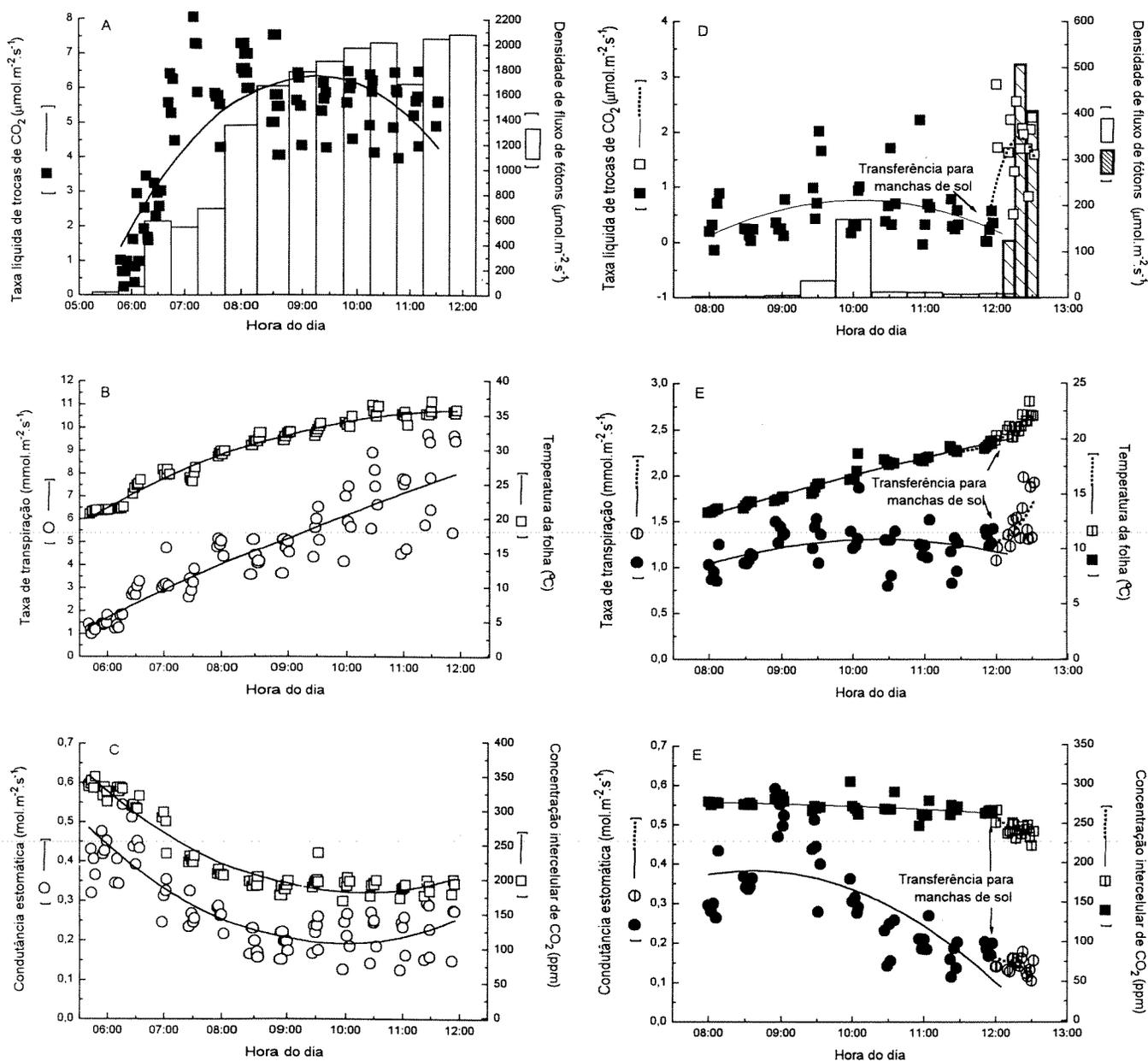


Figura 4.11- Curvas de atividade fotossintética, transpiração, temperatura da folha, condutância estomática e concentração intercelular de CO_2 em função da hora do dia para plantas de *Chorisia speciosa* cultivadas sob condições de radiação plena e sombreamento natural. A), B), C) Curvas obtidas sob radiação plena para plantas cultivadas sob radiação plena e D), E), F) curvas obtidas sob sombreamento natural para plantas cultivadas sob sombreamento natural.

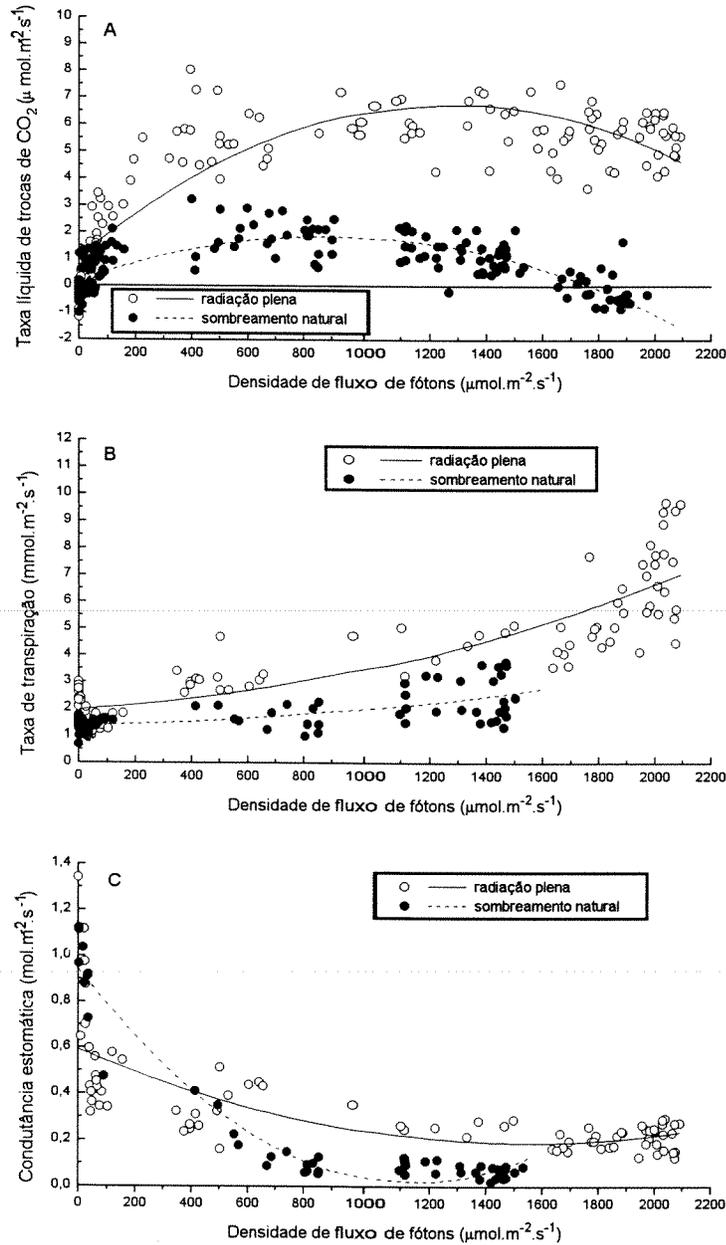


Figura 4.12 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração e condutância estomática em função da irradiância para plantas de *Chorisia speciosa* cultivadas sob radiação plena e sombreamento natural. Curvas obtidas sob radiação plena para plantas cultivadas em ambas as condições.

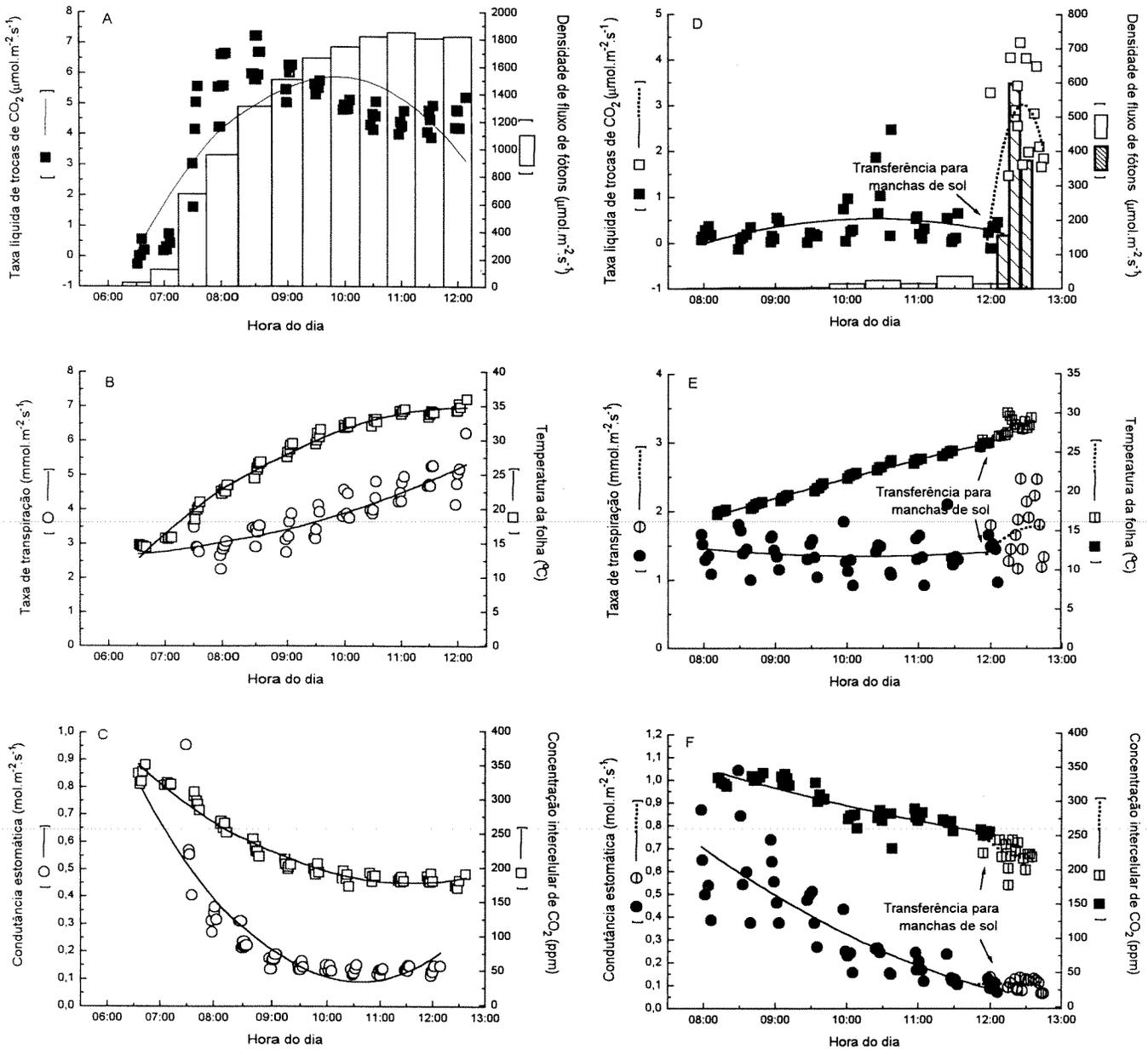


Figura 4.13 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração, temperatura da folha, condutância estomática e concentração intercelular de CO_2 em função da hora do dia para plantas de *Esenbeckia leiocarpa* cultivadas sob condições de radiação plena e sombreamento natural. A), B), C) Curvas obtidas sob radiação plena para plantas cultivadas sob radiação plena e D), E), F) curvas obtidas sob sombreamento natural para plantas cultivadas sob sombreamento natural.

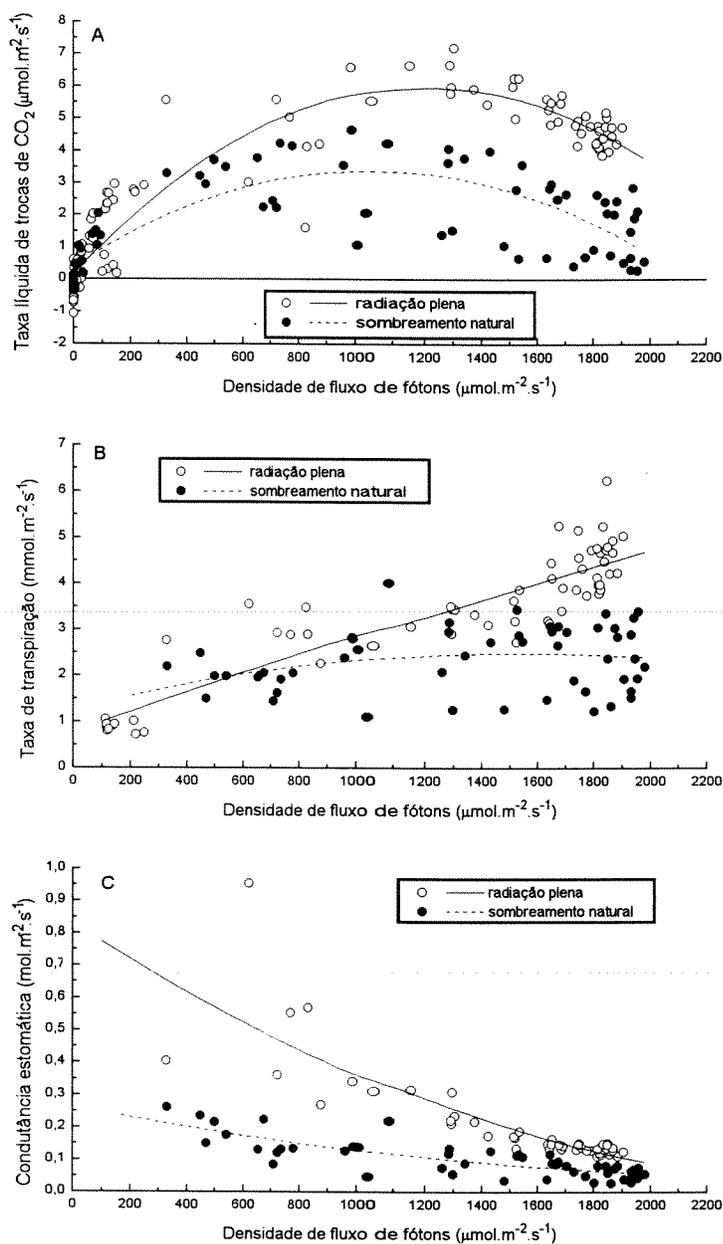


Figura 4.14 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração e condutância estomática em função da irradiância para plantas de *Esenbeckia leiocarpa* cultivadas sob radiação plena e sombreamento natural. Curvas obtidas sob radiação plena para plantas cultivadas em ambas as condições.

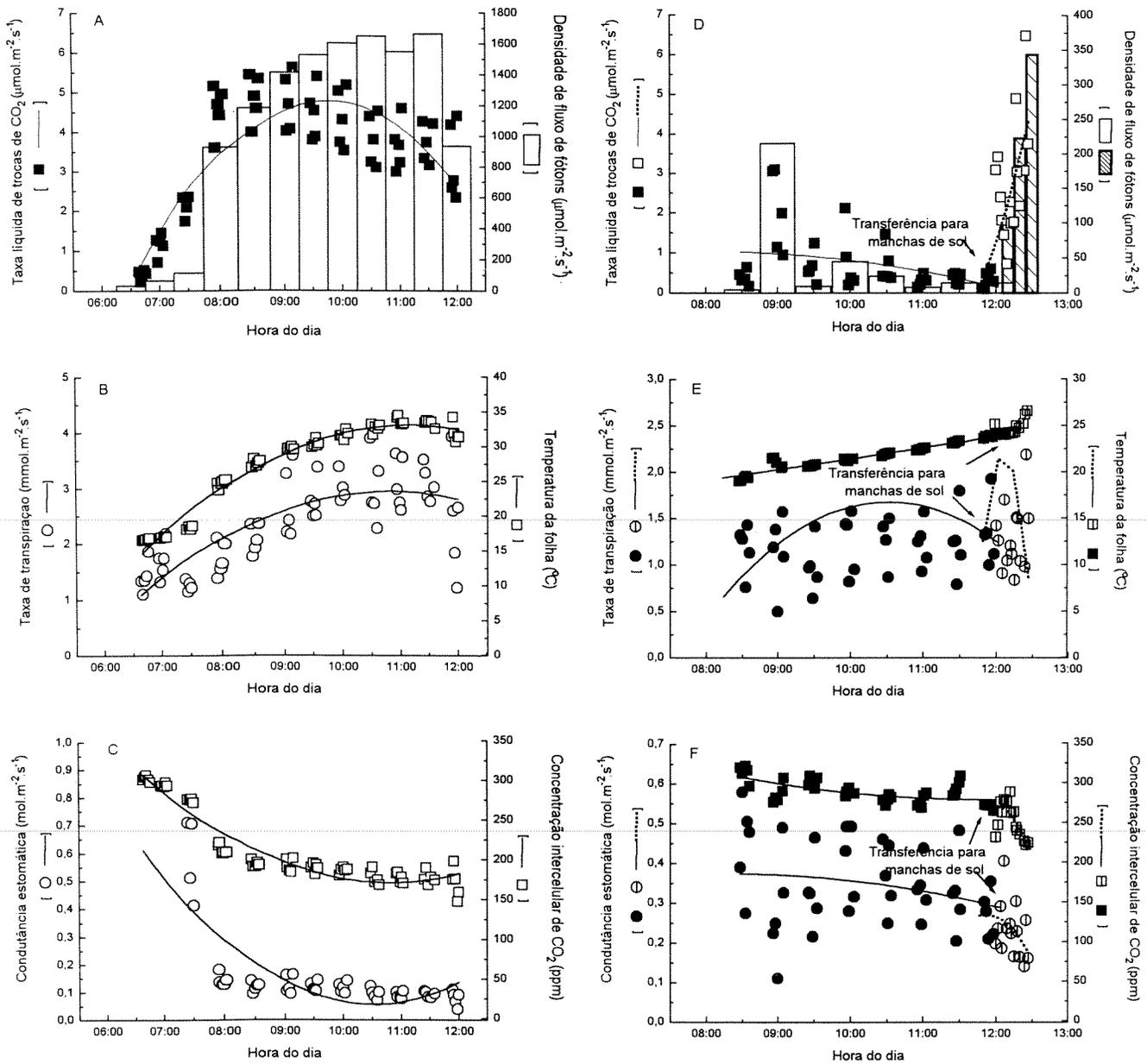


Figura 4.15 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração, temperatura da folha, condutância estomática e concentração intercelular de CO₂ em função da hora do dia para plantas de *Myroxylon peruiferum* cultivadas sob condições de radiação plena e sombreamento natural. A), B), C) Curvas obtidas sob radiação plena para plantas cultivadas sob radiação plena e D), E), F) curvas obtidas sob sombreamento natural para plantas cultivadas sob sombreamento natural.

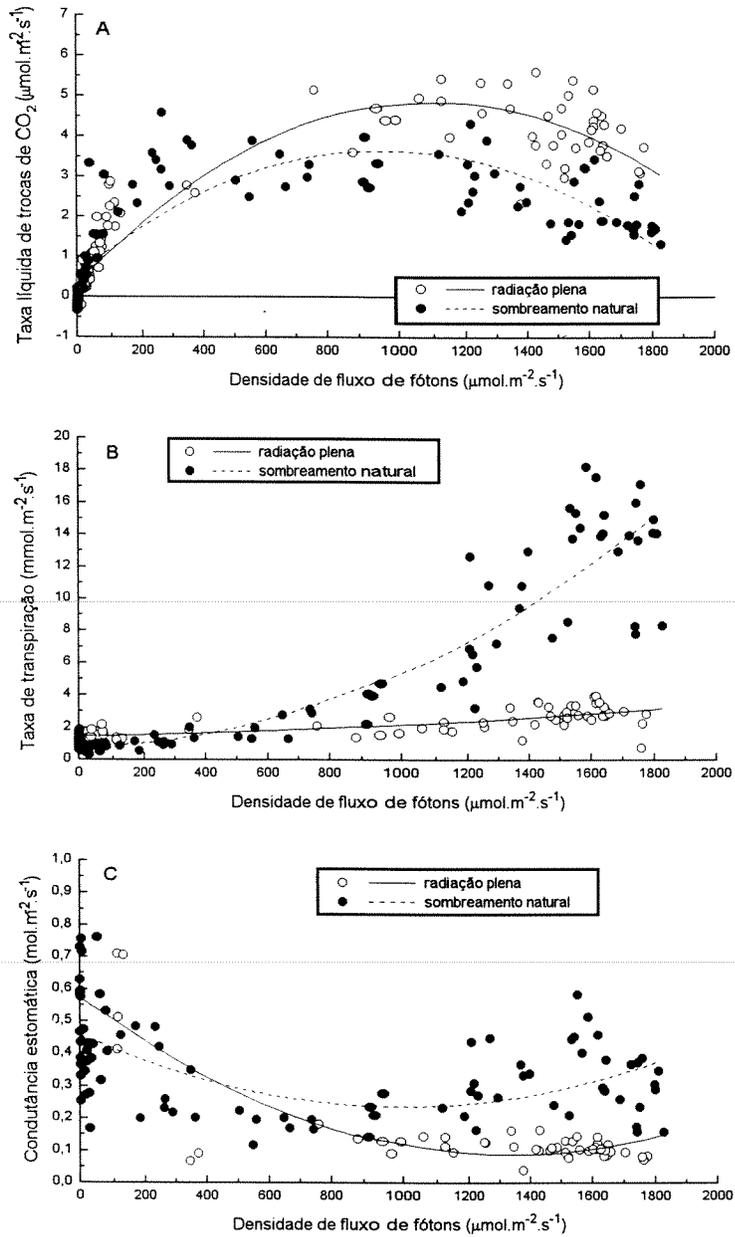


Figura 4.16 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração e condutância estomática em função da irradiância para plantas de *Myroxylon peruiferum* cultivadas sob radiação plena e sombreamento natural. Curvas obtidas sob radiação plena para plantas cultivadas em ambas as condições.

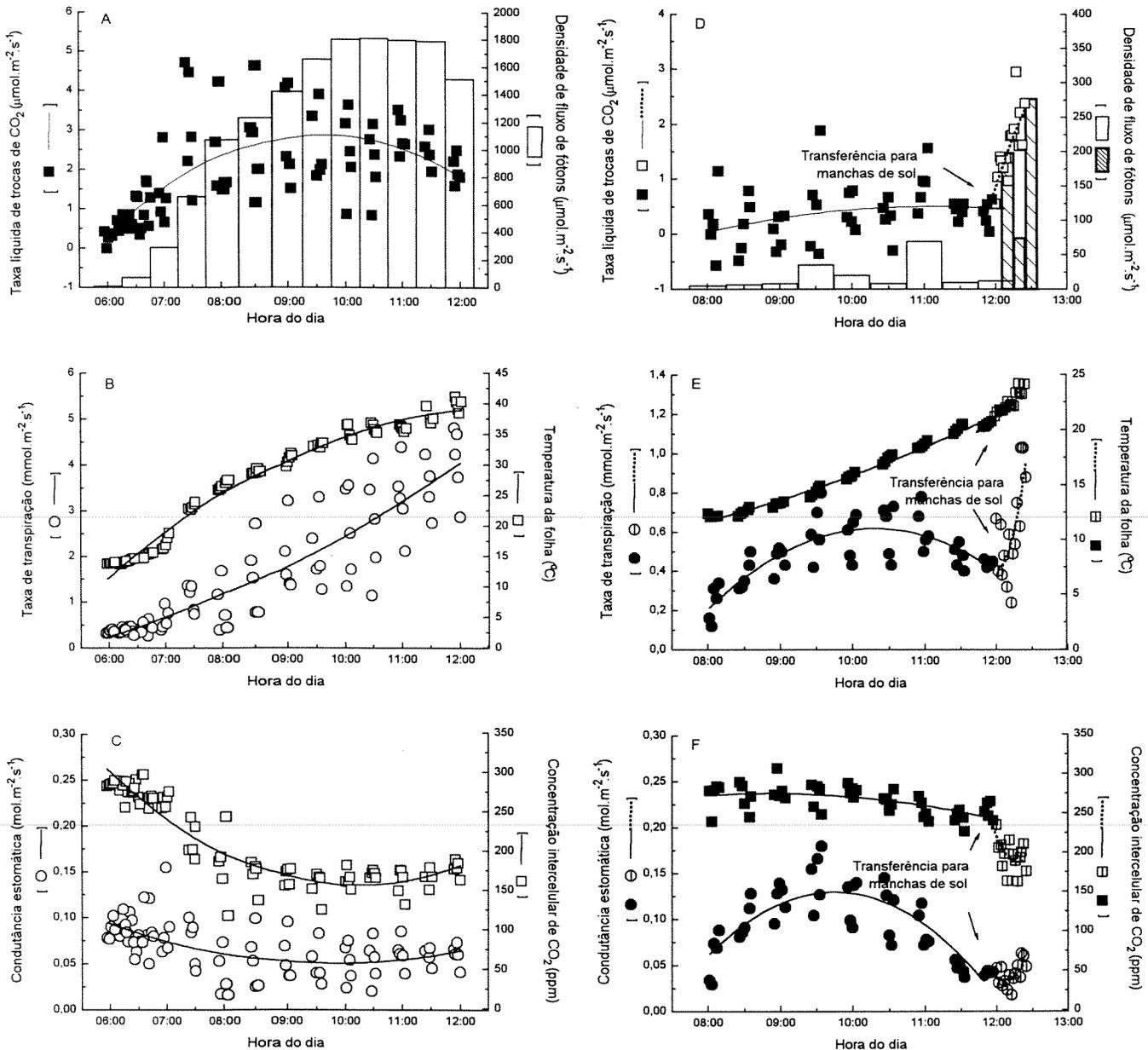


Figura 4.17 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração, temperatura da folha, condutância estomática e concentração intercelular de CO₂ em função da hora do dia para plantas de *Hymenaea courbaril* cultivadas sob condições de radiação plena e sombreamento natural. A),B),C) Curvas obtidas sob radiação plena para plantas cultivadas sob radiação plena e D), E), F) curvas obtidas sob sombreamento natural para plantas cultivadas sob sombreamento natural.

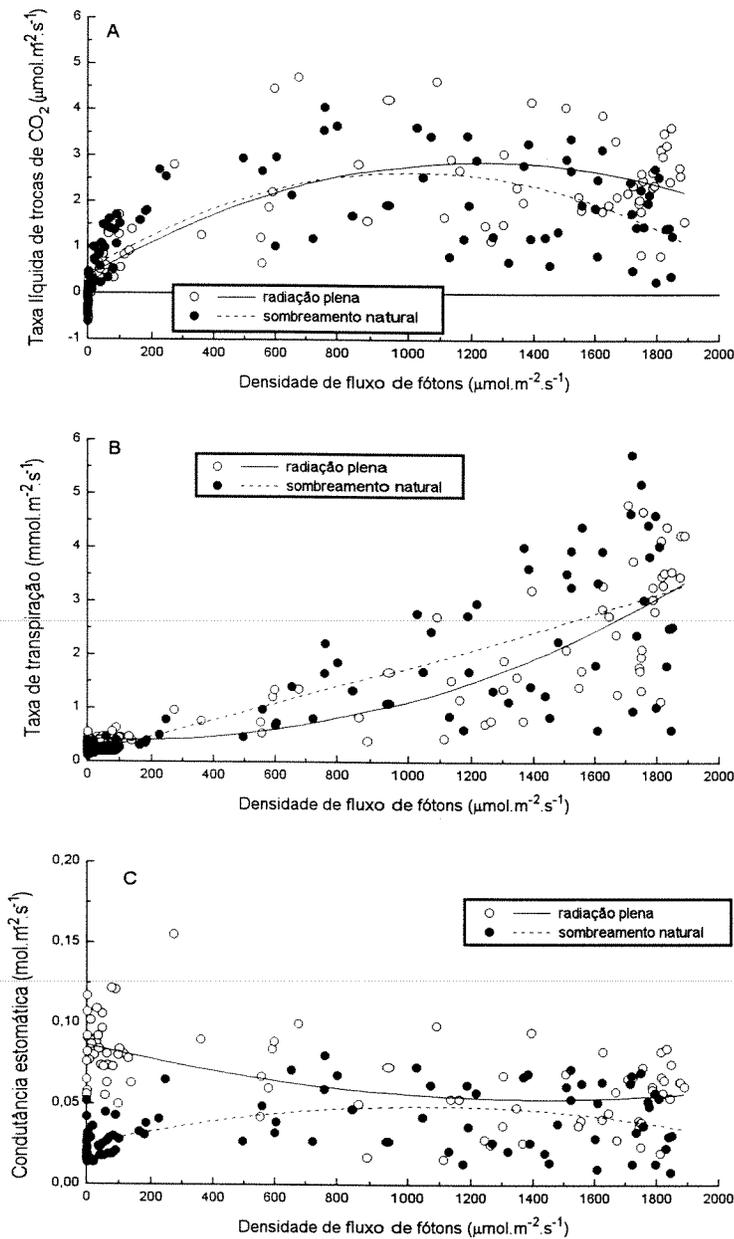


Figura 4.18 - Curvas de atividade fotossintética, transpiração e condutância estomática em função da irradiância para plantas de *Hymenaea courbaril* cultivadas sob radiação plena e sombreamento natural. Curvas obtidas sob radiação plena para plantas cultivadas em ambas as condições.

Tabela 4.3 - Parâmetros relacionados à atividade fotossintética em plantas das espécies estudadas cultivadas sob radiação plena (RP) e sombreamento natural (SN). A_{\max} = taxa de assimilação máxima; $I_{A\max}$ = irradiância no pico de assimilação máxima; I_{sat} = irradiância para saturação da fotossíntese; Queda A_{1700} = queda da atividade fotossintética a 1700 $\mu\text{mol f\acute{o}tons.m}^{-2}.s^{-1}$ em relação a A_{\max} ; Φ = eficiência quântica; $1/\Phi$ = exigência quântica; R_{esc} = taxa de respiração no escuro; PC= ponto de compensação de luz; T_{\max} = taxa de transpiração máxima; C_s = condutância estomática

	<i>Cecropia glaziovii</i>		<i>Schizolobium parahyba</i>		<i>Chorisia speciosa</i>		<i>Esenbeckia leiocarpa</i>		<i>Myroxylon peruiferum</i>		<i>Hymenaea courbaril</i>	
	RP	SN	RP	SN	RP	SN	RP	SN	RP	SN	RP	SN
A_{\max} ($\mu\text{mol.m}^{-2}.s^{-1}$)	8,57	3,46*	3,50	4,58*	6,75	1,85*	5,95	3,37*	4,85	3,64*	2,87	2,64 ^{ns}
$I_{A\max}$ ($\mu\text{mol.m}^{-2}.s^{-1}$)	1246,33	830,88*	1012,12	1280,04*	1311,73	878,81*	1241,27	1039,99*	1125,52	959,46*	1248,66	1024,54 ^{ns}
I_{sat} ($\mu\text{mol.m}^{-2}.s^{-1}$)	375,08	138,74*	348,23	483,96 ^{ns}	181,69	129,75*	226,50	181,38 ^{ns}	197,57	118,70*	199,64	155,03 ^{ns}
Queda A_{1700} (%)	12,81	67,82*	46,34	10,97*	7,90	85,05*	14,31	36,52*	24,98	49,41*	11,25	34,82 ^{ns}
Φ ($\mu\text{mol CO}_2/\mu\text{mol f\acute{o}tons}$)	0,024	0,026 ^{ns}	0,011	0,010 ^{ns}	0,039	0,016*	0,027	0,019*	0,025	0,031 ^{ns}	0,015	0,017 ^{ns}
$1/\Phi$ ($\mu\text{mol f\acute{o}tons}/\mu\text{mol CO}_2$)	41,33	38,31 ^{ns}	92,59	103,09 ^{ns}	25,97	64,02*	36,64	53,22 ^{ns}	39,37	32,06 ^{ns}	68,45	58,48 ^{ns}
R_{esc} ($\mu\text{mol.m}^{-2}.s^{-1}$)	-0,51	-0,17*	-0,25	-0,12 ^{ns}	-0,25	-0,18 ^{ns}	-0,24	-0,04 ^{ns}	-0,17	-0,06*	-0,04	-0,01 ^{ns}
PC ($\mu\text{mol.m}^{-2}.s^{-1}$)	20,93	6,51*	23,15	12,37 ^{ns}	6,37	11,25 ^{ns}	8,47	1,99 ^{ns}	6,83	2,05*	2,93	0,35 ^{ns}
T_{\max} ($\text{mmol.m}^{-2}.s^{-1}$)	6,28	3,95*	3,55	11,62*	7,04	2,76*	4,69	2,49*	3,20	15,59*	3,36	3,30 ^{ns}
C_s ($\text{mol.m}^{-2}.s^{-1}$)	0,17	0,07 ^{ns}	0,09	0,16*	0,19	0,02*	0,09	0,06*	0,09	0,24*	0,053	0,025*
min ^(**)	1,03	1,81 ^{ns}	0,24	0,42 ^{ns}	0,59	0,94*	0,77	0,24*	0,57	0,46 ^{ns}	0,087	0,049*
max ^(**)	0,44	0,47 ^{ns}	0,12	0,23*	0,20	0,08*	0,27	0,12*	0,10	0,24*	0,054	0,049 ^{ns}
na A_{\max}	0,27	0,31 ^{ns}	0,09	0,42*	0,24	0,15*	0,09	0,08*	0,15	0,38*	0,057	0,035 ^{ns}

* = valores estatisticamente diferentes a 0,05%; ns =diferenças não significativas a 0,05%.
(**) no periodo 06:30h-12:00h

saturação da fotossíntese (I_{sat}) mostrou-se significativamente menor para as plantas cultivadas sob sombreamento somente nos casos de *C. glazioui*, *C. speciosa* e *M. peruiiferum*. Plantas cultivadas sob sombra ainda apresentaram maiores quedas da atividade fotossintética em altas irradiâncias, como revelado pelo parâmetro queda da atividade fotossintética a $1700\mu\text{mol f\u00f3tons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ em relação à assimilação máxima (Queda A_{1700}), excetuando-se mais uma vez *S. parahyba*, onde a queda se mostrou maior para as plantas cultivadas sob radiação plena e *H. courbaril*, onde diferenças não foram encontradas.

Eficiência quântica (Φ) ou seu inverso, a exigência quântica ($1/\Phi$), não foram afetadas pelo sombreamento na maioria das espécies. Apenas em *C. speciosa* e *E. leiocarpa*, a eficiência quântica se mostrou maior para plantas cultivadas sob radiação plena. Cabe ressaltar que os maiores valores de eficiência quântica em termos absolutos entre as seis espécies foram apresentados por *C. speciosa* cultivada sob radiação plena e *M. peruiiferum* cultivada sob sombreamento natural. Os menores valores foram apresentados por *S. parahyba* independentemente do tratamento. Respiração no escuro e ponto de compensação de luz se mostraram menores com o tratamento de sombreamento para as espécies *C. glazioui* e *M. peruiiferum*. Nos demais casos, diferenças significativas não foram encontradas. Tomando-se por base o tratamento de radiação plena, *C. glazioui* apresentou a maior e *H. courbaril* a menor taxa de respiração no escuro. Pontos de compensação de luz medidos nas plantas de radiação plena foram maiores em *C. glazioui* e *S. parahyba*, decrescendo nas demais espécies (Tabela 4.3).

Valores de transpiração máxima (T_{max}) se mostraram menores para as plantas cultivadas sob sombreamento nos casos de *C. glazioui*, *C. speciosa* e *E. leiocarpa*, enquanto que o inverso foi verificado para *S. parahyba* e *M. peruiiferum*. Em *H. courbaril*, não foram detectadas

diferenças. Em *S. parahyba* e *M. peruiferum*, os aumentos das taxas de transpiração em plantas cultivadas sob sombreamento foram acompanhados por aumentos da condutância estomática (C_s) no momento da transpiração máxima; aumentos nos valores de condutância mínima e de condutância na assimilação máxima também foram observados. Em *C. speciosa* e *E. leiocarpa*, as diminuições das taxas de transpiração foram acompanhadas por diminuições da condutância na transpiração máxima; diminuições nas condutâncias mínimas e no momento de assimilação máxima também foram observadas para as duas espécies, sendo ainda observada diminuição na condutância máxima em *E. leiocarpa*. Ainda em relação aos valores de condutância, *H. courbaril* apresentou diminuições nos valores mínimo e máximo com sombreamento, embora diferenças quanto aos valores nos momentos de assimilação e transpiração máxima não tenham ocorrido. Em *C. glazioui*, não foram detectadas diferenças em nenhum dos aspectos relacionados à condutância.

3.2. Conteúdo de clorofila

3.2.1. Plantas cultivadas em casa de vegetação

Folhas de *C. glazioui* e *S. parahyba* apresentaram maior conteúdo de clorofila por unidade de massa entre as espécies estudadas. No outro extremo, *H. courbaril* foi a espécie com menor teor de clorofila por unidade de massa foliar, com as demais espécies apresentando valores intermediários (Tabela 4.4). No entanto, ao se considerar teor de clorofila por unidade de área, *H. courbaril* e *S. parahyba* destacaram-se pelos altos valores apresentados. Neste caso, *C. speciosa* foi a espécie a apresentar o menor conteúdo de clorofila. Quanto à razão clorofila a/b, maior valor

Tabela 4.4 - Conteúdo de clorofila de plantas das espécies estudadas cultivadas em casa de vegetação.

Espécies	Conteúdo de clorofila ($\pm ep$)				Razão a/b ($\pm ep$)		
	$mg \cdot g^{-1} \cdot ms^{-1}$		$mg \cdot cm^{-2}$				
	a	b	a	b			
<i>Cecropia glazioui</i>	8,91($\pm 0,54$)	3,68($\pm 0,16$)	12,59($\pm 0,64$)	0,026($\pm 0,001$)	0,011($\pm 0,001$)	0,037($\pm 0,002$)	2,43($\pm 0,12$)
<i>Schizolobium parahyba</i>	9,42($\pm 0,55$)	7,28($\pm 0,47$)	16,70($\pm 1,00$)	0,037($\pm 0,002$)	0,028($\pm 0,002$)	0,066($\pm 0,004$)	1,30($\pm 0,03$)
<i>Chorisia speciosa</i>	6,73($\pm 0,26$)	2,82($\pm 0,09$)	9,56($\pm 0,31$)	0,021($\pm 0,001$)	0,009($\pm 0,000$)	0,030($\pm 0,001$)	2,39($\pm 0,08$)
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	6,53($\pm 0,28$)	2,51($\pm 0,11$)	9,04($\pm 0,39$)	0,032($\pm 0,001$)	0,012($\pm 0,001$)	0,044($\pm 0,002$)	2,60($\pm 0,03$)
<i>Myroxylon peruiferum</i>	6,79($\pm 0,28$)	2,19($\pm 0,43$)	8,98($\pm 0,69$)	0,029($\pm 0,001$)	0,010($\pm 0,002$)	0,039($\pm 0,003$)	3,82($\pm 0,60$)
<i>Hymenaea courbaril</i>	5,03($\pm 0,20$)	3,48($\pm 0,26$)	8,50($\pm 0,43$)	0,037($\pm 0,002$)	0,026($\pm 0,002$)	0,063($\pm 0,003$)	1,48($\pm 0,07$)

foi apresentado por *M. peruiferum*, seguida, em ordem decrescente, por *E. leiocarpa*, *C. glazioui*, *C. speciosa*, *H. courbaril* e *S. parahyba* (Tabela 4.4).

3.2.2. Plantas cultivadas sob radiação plena e sombreamento natural

Plantas de todas as espécies estudadas cultivadas sob sombreamento apresentaram aumentos dos níveis de clorofila total por unidade de massa foliar em comparação com os valores apresentados por plantas cultivadas em radiação plena (Tabela 4.5). Em unidade de área, este aumento também foi observado, com exceção de *C. glazioui* e *S. parahyba*, onde diferenças estatísticas não foram encontradas.

Com exceção de *S. parahyba*, tanto os níveis de clorofila a quanto de clorofila b por unidade de massa apresentaram-se aumentados em plantas cultivadas sob sombreamento, com maior aumento proporcional de clorofila b, resultando em diminuição da razão a/b. Em *S. parahyba*, níveis de clorofila b por unidade de massa não aumentaram com o sombreamento, o que ocasionou menor razão a/b sob esta condição.

Considerando-se valores de clorofila por unidade de área, também foram observados aumentos tanto dos níveis de clorofila a quanto de b com sombreamento em *E. leiocarpa*, *M. peruiferum* e *H. courbaril*. Em *C. speciosa*, apenas o teor de clorofila b apresentou aumento. Em *C. glazioui*, o teor de clorofila b não se modificou, mas foi acompanhado de redução no teor de clorofila a nas plantas sombreadas. Já em *S. parahyba*, conteúdo de clorofila a não se modificou e ocorreu redução do teor de clorofila b (Tabela 4.5).

Tabela 4.5 - Conteúdo de clorofila de plantas de espécies estudadas cultivadas sob condições de radiação plena (RP) e sombreamento natural (SN).

Espécies	Tratamento	mg.g ⁻¹ .ms ⁻¹			Conteúdo de clorofila			mg.cm ⁻²			Razão a/b
		a	b	total	a	b	total	a	b	total	
<i>Cecropia glazioui</i>	RP	6,20b	2,34b	8,54b	0,029a	0,011a	0,039a	0,011a	0,011a	0,039a	2,65a
	SN	15,41a	6,52a	21,92a	0,025b	0,011a	0,036a	0,011a	0,011a	0,036a	2,37b
<i>Schizolobium parahyba</i>	RP	7,00b	5,31a	12,31b	0,031a	0,023a	0,054a	0,023a	0,023a	0,054a	1,35b
	SN	12,98a	5,43a	18,40a	0,033a	0,014b	0,046a	0,014b	0,014b	0,046a	2,42a
<i>Chorisia speciosa</i>	RP	4,90b	1,75b	6,64b	0,020a	0,007b	0,027b	0,007b	0,007b	0,027b	2,80a
	SN	11,11a	4,45a	15,55a	0,021a	0,008a	0,030a	0,008a	0,008a	0,030a	2,50b
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	RP	4,27b	1,61b	5,88b	0,022b	0,008b	0,030b	0,008b	0,008b	0,030b	2,65a
	SN	9,00a	3,65a	12,65a	0,042a	0,017a	0,059a	0,017a	0,017a	0,059a	2,46b
<i>Myroxylon peruiferum</i>	RP	4,80b	1,74b	6,53b	0,027b	0,010b	0,036b	0,010b	0,010b	0,036b	2,79a
	SN	8,72a	3,53a	12,25a	0,031a	0,013a	0,043a	0,013a	0,013a	0,043a	2,47b
<i>Hymenaea courbaril</i>	RP	3,68b	1,69b	5,36b	0,026b	0,012b	0,038b	0,012b	0,012b	0,038b	2,19a
	SN	10,41a	6,36a	16,76a	0,052a	0,031a	0,083a	0,031a	0,031a	0,083a	1,72b

3.3. Propriedades ópticas de folhas

3.3.1. Plantas cultivadas em casa de vegetação

As seis espécies estudadas cultivadas em casa de vegetação apresentaram padrões de espectro de propriedades ópticas de folhas semelhantes, com forte absorbância na faixa de 400-500nm e 650-680nm, com quedas em torno de 550nm e acima de 700nm. Reflectância e transmitância apresentaram padrão inverso, com pequeno pico a aproximadamente 550nm e aumentos acima de 700nm (Fig. 4.19). Os valores apresentados de absorbância, reflectância e transmitância em comprimentos de onda específicos mostraram mais claramente a similaridade existente entre as espécies (Tabela 4.6).

3.3.2. Plantas cultivadas sob radiação plena e sombreamento natural

A Figura 4.20 apresenta os espectros das propriedades ópticas de folhas das seis espécies estudadas cultivadas sob as duas condições experimentais, enquanto a Tabela 4.7 apresenta os valores de absorbância, reflectância e transmitância em comprimentos de onda específicos comparados estatisticamente entre si.

Nas espécies *S. parahyba*, *E. leiocarpa*, *M. peruiferum* e *H. courbaril*, os espectros de absorbância de folhas de plantas cultivadas sob sombreamento natural mostraram, na faixa da radiação visível, valores ligeiramente superiores aos observados para plantas de radiação plena, ao mesmo tempo que os espectros de transmitância e reflectância mostraram valores ligeiramente mais baixos (Fig. 4.20). Comparação estatística entre os tratamentos indicou que, em *S. parahyba*, maiores absorbâncias foram significativas somente a 720nm, a despeito das estatisticamente menores transmitâncias na maioria dos comprimentos de onda analisados (Tabela 4.7). Em *E.*

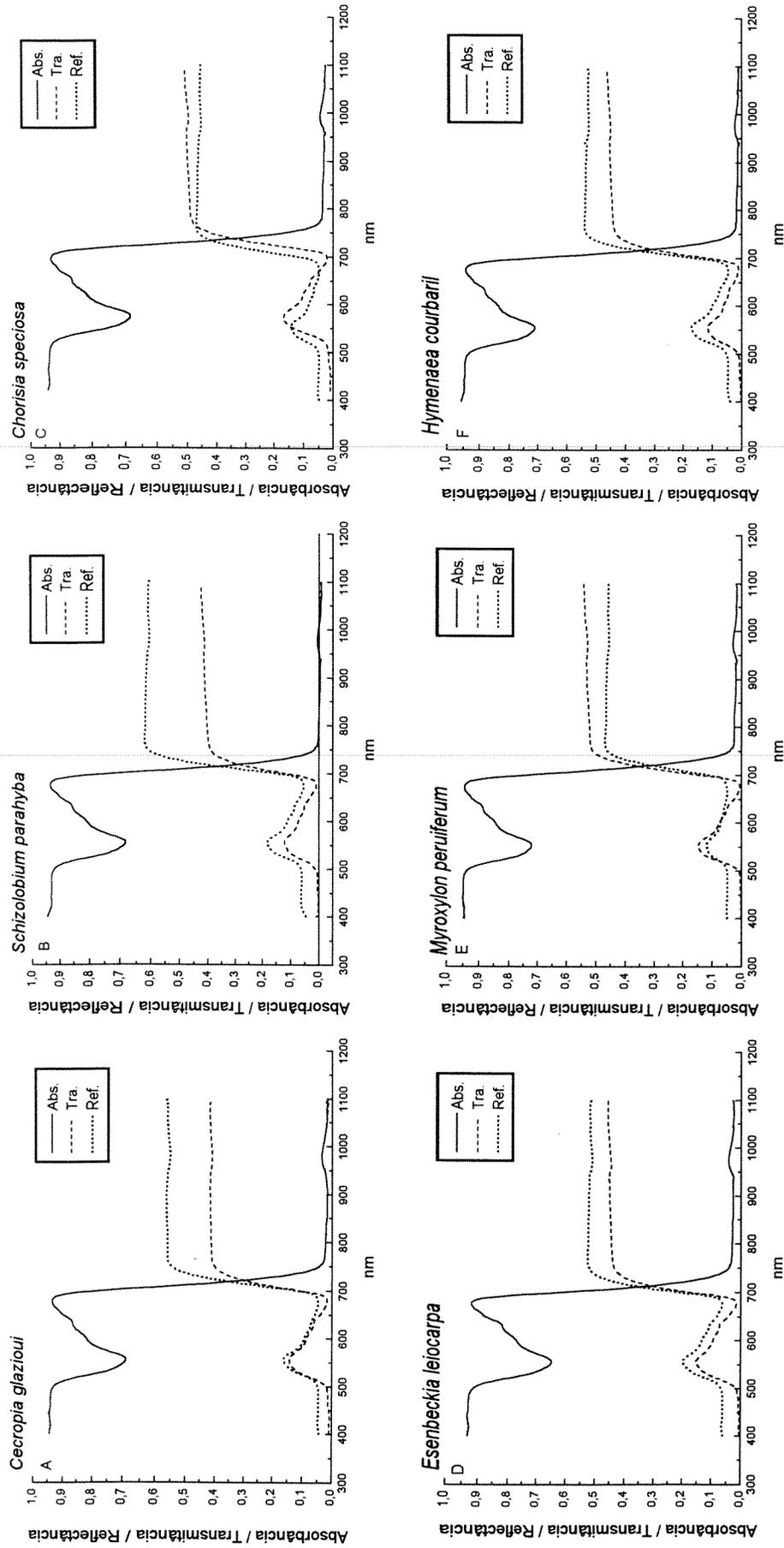


Figura 4.19 - Propriedades ópticas de folhas de A) *Cecropia glazoui*, B) *Schizolobium parahyba*, C) *Chorisia speciosa*, D) *Esenbeckia leiocarpa*, E) *Myroxylon peruiferum* e F) *Hymenaea courbaril* cultivadas em casa de vegetação. Abs.= absorvância, Tra.= transmitância, Ref.= reflectância.

Tabela 4.6 - Valores de absorvância, reflectância e transmitância de folhas das espécies estudadas cultivadas em casa de vegetação.

Espécies	nm	Absorvância (±ep)	Reflectância (±ep)	Transmitância (±ep)
<i>Cecropia glazioui</i>	400	0,95 (±0,01)	0,04 (±0,00)	0,01 (±0,01)
	450	0,94 (±0,01)	0,05 (±0,00)	0,01 (±0,00)
	500	0,93 (±0,01)	0,05 (±0,00)	0,02 (±0,01)
	550	0,70 (±0,05)	0,16 (±0,03)	0,14 (±0,02)
	600	0,82 (±0,03)	0,09 (±0,02)	0,09 (±0,02)
	650	0,90 (±0,02)	0,06 (±0,01)	0,04 (±0,01)
	700	0,77 (±0,04)	0,12 (±0,02)	0,11 (±0,02)
	720	0,33 (±0,04)	0,38 (±0,02)	0,29 (±0,02)
<i>Schizolobium parahyba</i>	400	0,95 (±0,00)	0,05 (±0,00)	0,01 (±0,01)
	450	0,93 (±0,00)	0,07 (±0,00)	0,00 (±0,00)
	500	0,92 (±0,01)	0,07 (±0,00)	0,01 (±0,01)
	550	0,69 (±0,05)	0,19 (±0,02)	0,12 (±0,03)
	600	0,81 (±0,03)	0,12 (±0,01)	0,07 (±0,02)
	650	0,90 (±0,02)	0,07 (±0,00)	0,03 (±0,01)
	700	0,71 (±0,04)	0,17 (±0,01)	0,12 (±0,03)
	720	0,27 (±0,04)	0,44 (±0,01)	0,29 (±0,03)
<i>Chorisia speciosa</i>	400	0,94 (±0,00)	0,05 (±0,00)	0,01 (±0,00)
	450	0,94 (±0,00)	0,05 (±0,00)	0,01 (±0,00)
	500	0,92 (±0,01)	0,05 (±0,00)	0,03 (±0,01)
	550	0,69 (±0,04)	0,14 (±0,01)	0,17 (±0,03)
	600	0,81 (±0,03)	0,08 (±0,01)	0,10 (±0,02)
	650	0,90 (±0,01)	0,05 (±0,00)	0,05 (±0,01)
	700	0,71 (±0,04)	0,13 (±0,01)	0,16 (±0,03)
	720	0,29 (±0,04)	0,34 (±0,02)	0,37 (±0,03)
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	400	0,93 (±0,00)	0,06 (±0,00)	0,01 (±0,00)
	450	0,93 (±0,00)	0,06 (±0,00)	0,01 (±0,00)
	500	0,91 (±0,01)	0,07 (±0,00)	0,02 (±0,01)
	550	0,65 (±0,00)	0,20 (±0,02)	0,15 (±0,04)
	600	0,77 (±0,05)	0,13 (±0,01)	0,10 (±0,03)
	650	0,88 (±0,02)	0,08 (±0,01)	0,04 (±0,02)
	700	0,63 (±0,06)	0,20 (±0,02)	0,16 (±0,04)
	720	0,23 (±0,04)	0,42 (±0,00)	0,35 (±0,04)
<i>Myroxylon peruiferum</i>	400	0,94 (±0,00)	0,05 (±0,00)	0,00 (±0,00)
	450	0,95 (±0,00)	0,05 (±0,00)	0,00 (±0,00)
	500	0,94 (±0,00)	0,05 (±0,00)	0,01 (±0,00)
	550	0,72 (±0,03)	0,12 (±0,00)	0,15 (±0,01)
	600	0,84 (±0,02)	0,07 (±0,00)	0,08 (±0,01)
	650	0,92 (±0,01)	0,05 (±0,00)	0,03 (±0,01)
	700	0,75 (±0,02)	0,11 (±0,00)	0,14 (±0,01)
	720	0,33 (±0,02)	0,31 (±0,01)	0,36 (±0,01)
<i>Hymenaea courbaril</i>	400	0,96 (±0,00)	0,04 (±0,00)	0,00 (±0,00)
	450	0,95 (±0,00)	0,05 (±0,00)	0,01 (±0,00)
	500	0,93 (±0,00)	0,05 (±0,00)	0,01 (±0,00)
	550	0,71 (±0,01)	0,17 (±0,01)	0,12 (±0,01)
	600	0,84 (±0,01)	0,10 (±0,01)	0,06 (±0,01)
	650	0,92 (±0,00)	0,06 (±0,00)	0,03 (±0,00)
	700	0,73 (±0,02)	0,16 (±0,01)	0,11 (±0,01)
	720	0,29 (±0,02)	0,40 (±0,01)	0,31 (±0,01)

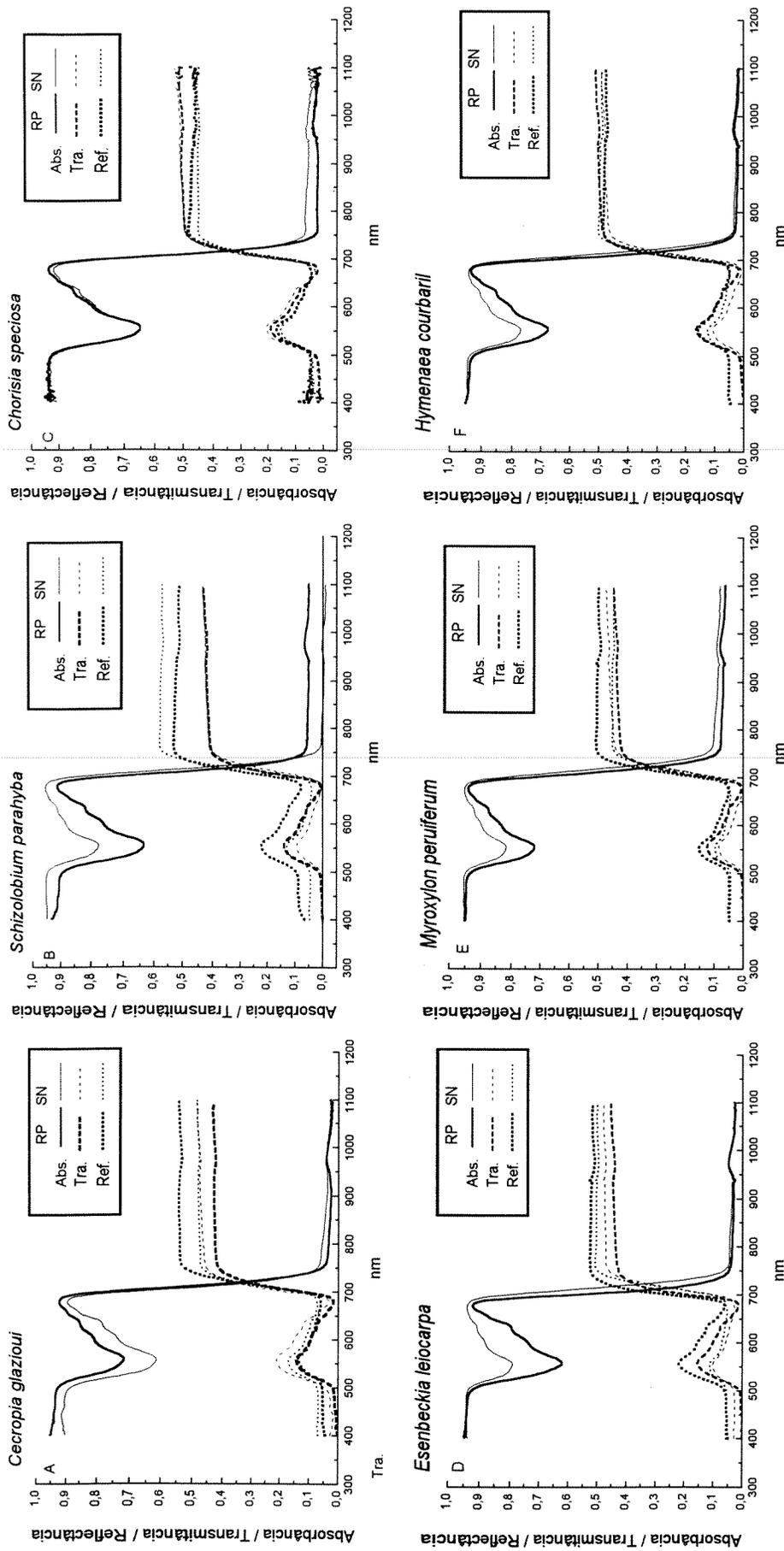


Figura 4.20 - Propriedades ópticas de folhas de A) *Cecropia glaziovii*, B) *Schizolobium parahyba*, C) *Chorisia speciosa*, D) *Esenbeckia leiocarpa*, E) *Myroxylon peruiferum* e F) *Hymenaea courbaril* cultivadas sob radiação plena (RP) e sombreamento natural (SN). Abs.= absorvância, Tra.= transmitância, Ref.= reflectância.

Tabela 4.7 - Valores de absorvância, reflectância e transmitância de folhas das espécies estudadas cultivadas sob condições de radiação plena (RP) e sombreamento natural (SN).

Espécies	nm	Absorvância		Reflectância		Transmitância	
		RP	SN	RP	SN	RP	SN
<i>Cecropia glaziovii</i>	400	0,96a	0,90b	0,04b	0,07a	0,00b	0,03a
	450	0,94a	0,92b	0,05b	0,07a	0,01b	0,02a
	500	0,93a	0,88b	0,05b	0,07a	0,02b	0,05a
	550	0,73a	0,62b	0,13b	0,17a	0,14b	0,21a
	600	0,81a	0,74b	0,10a	0,11a	0,10b	0,15a
	650	0,89a	0,84b	0,07a	0,08a	0,05b	0,08a
	700	0,75a	0,67b	0,13a	0,15a	0,13b	0,19a
	720	0,33a	0,28b	0,36a	0,35a	0,31b	0,37a
<i>Schizolobium parahyba</i>	400	0,93a	0,95a	0,07a	0,05a	0,00a	0,00a
	450	0,91a	0,95a	0,09a	0,04a	0,00a	0,00a
	500	0,89a	0,94a	0,10a	0,05a	0,02a	0,01b
	550	0,64a	0,78a	0,22a	0,13a	0,14a	0,09b
	600	0,77a	0,88a	0,15a	0,07a	0,08a	0,05b
	650	0,87a	0,94a	0,10a	0,04a	0,03a	0,02b
	700	0,67a	0,79a	0,20a	0,12a	0,13a	0,09b
	720	0,28b	0,36a	0,41a	0,37a	0,31a	0,27a
<i>Chorisia speciosa</i>	400	0,93a	0,91a	0,05a	0,06a	0,02a	0,02a
	450	0,95a	0,93a	0,04a	0,04a	0,01a	0,02a
	500	0,92a	0,91b	0,04a	0,04a	0,03a	0,04a
	550	0,65a	0,66a	0,15a	0,15a	0,19a	0,21a
	600	0,80a	0,79a	0,09a	0,09a	0,12a	0,13a
	650	0,90a	0,89a	0,05a	0,05a	0,05a	0,06a
	700	0,68a	0,65a	0,14a	0,15a	0,18b	0,21a
	720	0,26a	0,26a	0,35a	0,35a	0,39a	0,41a
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	400	0,95a	0,94a	0,05a	0,06a	0,00a	0,03a
	450	0,94a	0,94a	0,05a	0,05a	0,00a	0,03a
	500	0,93a	0,94a	0,06a	0,05a	0,01a	0,03a
	550	0,64b	0,79a	0,21a	0,11b	0,15a	0,10b
	600	0,74b	0,88a	0,16a	0,07b	0,10a	0,06a
	650	0,86b	0,93a	0,09a	0,05b	0,05a	0,03a
	700	0,57b	0,80a	0,25a	0,11b	0,19a	0,10b
	720	0,19b	0,39a	0,45a	0,32b	0,36a	0,30b
<i>Myroxylon peruiferum</i>	400	0,95a	0,95a	0,05a	0,05a	0,00a	0,00a
	450	0,95a	0,96a	0,05a	0,04a	0,00a	0,00a
	500	0,93b	0,95a	0,05a	0,04a	0,01a	0,01a
	550	0,72b	0,82a	0,15a	0,10b	0,13a	0,09a
	600	0,83b	0,90a	0,09a	0,06b	0,07a	0,04b
	650	0,91b	0,94a	0,06a	0,05b	0,03a	0,01b
	700	0,73b	0,82a	0,15a	0,09b	0,13a	0,08b
	720	0,34b	0,46a	0,35a	0,27b	0,31a	0,27a
<i>Hymenaea courbaril</i>	400	0,95a	0,95a	0,05a	0,05a	0,00a	0,00a
	450	0,94a	0,95a	0,05a	0,05a	0,01a	0,00a
	500	0,93a	0,94a	0,05a	0,05a	0,02a	0,01a
	550	0,68b	0,77a	0,16a	0,12b	0,16a	0,11b
	600	0,80b	0,87a	0,10a	0,07b	0,10a	0,05b
	650	0,90b	0,93a	0,06a	0,05b	0,04a	0,02b
	700	0,67b	0,78a	0,15a	0,12b	0,17a	0,11b
	720	0,25b	0,36a	0,37a	0,33b	0,38a	0,32b

leiocarpa, *M. peruiiferum* e *H. courbaril*, maiores absorvâncias e menores reflectâncias sob o tratamento de sombreamento foram apresentadas na faixa de 550 a 720nm, enquanto que estatisticamente menores transmitâncias também foram encontradas em alguns comprimentos de onda (Tabela 4.7). *C. glazioui* apresentou tendência inversa a das demais espécies, com diminuição significativa de absorvância em plantas sombreadas, acompanhada por aumento significativo da transmitância; diferenças em reflectância foram significativas apenas na faixa de 400nm a 550nm (Fig. 4.20; Tabela 4.7). Em *C. speciosa*, o sombreamento praticamente não alterou os espectros de propriedades ópticas das folhas (Fig. 4.20; Tabela 4.7).

4. DISCUSSÃO

Uma série de estudos comparativos de plantas de ambientes abertos e sombreados têm mostrado que as últimas são caracterizadas por baixas taxas de assimilação de CO₂ em irradiancias suficientes para saturação, por baixas taxas de respiração no escuro, baixos pontos de compensação de luz e baixas condutâncias estomáticas (OBERBAUER & STRAIN, 1984; RIDDOCH *et al.*, 1991b; TURNBULL, 1991; WALTERS *et al.*, 1993). Os resultados obtidos mostram que, tanto no caso de plantas cultivadas em casa de vegetação quanto sob tratamento de radiação plena, as taxas fotossintéticas máximas foram maiores em *C. glazioui*, seguidas em ordem decrescente por *C. speciosa*, *E. leiocarpa*, *M. peruiferum*, *S. parahyba* e *H. courbaril*. Excetuando-se *S. parahyba*, uma espécie característica de estádios iniciais de sucessão, pode ser observada uma consistência entre as taxas de assimilação máxima e o estágio sucessional destas espécies, sendo maiores nas iniciais e decrescendo à medida em que se aproxima de secundárias tardias/clímax. Os valores das taxas fotossintéticas verificados, não tendo sido superiores a 10 μmol CO₂.m⁻².s⁻¹, foram similares em magnitude aos encontrados em outros estudos com espécies arbóreas tropicais, os quais têm encontrado valores na faixa de 2 a 10 μmol CO₂.m⁻².s⁻¹ (LANGENHEIM *et al.*, 1984; THOMPSON *et al.*, 1988; RAMOS & GRACE, 1990; RIDDOCH *et al.*, 1991a,b; STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ, 1991; THOMPSON *et al.*, 1992b; NEWELL *et al.*, 1993; KITAJIMA, 1994), embora existam relatos de taxas maiores, como as de 11,6 e 22,4 μmol CO₂.m⁻².s⁻¹ encontradas, respectivamente, para *Heliocarpus appendiculatus* e *Cecropia obtusifolia* (TINOCO-OJANGUREN & PEARCY, 1995). Os valores encontrados,

somados aos de literatura, confirmam as relativamente baixas capacidades fotossintéticas de espécies arbóreas tropicais (LÉBRON, 1980; MOONEY *et al.*, 1984).

Taxas de respiração no escuro determinadas nas plantas crescidas sob radiação plena também parecem ter tido uma relação com o estágio sucessional das espécies, embora não tão evidente como no caso das taxas de assimilação, com *C. glazioui* apresentando os maiores valores e *M. peruiiferum* e *H. courbaril*, os menores. Os pontos de compensação de luz igualmente determinados para as plantas crescidas em radiação plena foram maiores nas duas espécies mais iniciais - *C. glazioui* e *S. parahyba* - e menores nas demais. Os valores encontrados também foram similares em magnitude aos observados em outros estudos com espécies arbóreas tropicais e subtropicais, que revelaram pontos de compensação na faixa de 2 a 44 $\mu\text{mol f\acute{o}tons.m}^{-2}.s^{-1}$ (KWESIGA *et al.*, 1986; RAMOS & GRACE, 1990; TURNBULL, 1991; THOMPSON *et al.*, 1992b; KITAJIMA, 1994).

Os valores de condutância estomática e de taxas de transpiração, apesar de apresentarem-se mais variáveis, dificultando a visualização de um padrão, foram, em plantas cultivadas em casa de vegetação, nitidamente maiores em *C. glazioui* e menores em *H. courbaril*. Altas taxas de transpiração em espécies iniciais podem ser vistas como adaptação à dissipação de calor (LÉBRON, 1980). Altas condutâncias estomáticas apresentadas pelas espécies adaptadas a ambientes abertos são parcialmente responsáveis pelas suas maiores taxas fotossintéticas (GIVNISH, 1988). Contudo, estas são em grande parte determinadas por uma maior capacidade fotossintética intrínseca do mesófilo, devido principalmente à presença de maiores concentrações de Rubisco e outras enzimas do ciclo de Calvin (GIVNISH, 1988). De fato, correlações positivas

entre taxas fotossintéticas e atividade de Rubisco têm sido encontradas para espécies tropicais (MUTHUCHELIAN, 1992).

Nos experimentos realizados em casa de vegetação, e levando-se em conta os dois extremos da seqüência sucessional - com as espécies *C. glazioui*/*S. parahyba* e *M. peruiferum*/*H. courbaril* representando, respectivamente, estágio inicial e tardio - pode-se observar que as primeiras apresentaram picos de assimilação máxima em irradiâncias altas e quedas pouco significativas da atividade em irradiâncias elevadas, ao contrário do que ocorreu nas representantes do estágio tardio. Declínio da atividade fotossintética em altas densidades de fluxo de fótons pode ser indicativo de fotoinibição (POWLES, 1984). Isto está de acordo com as observações de que espécies iniciais têm susceptibilidade reduzida à fotoinibição e maior capacidade de aclimação a ambientes abertos (LOVELOCK *et al.*, 1994).

Em seu conjunto, as características relacionadas à atividade fotossintética observadas podem significar, do ponto de vista ecofisiológico, que as espécies iniciais têm maior potencial para crescer em ambientes de alta irradiância. No entanto, em relação à irradiância no pico de assimilação máxima e queda da atividade fotossintética em irradiâncias elevadas, a tendência verificada em casa de vegetação não foi observada quando as plantas foram crescidas sob radiação plena. Nestas condições, nenhum padrão consistente com o estágio sucessional foi observado e os valores de irradiância no pico de assimilação máxima foram bastante semelhantes entre as espécies. Estas, portanto, parecem ser capazes de apresentar adaptações nestes parâmetros de acordo com suas condições de crescimento. Cabe ressaltar que, tanto no caso de cultivo em casa de vegetação quanto sob radiação plena, as espécies que apresentaram os picos de assimilação máxima em menores irradiâncias apresentaram também as maiores quedas da atividade

fotossintética em irradiâncias elevadas, o que indica que estas respostas estão provavelmente associadas. Apesar das poucas diferenças nos valores de irradiância no pico de assimilação máxima, valores calculados de irradiância para saturação da fotossíntese mostraram-se maiores para as duas representantes do estágio inicial e menores para as duas representantes do estágio tardio, consistente com observações de outros estudos (OBERBAUER & STRAIN, 1984; RIDDOCH *et al.*, 1991a; THOMPSON *et al.*, 1992b).

Embora uma série de estudos não tenha encontrado diferenças nos valores de eficiência quântica entre espécies de diferentes estágios sucessionais (WALTERS & FIELD, 1987; RAMOS & GRACE, 1990; RIDDOCH *et al.*, 1991b; NEWELL *et al.*, 1993), estas foram encontradas neste trabalho. *S. parahyba* apresentou os menores valores dentre as seis espécies estudadas, independente da irradiância de crescimento, revelando uma baixa eficiência de seu sistema fotoquímico. *C. speciosa* apresentou o maior valor entre as plantas cultivadas sob radiação plena, enquanto *H. courbaril* apresentou baixa eficiência quântica, discordando da noção de que espécies de estágios tardios teriam inclinações iniciais mais acentuadas das curvas de atividade fotossintética (BOARDMAN, 1977; BAZZAZ, 1979; CEULEMANS & SAUGIER, 1991). Valores de eficiência quântica aqui obtidos variaram, em sua totalidade, de 0,010 a 0,031 $\mu\text{mol CO}_2/\mu\text{mol f\acute{o}tons}$. Enquanto estes valores são menores do que os determinados para algumas espécies arbóreas - de 0,045 a 0,051 para *Argyrodendron peralatum* (PEARCY, 1987), de 0,043 a 0,046 para *Flindersia brayleyana* (THOMPSON *et al.*, 1988) e de 0,065 a 0,100 para *Copaifera venezuelana* (LANGENHEIM *et al.*, 1984) - são ao mesmo tempo similares aos determinados em outros estudos, como os de RAMOS & GRACE (1990) com dados para diferentes espécies variando de 0,023 a 0,033 e de RIDDOCH *et al.* (1991b) com valores também para diferentes

espécies na faixa de 0,014 a 0,036. Cabe ressaltar que os valores, neste trabalho, foram estimados pela inclinação inicial da curva de fotossíntese obtida sob irradiância natural, o que não permitiu a estabilização da atividade fotossintética nos diferentes níveis de densidade de fluxo de fótons, como é usualmente feito nas determinações invariavelmente realizadas em condições controladas. Tal diferença de metodologia pode causar discrepâncias entre os valores determinados e os de literatura, como ocorreu no caso de *H. courbaril*, com valores obtidos por LANGENHEIM *et al.* (1984) na faixa de 0,056 a 0,058, bastante superiores aos aqui determinados.

Os maiores valores de assimilação fotossintética encontrados em plantas cultivadas sob radiação plena em comparação aos obtidos para plantas cultivadas em casa de vegetação confirmam a observação de que plantas crescidas sob condições naturais e/ou medidas *in situ* tendem a apresentar taxas de assimilação maiores do que plantas crescidas sob condições artificiais (CEULEMANS & SAUGIER, 1991). Por outro lado, a fotossíntese no sub-bosque se mostrou extremamente baixa, em virtude da forte limitação de radiação, com todas as espécies, no entanto, sendo capazes de responder rapidamente a aumentos abruptos da densidade de fluxo de fótons. É bastante provável que grande parte do ganho diário de carbono das plantas mantidas no sub-bosque ocorra durante estes períodos, como verificado em outros estudos (CHAZDON, 1988; PEARCY, 1988), já que, sob a radiação difusa do sub-bosque, valores de fotossíntese próximos a zero e mesmo valores negativos foram registrados. Valores relativamente altos de fotossíntese puderam ser atingidos sob “sunflecks”, como demonstrado ocorrer com outras espécies estudadas, como *Claoxylon sandwicense* (PEARCY & CALKIN, 1983). Manutenção de altas condutâncias estomáticas em condições de baixa irradiância tem sido colocada como um fator importante para a utilização de “sunflecks”, dado que as respostas geralmente lentas dos estômatos a aumentos de

irradiância podem impor uma limitação às trocas de CO₂ (MOONEY *et al.*, 1984; CHAZDON, 1988; TINOCO-OJANGUREN & PEARCY, 1992; RODEN & PEARCY, 1993). Segundo PEARCY (1988), condutâncias estomáticas podem atingir valores máximos somente cerca de 20 minutos após exposição a altas irradiâncias. Das espécies estudadas, apenas *M. peruiferum* manteve, em condições de sub-bosque, condutâncias maiores do que as apresentadas sob radiação plena. Nas demais espécies, os valores de condutância não diferiram praticamente dos mantidos sob radiação plena, a não ser em *C. glazioui*, onde se mantiveram mesmo em uma faixa mais baixa. A despeito disso, as concentrações intercelulares de CO₂ se mantiveram em níveis mais altos nas plantas do sub-bosque, o que pode ter contribuído para a resposta eficiente aos aumentos abruptos de radiação, já que altas concentrações intercelulares de CO₂ podem aumentar eficiência fotossintética (CHAZDON, 1988). Em vista disto, respostas estomáticas parecem ter pouca importância nas respostas rápidas aos “sunflecks”. Sua importância possa talvez ser maior caso altos níveis de irradiância persistam, já que as concentrações intercelulares de CO₂ tendem a diminuir em virtude do aumento das taxas fotossintéticas, sendo assim necessária a abertura dos estômatos para mantê-la em nível adequado, na faixa de 200-220ppm (SQUIRE & BLACK, 1981). Em outros estudos, estômatos também parecem ter imposto apenas uma pequena limitação na resposta a “sunflecks” (PEARCY & CALKIN, 1983; PEARCY, 1987; RODEN & PEARCY, 1993). Em *C. glazioui* e *M. peruiferum*, os estômatos tenderam a fechar com exposição às manchas de sol, o que pode limitar a fixação de CO₂ sob períodos mais extensos de radiação aumentada. As quedas das taxas fotossintéticas durante as medidas sob manchas de sol observadas nos casos de *C. glazioui* e *S. parahyba* podem ter sido determinadas pelo fechamento estomático verificado, embora a possibilidade de ocorrência de fotoinibição durante este período não pode ser

descartada (CHAZDON, 1988; CHAZDON & PEARCY, 1991). LE GOUALLEC *et al.* (1990) demonstraram que, em *Elastotema repens*, uma espécie tropical de sub-bosque, “sunflecks” simulados de alta irradiância com 10 a 30 minutos de duração podem induzir fotoinibição. A resposta observada de fechamento dos estômatos com exposição a níveis aumentados de irradiância não é esperada, apesar de que outros fatores, como temperatura da folha e déficits de pressão de vapor, podem influenciar o comportamento estomático durante “sunflecks” (TINOCO-OJANGUREN & PEARCY, 1992). Temperaturas das folhas e taxas de transpiração aumentaram em geral com a exposição à radiação aumentada, o que pode ter influenciado o comportamento estomático. No entanto, mesmo as curvas de condutância estomática obtidas em função da irradiância apresentaram valores altos em baixas densidades de fluxo de fótons e diminuíram com aumento das irradiâncias em todos os casos, exceto *C. glazioui* cultivada em casa de vegetação, quando o padrão esperado de resposta dos estômatos à irradiância é o oposto (JARVIS & MORISON, 1981). Isto pode ter ocorrido porque os estômatos podem não ser responsivos à irradiância (RIDDOCH *et al.*, 1991b), ao mesmo tempo em que respondem de maneiras diferentes a uma série de variáveis, como temperatura da folha, umidade do ar, concentração de CO₂ e potencial hídrico do tecido foliar (LÖSCH & TENHUNEN, 1981). Em condições de campo, há interferência de todos estes fatores, tornando-se complexo o entendimento do comportamento e difícil o estabelecimento de um modelo de resposta (LÖSCH & TENHUNEN, 1981). As curvas obtidas, contudo, parecem indicar que as espécies não devem fechar seus estômatos em condições de escuro e baixas irradiâncias, fato relatado para uma série de outras espécies arbustivas e arbóreas tropicais (MOONEY *et al.*, 1984; RIDDOCH *et al.*, 1991a). Em *P. hispidum*, altas condutâncias estomáticas, em torno de $0,6 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, podem ser mantidas no escuro em condições

de alta umidade relativa, o que assegura que, à medida que a irradiância aumenta em consequência de nascer do sol ou de ocorrência de “sunflecks”, a fotossíntese não é limitada pela difusão de CO₂ (MOONEY *et al.*, 1983). Outros autores têm também interpretado este tipo de comportamento como um mecanismo de maximização do potencial de utilização de “sunflecks” (MOONEY *et al.*, 1984; CHAZDON, 1988; RODEN & PEARCY, 1993). Além da dependência do comportamento estomático, a resposta a “sunflecks” pode depender também da ativação da Rubisco por luz, mecanismo que envolve a degradação de um inibidor que se encontra ligado à enzima em condições de escuro ou baixa luz (CHAZDON, 1988; PEARCY, 1988). Nas espécies estudadas, as respostas de assimilação, quando da exposição a manchas de sol, foram rápidas. Enquanto algumas espécies parecem não apresentar este inibidor (PEARCY, 1988), não é possível, a partir dos resultados, inferir sobre a necessidade de ativação da Rubisco nestas espécies.

Com relação aos efeitos de sombreamento sobre as características relacionadas à atividade fotossintética, foram observadas, de fato, uma série de modificações comumente descritas na literatura. Com exceção de *S. parahyba* e *H. courbaril*, plantas crescidas sob sombreamento natural apresentaram, de modo geral, reduções nas taxas de assimilação máxima acompanhadas de irradiâncias de saturação mais baixas, irradiâncias no pico de assimilação mais baixas e maior queda da atividade fotossintética em altas irradiâncias. Em *S. parahyba*, a tendência inversa ocorreu, com maiores valores dos parâmetros acima citados e menor queda de atividade em irradiâncias elevadas tendo sido detectados nas plantas cultivadas sob sombreamento. *H. courbaril* apresentou baixa plasticidade fotossintética, não apresentando modificações na maioria dos parâmetros estudados de acordo com as condições de cultivo. Diversos estudos têm mostrado que

as espécies de estádios mais tardios de sucessão e mais tolerantes ao sombreamento têm baixo potencial para aclimatação fotossintética e particularmente baixa habilidade de aumentar sua capacidade para utilização efetiva de altas densidades de fluxo de fótons (KWESIGA *et al.*, 1986; STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ, 1991; CHAZDON & KAUFMANN, 1993). LANGENHEIM *et al.* (1984) também observaram para *H. courbaril* assimilações similares para plantas crescidas em altas ou baixas irradiâncias. Reduções nas taxas de assimilação máxima e nas irradiâncias de saturação têm sido extensivamente descritas (THOMPSON *et al.*, 1988; RIDDOCH *et al.*, 1991a; TURNBULL, 1991; WALTERS *et al.*, 1993) e refletem uma menor capacidade de fixação de CO₂ devido, ao menos em parte, a um conteúdo reduzido de Rubisco (BESFORD, 1986; KELLY & LATZKO, 1994). Esta redução no conteúdo de proteína seria importante para economia do nitrogênio disponível, que seria investido em complexos pigmento-proteína captadores de luz. Por outro lado, plantas desenvolvidas no sol poderiam investir uma maior proporção de seu nitrogênio na produção de Rubisco (KELLY & LATZKO, 1994). Outra interpretação para níveis reduzidos de Rubisco em folhas de plantas crescidas na sombra leva em conta a economia de carbono, cuja aquisição é limitada em ambiente de baixa luz, associado ao fato de que altos níveis de Rubisco seriam de pouca vantagem nestes ambientes (BOARDMAN, 1977; GRIME, 1983). Adaptação fotossintética à sombra envolve também redução no nível de outras enzimas do ciclo de Calvin e de componentes da cadeia de transporte de elétrons (EVANS, 1987; EVANS, 1988), contribuindo para a redução da capacidade fotossintética.

Queda maior da atividade fotossintética em altas irradiâncias em plantas crescidas em ambiente de baixa luz, também descrita em vários casos (WALTERS *et al.*, 1993; ÖGREN & ROSENQVIST, 1992; LOVELOCK *et al.*, 1994), pode ocorrer parcialmente em virtude de

fechamento estomático e também em virtude de fotoinibição. Esta ocorre em função do excesso de quanta que não pode ser utilizado nas seqüências normais do processo fotossintético, nem dissipado como calor ou fluorescência, levando à formação de radicais livres que afetam os centros de reação dos fotossistemas. Como plantas de sombra apresentam menores níveis de Rubisco, estão mais sujeitas à injúria por altas irradiâncias, uma vez que o poder redutor gerado na fase fotoquímica não pode ser plenamente utilizado. Além disso, o fato de possuírem menor capacidade de transporte de elétrons, devido ao menor nível de alguns componentes da cadeia transportadora de elétrons, as tornam mais susceptíveis à fotoinibição (THOMPSON, 1987). Adicionalmente, tem também sido mostrado que folhas desenvolvidas sob sombra apresentam menor capacidade de dissipação de energia de excitação (BRUGNOLI *et al.*, 1994), a qual pode proteger o aparelho fotossintético contra dano (JOHNSON *et al.*, 1993) e assim contra fotoinibição.

Não foram encontradas em literatura exemplos que se assemelhassem ao caso de *S. parahyba*, que apresentou aumentos de assimilação máxima ocasionados pelo sombreamento. Parte desta resposta pode ter sido devido ao comportamento diferencial de seus foliólulos: em plantas crescidas sob radiação plena, os foliólulos permaneceram parcialmente fechados durante grande parte do dia, o que diminuiu a incidência da radiação sobre a superfície foliar e conseqüentemente a taxa fotossintética; em plantas crescidas sob sombreamento, os foliólulos não apresentaram fechamento durante o período de medidas, o que, obviamente aumentou a interceptação da energia radiante, tendo como conseqüência o aumento das taxas fotossintéticas. A manutenção deste tipo de resposta em caso de transferência permanente para condições de alta irradiância pode, se ocorrer, significar um grande potencial para explorar rapidamente as novas

condições de luminosidade do ambiente. As demais espécies, por outro lado, podem necessitar de um período de aclimatação para se ajustarem adequadamente à maior irradiância disponível. Contudo, plantas de *S. parahyba* podem se tornar mais sensíveis a efeitos de um eventual estresse hídrico, já que apresentaram também taxas mais elevadas de transpiração. Este também parece ser o caso para *M. peruiferum*; as demais espécies conseguiram limitar mais eficientemente a transpiração em ambientes de radiação plena, em virtude de valores de condutância menores, os quais podem ser devido a uma menor frequência estomática (LÖSCH & TENHUNEN, 1981; FETCHER *et al.*, 1983; LANGENHEIM *et al.*, 1984). O controle da perda d'água é de importância crucial para o desenvolvimento destas espécies quando transferidas para radiação plena, já que o sistema radicular normalmente se encontra reduzido sob condições de sombreamento, acompanhado por uma proporcionalmente maior superfície foliar.

Valores de eficiência quântica não foram afetados pelo sombreamento na maioria das espécies, como também verificado em outros estudos (FIELD, 1988; RAMOS & GRACE, 1990; RIDDOCH *et al.*, 1991a). No entanto, em *C. speciosa* e *E. leiocarpa*, uma eficiência quântica significativamente menor foi encontrada para as plantas sombreadas, como também verificado por KWESIGA *et al.* (1986) em três das quatro espécies arbóreas tropicais estudadas e por TURNBULL (1991) em cinco de seis espécies estudadas, mas apenas sob condições de sombreamento severo. Reduções da eficiência quântica têm sido associadas com decréscimo na capacidade de transporte de elétrons (DAVIES *et al.*, 1986).

Quanto a taxas de respiração no escuro e pontos de compensação de luz, a despeito de uma tendência de diminuição de valores com sombreamento, estas somente foram significativas em duas das espécies estudadas. Em *C. speciosa*, apesar da tendência de redução da respiração, o

ponto de compensação sofreu tendência inversa, em virtude da redução muito grande no valor de eficiência quântica com sombreamento. KITAJIMA (1994), em estudo envolvendo diferentes espécies arbóreas, também observou tendências de diminuição nestes dois parâmetros, embora, na maioria dos casos, diferenças estatisticamente significativas não tenham sido encontradas devido à grande variação dos valores registrados com o uso de analisadores de gás. Alguns autores, embora tenham utilizado também o mesmo sistema para determinação destes parâmetros, ressaltam que os valores não são precisamente determinados, por estarem próximos aos limites de resolução do aparelho (KWESIGA *et al.*, 1986; RIDDOCH *et al.*, 1991a). Apesar disto, reduções de taxas de respiração no escuro e de pontos de compensação de luz com sombreamento têm sido extensivamente descritas (LANGENHEIM *et al.*, 1984; KWESIGA *et al.*, 1986; RAMOS & GRACE, 1990; FREDEEN & FIELD, 1991). Devido ao ambiente de radiação extremamente baixa a que as plantas foram submetidas, as reduções, embora não significativas do ponto de vista estatístico, podem ter significado adaptativo, contribuindo para a manutenção de um balanço positivo de carbono, essencial para a sobrevivência das plantas. Plantas crescidas sob sombreamento devem, de fato, apresentar menores perdas respiratórias associadas às suas menores taxas de crescimento (FITTER & HAY, 1983). Por outro lado, plantas crescidas em altas irradiâncias devem apresentar taxas de respiração mais altas, em virtude dos custos de manutenção da atividade fotossintética, com maior “turnover” de proteínas, associadas, por exemplo com processos de reparo de fotoinibição (SIMS & PEARCY, 1991). Além disso, o acúmulo de fotoassimilados pode estimular a respiração devido aos custos de processamento e transporte de carboidratos associados com os custos de construção de novos tecidos, onde serão utilizados (SIMS & PEARCY, 1991). Neste estudo, assim como no de TURNBULL (1991), os pontos de

compensação de plantas sombreadas estiveram abaixo de $20\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, de modo que um balanço positivo de carbono pode ser atingido em densidades de fluxo de fótons acima de 1% da radiação solar. No entanto, tal conclusão feita com base na respiração foliar pode ser alterada se for levada em conta também a respiração de partes não fotossintéticas da planta.

Correlações positivas entre taxas de fotossíntese e conteúdo de clorofila por unidade de área têm sido encontradas para espécies arbóreas tropicais (NAIDU & SWAMY, 1995). No entanto, embora fotossíntese e conteúdo de clorofila não tenham sido analisados simultaneamente nas mesmas plantas, tal correlação não foi aqui encontrada. Contrariamente, *H. courbaril*, a espécie com menor taxa fotossintética foi a que apresentou um dos maiores conteúdos de clorofila por unidade de área entre as seis estudadas. STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ (1991) também encontraram independência entre conteúdo de clorofila e taxas de assimilação máxima e maiores conteúdos de clorofila em espécies tardias de sucessão. Por outro lado, foi observado que o conteúdo de clorofila por unidade de massa foi maior para as espécies pioneiras, decrescendo nas tardias. Em relação à razão clorofila a/b, considera-se que espécies adaptadas a ambientes abertos normalmente apresentam maiores razões (GIVNISH, 1988), ao passo que STRAUSS-DEBENEDETTI & BAZZAZ (1991) verificaram, contrariamente, menores razões para espécies pioneiras. Aqui nenhum padrão pode ser verificado.

Os aumentos do conteúdo de clorofila por unidade de massa observados sob sombreamento são respostas marcantes ao sombreamento (LANGENHEIM *et al.*, 1984; MUTHUCHELIAN *et al.*, 1989; ENGEL & POGGIANI, 1991; OSUNKOYA *et al.*, 1994) e têm sido atribuídos a aumento do tamanho dos cloroplastos, aumento da quantidade de clorofila por cloroplasto, bem como a um melhor desenvolvimento dos grana (BOARDMAN, 1977). Tal resposta é vista como

adaptação para aumentar a interceptação de energia, diminuindo a reflexão e a transmissão da radiação incidente (MUTHUCHELIAN *et al.*, 1989). Apesar de teores de clorofila por unidade de área nem sempre se apresentarem aumentados com o sombreamento - e poderem mesmo ser menores - devido à presença de folhas mais finas nas plantas sombreadas (BOARDMAN, 1977; TINOCO-OJANGUREN & PEARCY, 1995), estes também se mostraram maiores para quatro das seis espécies estudadas, não sofrendo alterações apenas em *C. glazioui* e *S. parahyba*, as duas espécies mais iniciais. Ao lado de aumentos de concentração de clorofila, as diminuições observadas da razão clorofila a/b são também respostas características ao sombreamento (BOARDMAN, 1977; EVANS, 1987; MUTHUCHELIAN *et al.*, 1989; THOMPSON *et al.*, 1992b; OSUNKOYA *et al.*, 1994). Mudanças na razão clorofila a/b indicam alterações na organização básica do aparelho fotoquímico (GLICK *et al.*, 1985), existindo relação inversa entre esta e o grau de empilhamento dos tilacóides (ADAMSON *et al.*, 1991). Como o fotossistema II, proporcionalmente mais rico em clorofila b, está predominantemente localizado nas membranas oclusas (“appressed”) dos grana, ao passo que o fotossistema I está localizado nos tilacóides do estroma, maior empilhamento resulta em maior razão fotossistema II/fotossistema I e daí menor razão clorofila a/b (ANDERSON *et al.*, 1988). Acredita-se que a alteração desta razão, associada com aumento do teor de clorofila, deve levar a algum grau maior de eficiência de utilização de baixas densidades de fluxo de fótons (LAMBERS, 1987) e maior absorção de radiação na região azul/verde do espectro (BOARDMAN, 1977; ANDERSON, 1982). Uma explicação alternativa é que a redução da razão clorofila a/b resulta em economia de proteínas, uma vez que o complexo coletor de luz do fotossistema II apresenta proporcionalmente maior quantidade de clorofila por unidade de nitrogênio (EVANS, 1987). Em *S. parahyba*, o aumento observado da razão clorofila

a/b sob sombreamento pode ter resultado, contrariamente ao esperado, de um menor empilhamento dos tilacóides nos cloroplastos. Estudo recente, realizado por BRUGNOLI *et al.* (1994), mostrou que parece haver uma relação inversa entre grau de empilhamento de tilacóides - ou correlação positiva entre razão clorofila a/b - e proporção de violaxantina, a qual está diretamente envolvida em mecanismo de dissipação de excesso de energia de excitação, que protege os fotossistemas contra dano. *S. parahyba* cultivada sob sombra e com maior razão clorofila a/b sofreu menor queda da atividade fotossintética em altas irradiâncias do que plantas de radiação plena e, embora parte desta resposta pode ter sido devido às maiores condutâncias estomáticas não limitando difusão de CO₂, a possibilidade de mecanismo mais eficiente de proteção contra fotoinibição não deve ser descartada, em vista dos resultados de BRUGNOLI *et al.* (1994).

Apesar das diferenças em concentração de pigmentos e em estrutura foliar, espectros das propriedades ópticas foram bastante semelhantes entre as espécies estudadas. Espectros similares têm sido encontrados para diferentes espécies (LEE & GRAHAM, 1986; LEE *et al.*, 1986). Embora alguns estudos não tenham verificado diferenças em propriedades ópticas de folhas desenvolvidas sob alta ou baixa irradiância (LANGENHEIM *et al.*, 1984; McKIERNAN & BAKER, 1991), conteúdo de pigmentos é considerado um fator determinante da capacidade de absorção das folhas (LEE *et al.*, 1990) e relações entre absorbância da radiação fotossinteticamente ativa e concentração de clorofila por unidade de área têm sido encontradas em outros estudos (OSBORNE & RAVEN, 1986; THOMPSON *et al.*, 1992b; SYVERSTEN *et al.*, 1995). Além da concentração de clorofila, espessura da folha (TANNER & ELLER, 1986) e configurações anatômicas/estruturais - entre as quais a distribuição de cloroplastos nas folhas -

(LEE *et al.*, 1990) afetam as características de absorção. As três espécies mais tardias - *E. leiocarpa*, *M. peruiferum* e *H. courbaril* - apresentaram maiores absorbâncias da radiação fotossinteticamente ativa, o que pode ter sido devido às suas maiores concentrações de clorofila por unidade de área, embora seja provável que características anatômicas também tenham se modificado. Plantas de *C. speciosa*, apesar de seu conteúdo estatisticamente maior de clorofila sob sombreamento, não sofreram alteração em suas propriedades ópticas. *S. parahyba*, que não apresentou modificações de seu conteúdo de clorofila, também não apresentou aumento significativo de absorbância. Já *C. glazioui* apresentou significativamente menores absorbâncias, acompanhadas de maiores transmitâncias. Esta espécie pode ser incapaz de ajustar sua anatomia foliar e seu conteúdo de clorofila para compensar a menor espessura das folhas de sombra, a qual contribui para uma maior transmitância (TANNER & ELLER, 1986). De qualquer modo, esta resposta pode tornar as plantas menos aptas a se manterem sob condições de sombreamento. As respostas observadas para as seis espécies indicam que as três de estádios mais tardios foram mais eficientes em alterar suas propriedades ópticas, a fim de maximizar a captura da radiação em ambiente limitado por luz. ST-JACQUES *et al.* (1991) também verificaram, em estudo de propriedades ópticas de folhas de diferentes espécies arbóreas desenvolvidas sob condições de sol e sombra, que a plasticidade foliar foi mais acentuada para as espécies tolerantes ao sombreamento, com uma espécie intolerante apresentando somente pequenas diferenças de absorbância entre os tratamentos. É interessante ressaltar que, além do aumento de absorbância da radiação fotossinteticamente ativa com o sombreamento, uma maior absorbância também foi observada em comprimentos de onda pouco acima de 700nm, como demonstrado pela análise dos valores a 720nm. Tem sido mostrado que plantas podem usar quanta além de 700nm na

fotossíntese, embora com eficiências muito baixas (LEE & GRAHAM, 1986). Porém, dada a qualidade espectral da sombra densa, rica em vermelho-extremo e pobre em comprimentos de onda visíveis, a contribuição da radiação acima de 700nm para a fotossíntese, embora baixa, pode ser significativa para a produtividade nestes ambientes, como demonstrado por LEE & GRAHAM (1986).

De modo geral, os resultados obtidos mostram que, enquanto diversos parâmetros relacionados à atividade fotossintética são consistentes com o estágio sucessional das espécies, a classificação ecológica destas baseadas em tais características, ou inversamente, a predição do comportamento baseada no conhecimento do estágio sucessional pode ser dificultada em vista de respostas particulares de determinadas espécies que diferem do padrão geral. O mesmo pode ser dito em relação à predição de efeitos de sombreamento. Alguns resultados conflitantes têm sido também descritos em literatura (WALTERS & FIELD, 1987; TURNBULL, 1991; TURNBULL *et al.*, 1993; KITAJIMA, 1994), de modo que se tem reconhecido que relações entre estágio sucessional e características fotossintéticas podem ser feitas apenas em grau limitado.

V. CAPÍTULO 4

TRANSLOCAÇÃO DE COMPOSTOS DE CARBONO

EM ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS: ESTUDO COMPARATIVO E INFLUÊNCIA DE SOMBREAMENTO NATURAL

1. INTRODUÇÃO

O entendimento do modo como plantas de diferentes espécies adquirem e alocam seus recursos pode permitir predições de seu sucesso em diferentes ambientes (MOONEY, 1972). Enquanto a aquisição de recursos proporciona os substratos necessários para o crescimento, a alocação destes a nível de planta inteira determina o padrão de crescimento e a proporção entre os diferentes órgãos (HILBERT & REYNOLDS, 1991). A maioria dos estudos sobre translocação e distribuição de fotoassimilados nas plantas consiste em observações a longo termo baseadas na extrapolação de dados de matéria seca. Estes estudos têm mostrado que os padrões de partição de fotoassimilados parecem estar correlacionados com características de vida das espécies. Espécies arbóreas de estádios iniciais de sucessão tendem a alocar menos biomassa para o sistema de raízes quando comparadas a espécies tardias (RAMAKRISHNAN *et al.*, 1982; RAO & SINGH, 1989; CHANDRASHEKARA & RAMAKRISHNAN, 1993; WALTERS *et al.*, 1993; KITAJIMA, 1994), o que resulta em maior investimento na manutenção e/ou crescimento da parte fotossintética da planta, importante para a rápida ocupação de ambientes abertos característicos de início de sucessão (LAMBERS & POORTER, 1992). Tem sido também mostrado que, em relação ao crescimento da parte aérea, existem dois extremos no padrão de alocação de recursos: em

espécies iniciais, os recursos são alocados preferencialmente para o crescimento em altura em detrimento da formação de ramos laterais e folhas, inversamente do que ocorre em espécies tardias, onde o crescimento em diâmetro é favorecido (HARA *et al.*, 1991). Alocação de recursos para crescimento em altura em espécies iniciais seria importante para a competição com outras plantas em ambientes de início de sucessão, ao passo que em espécies tardias, o crescimento em diâmetro seria mais vantajoso para a sobrevivência em ambientes sombreados, uma vez que, nestas condições, indivíduos com baixa razão diâmetro/altura estão mais sujeitos à mortalidade (HARA *et al.*, 1991).

Estudos baseados em distribuição de biomassa entre diferentes órgãos das plantas têm também mostrado que, quando as plantas são submetidas a algum tipo de estresse, a partição pode se alterar no sentido de aumentar a biomassa da parte da planta que pode reduzir os efeitos do estresse (FARRAR & WILLIAMS, 1991). Deste modo, plantas crescidas em baixas densidades de fluxo de fótons apresentam maior alocação de recursos para crescimento da parte aérea e menor para raízes, sendo esta mudança geralmente mais pronunciada em espécies de crescimento rápido (LAMBERS & POORTER, 1992). Segundo WILSON (1988), sob condições de deficiência de carboidratos provocada pela redução da atividade fotossintética sob sombreamento, a maior proporção do carbono incorporado seria retida na parte aérea, diminuindo conseqüentemente a razão raiz/parte aérea.

Estudos sobre a distribuição de fotoassimilados a curto termo em espécies arbóreas são menos freqüentes. Os estudos existentes têm abordado principalmente as variações sazonais na translocação de carboidratos em espécies de regiões temperadas (KOSLOWSKI, 1992; ALAOUI-SOSSÉ *et al.*, 1994; LACOINTE *et al.*, 1995) e o transporte de fotoassimilados em espécies

frutíferas como maçã - *Malus domestica* - (TUSTIN *et al.*, 1992) e kiwi - *Actinidia deliciosa* - (LAI *et al.*, 1988; MaCRAE & REDGWELL, 1990). Mesmo a maioria dos estudos de translocação de compostos de carbono em espécies herbáceas tem sido realizada com espécies de interesse econômico (FARRAR & FARRAR, 1987; GAWRONSKA & DWELLE, 1989; GAWRONSKA *et al.*, 1990; MARCELIS, 1991; LOGENDRA & JANES, 1992; BEHBOUDIAN & LAI, 1995), uma vez que a produção agrícola depende da quantidade de assimilados transportados para o órgão a ser coletado comparada à quantidade transportada a outros órgãos.

De modo geral, o carbono fixado nas folhas pode ser armazenado na forma de amido, utilizado para suprir as necessidades energéticas próprias e/ou proporcionar esqueletos de carbono para síntese de outros compostos requeridos nas células ou ainda incorporados em açúcares a serem exportados para os drenos, os quais podem também ser armazenados temporariamente nos vacúolos das células das folhas (TAIZ & ZEIGER, 1991). Sacarose é o principal carboidrato translocado através do floema das folhas para outras partes da planta (WARDLAW, 1990), representando freqüentemente mais que 95% do total de carboidratos translocados (KOSLOWSKI, 1992). A partição de carbono nas plantas é controlada por uma série de fatores internos. Suprimento de assimilados pelas fontes pode afetar a translocação, existindo, em muitos casos, correlação positiva entre taxa de fotossíntese e taxa de exportação de carbono das folhas. Número, tamanho dos drenos e a demanda destes por assimilados, bem como sua localização na planta podem determinar padrões de translocação. Padrões de venação e dimensões do sistema vascular também são importantes em proporcionar um sistema de transporte capaz de se ajustar às taxas fotossintéticas das folhas. Finalmente, potencial para armazenamento temporário de fotoassimilados nas folhas e ao longo do caminho de transporte pode ser importante na modulação

de efeitos de mudanças na atividade das fontes ou dos drenos, com remobilização ocorrendo quando a fotossíntese se torna baixa ou a demanda aumentada (WARDLAW, 1990). Níveis endógenos de hormônios nos tecidos-dreno também podem influenciar fluxos de assimilados a partir das fontes pelos seus efeitos de retardamento de senescência ou de indução de crescimento meristemático (KOSLOWSKI, 1992).

Fatores ambientais também afetam padrões de translocação de carboidratos. Aumentos de temperatura dos drenos geralmente resultam em aumento de importação, devido provavelmente ao aumento de sua atividade metabólica (FARRAR & WILLIAMS, 1991). Fotoperíodos curtos aumentam a translocação de ^{14}C assimilado para tubérculos de batata (EZEKIEL & BARGHAVA, 1992), enquanto diminuem as taxas de translocação do ^{14}C fixado em tomate (LOGENDRA & JANES, 1992). Também em uma série de outras espécies, dias curtos favoreceram o acúmulo de amido nas folhas (CHATTERTON & SILVIUS, 1980; BAYSDORFER & ROBINSON, 1985), embora, nestes casos, o efeito deve ter sido consequência das menores durações de períodos de radiação fotossintética a que as plantas foram submetidas. Níveis de irradiância também têm sido mostrados afetar o padrão de distribuição de fotoassimilados. Em plantas de rabanete submetidas a tratamentos de baixa irradiância, foi observada menor taxa de exportação de ^{14}C -assimilados para fora da folha, acompanhada de maiores níveis alocados a pecíolos e menores a raízes, consistentemente com observações de alocação de matéria seca sob sombreamento (STARCK, 1973). Maior retenção de ^{14}C -compostos em folhas tratadas também foi observada em plantas de batata crescidas sob baixa irradiância, ao lado de uma menor partição aos tubérculos em favorecimento às folhas e ao caule (GAWRONSKA & DWELLE, 1989; GAWRONSKA *et al.*, 1990). Também em cevada, as taxas de fluência tiveram efeito marcante na partição de carbono,

com plantas crescidas sob baixas densidades de fluxo de fótons tendo apresentado menores taxas de translocação e maior acúmulo de sacarose nas folhas (FARRAR & FARRAR, 1987). Tais estudos têm demonstrado que o nível de irradiância por si só é um fator importante na alocação de assimilados entre diferentes órgãos, assim como demonstrado em estudos de partição de biomassa (DI BENEDETTO & COGLIATTI, 1990; MÉTHY *et al.*, 1990; MESSIER, 1992). Segundo CORRÉ (1983), estas respostas à baixa irradiância são conseqüência do suprimento limitado de energia sob esta condição, concordando com modelos de partição de biomassa que assumem que a deficiência de carboidratos resulta na retenção destes na parte aérea (WILSON, 1988; HILBERT & REYNOLDS, 1992; MINCHIN *et al.*, 1994). No entanto, alguns estudos têm também demonstrado que a qualidade espectral da radiação pode ser importante em controlar a partição de fotoassimilados, com baixas razões vermelho/vermelho-extremo aumentando o particionamento de biomassa para a parte aérea em plantas de trigo (KASPERBAUER & KARLEN, 1986), soja (KASPERBAUER, 1987), tabaco (KASPERBAUER, 1988), rabanete (KEILLER & SMITH, 1989) e algodão (KASPERBAUER & HUNT, 1992). Em soja e algodão, foi demonstrado que o aumento da alocação de biomassa para a parte aérea induzido por exposições a vermelho-extremo no final do dia pode ser revertido por exposições subsequentes ao vermelho, demonstrando o envolvimento do sistema fitocromo no mecanismo que regula o particionamento de fotoassimilados (KASPERBAUER, 1987; KASPERBAUER & HUNT, 1992). Dentro deste contexto, aumentos da atividade da sacarose-fosfato-sintase - enzima chave na regulação da partição entre amido e sacarose nas folhas - têm sido detectados em plantas tratadas com baixas razões vermelho/vermelho-extremo (KEILLER & SMITH, 1989) ou com exposições ao vermelho-extremo no final do dia (YANOVSKY *et al.*, 1995). Consistentemente com estas observações, foi

também relatado que plantas de tabaco submetidas a tratamento com vermelho-extremo no final do dia apresentaram grãos de amido menores e em menor quantidade nos cloroplastos e maior concentração de açúcares nas folhas (KASPERBAUER & HAMILTON, 1984). Esta resposta assim como a de aumento de atividade da enzima sacarose-fosfato-sintase induzidas por vermelho-extremo também são revertidas por vermelho, indicando o envolvimento direto do fitocromo na partição do carbono em plantas (KASPERBAUER & HAMILTON, 1984; YANOVSKY *et al.*, 1995).

O objetivo deste trabalho foi verificar e comparar padrões de distribuição a curto termo de ^{14}C -assimilados em plantas jovens de espécies arbóreas tropicais, além de verificar a influência de sombreamento natural sobre os mesmos.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Materiais vegetais

O estudo foi conduzido com as seguintes espécies: *Cecropia glazioui*, *Schizolobium parahyba*, *Chorisia speciosa*, *Myroxylon peruiferum* e *Hymenaea courbaril*. As sementes destas espécies foram coletadas na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP e/ou nas proximidades da Reserva (*H. courbaril*), no campus da Universidade Estadual de Campinas, SP (*M. peruiferum*), área urbana de Campinas (*C. speciosa*) e município de Peruíbe (*C. glazioui*). Informações a respeito de ambientes de ocorrência e estádios sucessionais destas espécies foram apresentadas na Tabela 1.2.

2.2. Obtenção das plantas

Plântulas foram obtidas a partir de sementes, as quais foram colocadas para germinar em placas de Petri ou caixas gerbox forradas com duas folhas de papel de filtro umedecido com água destilada e mantidas sob luz branca constante ($3,2\text{W.m}^{-2}$) a 25°C em câmaras FANEM 347F. Sementes de *S. parahyba* e *H. courbaril* foram previamente escarificadas em esmeril; sementes de *C. speciosa* foram previamente escarificadas com uma pequena incisão no tegumento com auxílio de bisturi. Após a germinação, as plântulas foram transferidas para bandejas com terra e mantidas em casa de vegetação para o seu estabelecimento.

2.3. Condições experimentais

As plântulas estabelecidas em casa de vegetação foram transplantadas para sacos de mudas contendo aproximadamente 3,5L de terra coletada da Reserva Municipal de Santa Genebra. A análise química da terra está apresentada no Apêndice (Tabela 8.1). As plantas foram divididas em três lotes, um dos quais permaneceu em casa de vegetação. Os outros dois lotes foram transferidos para a Reserva Municipal de Santa Genebra. Um lote foi mantido no interior da mata, em condição de sombreamento natural imposto pela cobertura vegetal, enquanto o outro foi mantido em área externa à mata, sob radiação solar plena. Os espectros de radiação solar no exterior e interior da mata e em casa de vegetação estão mostrados no Apêndice (Figs. 8.1 a 8.4; Fig. 8.6), onde também são apresentados os valores de porcentagem de redução da intensidade de radiação sob a condição de sombreamento e as razões vermelho/vermelho-extremo da radiação (Tabelas 8.2 e 8.3). No caso das plantas mantidas sob radiação plena, os sacos de mudas foram alojados em valas abertas no solo para evitar o aquecimento excessivo do sistema radicular. A irrigação das plantas mantidas no tratamento de radiação plena foi diária, ao passo que as plantas do interior foram irrigadas sempre que necessário. A Tabela 5.1 especifica as idades das plantas na transferência para as condições experimentais e o tempo de cultivo sob os tratamentos, após os quais foi avaliada a translocação de compostos de carbono nas plantas, utilizando-se tratamentos com carbonato de bário marcado ($Ba^{14}CO_3$) e com ^{14}C -sacarose.

Tabela 5.1 - Especificação das idades das plantas das espécies estudadas na transferência para as condições experimentais e dos tempos de cultivo nos experimentos destinados à avaliação de translocação de compostos de carbono nas plantas. CV = casa de vegetação; RP = radiação plena; SN = sombreamento natural.

Espécies	Idade na transferência (dias)	Tempo de cultivo sob as condições experimentais (dias)			
		Experimento com $Ba^{14}CO_3$		Experimento com ^{14}C -sacarose	
		CV	RP / SN	CV	RP / SN
<i>Cecropia glazioui</i>	62	-	-	133	135
<i>Schizolobium parahyba</i>	41	105	107	131	135
<i>Chorisia speciosa</i>	40	100	-	-	-
<i>Myroxylon peruiferum</i>	48	110	114	143	148
<i>Hymenaea courbaril</i>	48	98	106	142	145

2.4. Avaliação da translocação de compostos de carbono

2.4.1. Tratamento com carbonato de bário marcado ($Ba^{14}CO_3$)

Para a incorporação de $^{14}CO_2$, a última folha expandida de cada planta foi englobada em saco plástico de dimensões 40 X 60cm (35 X 50cm no caso de plantas de *M. peruiferum*), no interior do qual foram misturados 200 μ L, correspondentes a 2 μ Ci (74kBq), de $Ba^{14}CO_3$ (atividade específica = 45mCi/mmol) e 1mL de HCl 0,1N. As plantas foram assim expostas à radiação solar plena das 7:30hs às 10:00hs em dias de céu claro. Para as plantas cultivadas em casa de vegetação,

uma coleta foi feita imediatamente após o término do tratamento (0h) e uma segunda coleta foi feita após 24h. Para as plantas cultivadas sob as condições de radiação plena e sombreamento natural, uma única coleta foi realizada após 24h.

Para o tratamento de incorporação de $^{14}\text{CO}_2$ nas plantas cultivadas na Reserva Municipal de Santa Genebra, estas foram trazidas para o campus da Universidade Estadual de Campinas no final da tarde do dia anterior ao tratamento. Após o término do tratamento, as plantas foram retornadas às respectivas condições experimentais na Reserva, onde permaneceram por 24h, sendo então realizada a coleta.

Para a coleta de 0h e 24h, foram utilizadas, respectivamente, repetições de 3 e 5 plantas por tratamento. Em cada caso, 2 plantas não tratadas foram coletadas como controle.

2.4.2. Tratamento com ^{14}C -sacarose

Para o tratamento com ^{14}C -sacarose, 10 μL , correspondentes a 0,5 μCi (18,5kBq) de ^{14}C -sacarose (atividade específica = 8,2mCi/mmol), foram aplicados, com auxílio de microcapilar, no pecíolo da última folha expandida de cada planta mantida sob sua condição experimental. Em *C. glazioui* e *H. courbaril*, a aplicação se deu próximo ao ponto de inserção do pecíolo com a lâmina foliar; em *S. parahyba* e *M. peruiiferum*, a aplicação foi feita próximo à inserção do pecíolo com o caule. A aplicação foi feita às 9:00hs e a coleta das plantas foi efetuada após 24h. Foram utilizadas repetições de 5 plantas; 2 plantas não tratadas foram coletadas como controle.

2.4.3. Processamento do material coletado

Após as coletas, tanto nos experimentos com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ quanto nos experimentos com ^{14}C -sacarose, as plantas foram separadas nas seguintes partes: folha tratada, parte aérea acima da folha tratada, folhas abaixo da tratada, caule abaixo da folha tratada e raiz. O material foi seco em estufa a 80°C por 48h ou em forno de microondas até peso constante e a massa da matéria seca foi determinada em balança digital ou analítica. O material vegetal seco foi reduzido a farinha em moinho de bola.

2.4.4. Determinação da radioatividade

As amostras secas - 1 a 100mg - foram misturadas a 10mL de solução de cintilação, 0,5mL de etanol absoluto e 0,4g de CAB-O-SIL e a radioatividade foi contada em contador de cintilação líquida, tendo sido utilizadas duas repetições por amostra. A solução de cintilação utilizada consistiu em 1L tolueno: 5g PPO (2,5-diphenyloxazole scintillation grade): 100mg POPOP {1,4-bis-[2-(4-methyl-5-phenyloxazolyl)]-benzene scintillation grade}.

Para a correção do “quenching” ocasionado pela cor das amostras, foram adicionados 10 μL , correspondentes a 0,1 μCi (3,7kBq), de uma solução de $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$, de leitura de radioatividade previamente determinada, em frascos contendo amostras-controle não radioativas. Neste caso, foram utilizadas três repetições por amostra. Tal procedimento possibilitou o cálculo da porcentagem de eficiência de leitura em cada caso e a posterior correção dos valores.

2.5. Análise estatística

Para comparação entre os tratamentos, foi utilizado teste t de Student a nível de 5% de probabilidade (PIMENTEL-GOMES, 1990), após transformação dos valores em porcentagem para arco-seno \sqrt{p} . Os resultados das análises estão apresentados nas tabelas e figuras através de letras. Os valores seguidos pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si.

3. RESULTADOS

3.1. Plantas cultivadas em casa de vegetação

Plantas de *C. glazioui* tratadas com ^{14}C -sacarose retiveram, após 24h do tratamento, grande parte - cerca de 90% - do ^{14}C incorporado na folha tratada, com pequena proporção tendo sido detectada nas demais partes da planta (Fig. 5.1).

Em plantas de *S. parahyba* tratadas com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$, a coleta realizada imediatamente após o término do tratamento revelou grande proporção de radioatividade presente na folha tratada e na porção do caule abaixo desta (Fig. 5.2A). Após 24h, pode ser observada a translocação dos ^{14}C -assimilados, com diminuição da porcentagem de radioatividade presente na folha tratada, acompanhada de aumentos na parte aérea acima desta e na raiz. Embora a porcentagem de radioatividade presente na porção do caule abaixo da folha tratada não tenha aumentado significativamente após 24h, o caule se destacou pela grande proporção de radioatividade retida. Em folhas presentes abaixo da tratada, radioatividade praticamente não foi detectada (Fig. 5.2A). Em plantas tratadas com ^{14}C -sacarose, embora a translocação de ^{14}C -compostos tenha sido menor, com maior quantidade retida na folha tratada, o padrão de distribuição de ^{14}C foi semelhante, com a parte do caule abaixo da folha tratada apresentando a maior proporção de radioatividade (Fig. 5.2B).

Em *C. speciosa*, a coleta realizada imediatamente após tratamento com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ revelou grande porcentagem de radioatividade na folha tratada e pequena proporção no caule abaixo desta (Fig. 5.3). Após 24h, os ^{14}C -assimilados foram translocados para caule e raízes, estas apresentando

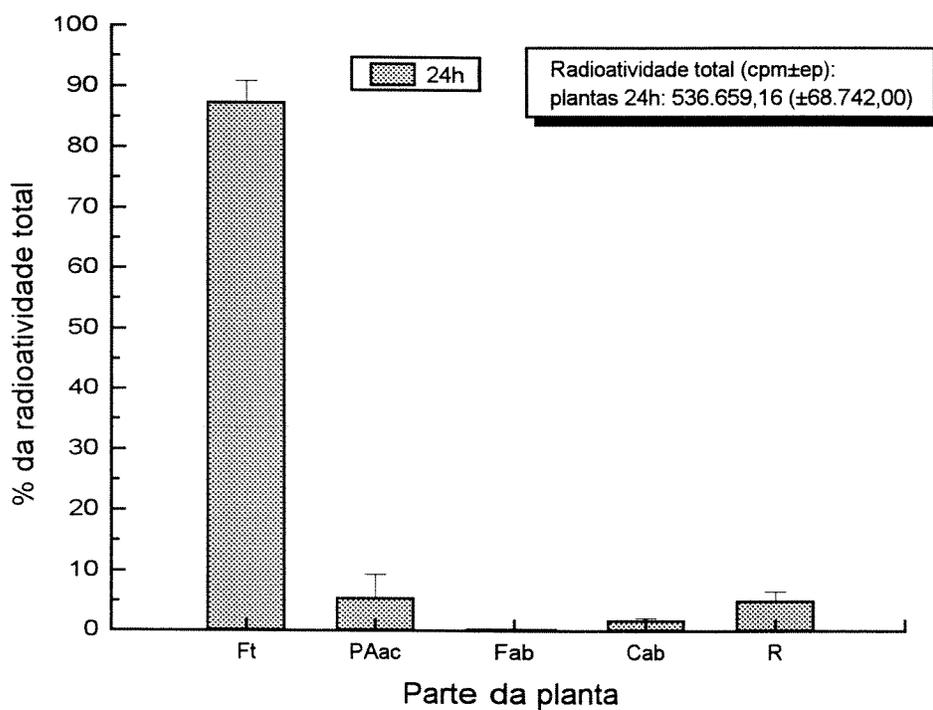


Fig 5.1 - Distribuição de ^{14}C -compostos em plantas de *Cecropia glazioui* cultivadas em casa de vegetação. Incorporação de ^{14}C por tratamento com ^{14}C -sacarose. Ft= folha tratada; PAac= parte aérea acima da folha tratada; Fab= folhas abaixo da tratada; Cab= caule abaixo da folha tratada; R= raiz. Barras representam erro-padrão.

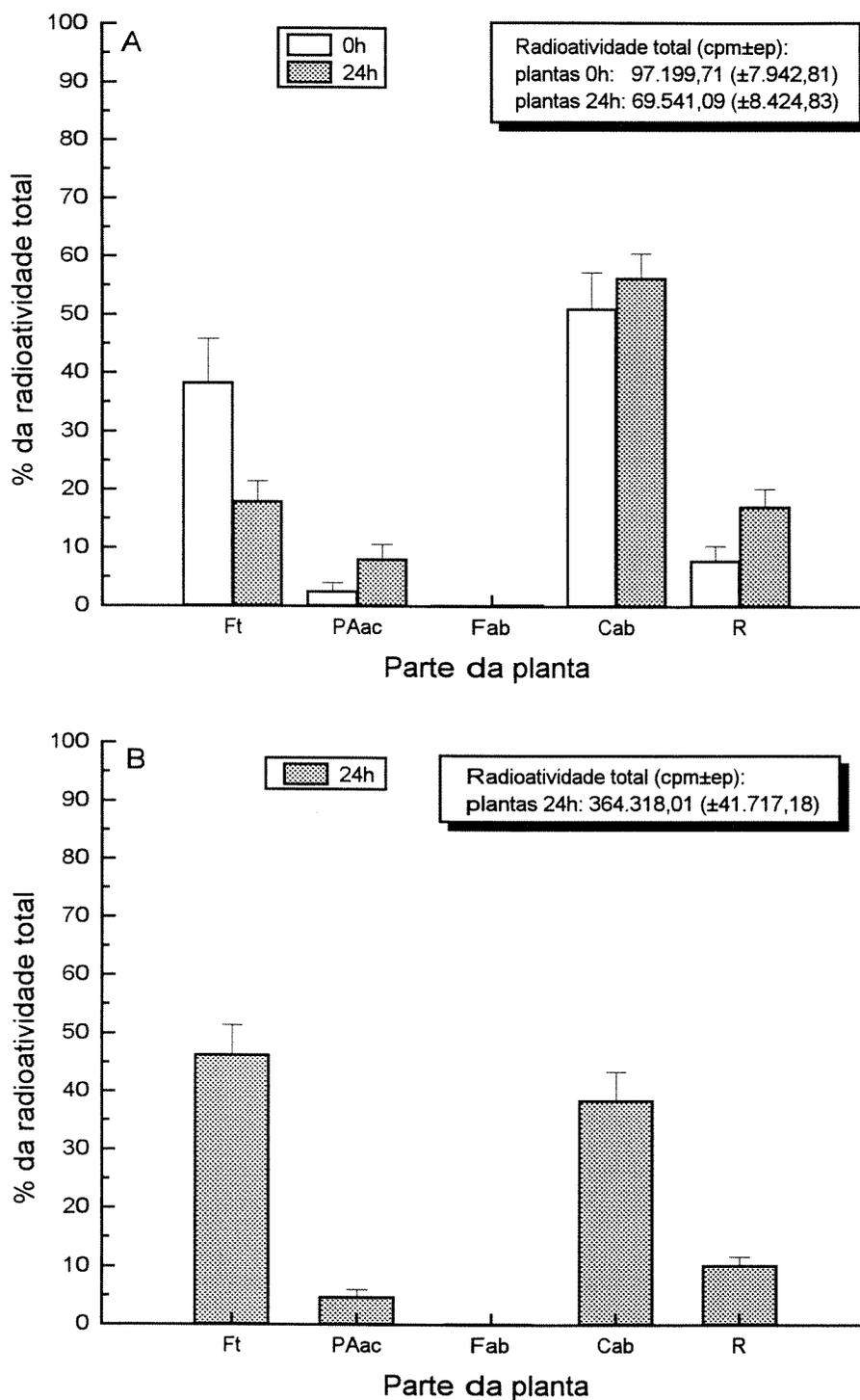


Figura 5.2 - Distribuição de ^{14}C -compostos em plantas de *Schizolobium parahyba* cultivadas em casa de vegetação. Incorporação de ^{14}C por tratamento com A) $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ e B) ^{14}C -sacarose. Ft= folha tratada; PAac= parte aérea acima da folha tratada; Fab= folhas abaixo da tratada; Cab= caule abaixo da folha tratada; R= raiz. Barras representam erro-padrão (ep).

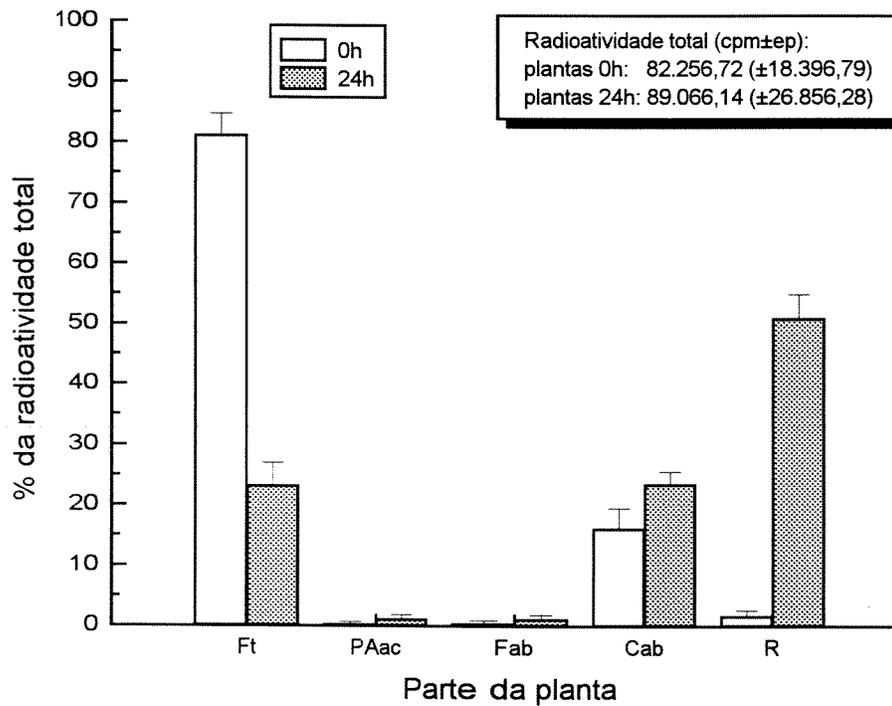


Figura 5.3 - Distribuição de ^{14}C -compostos em plantas de *Chorisia speciosa* cultivadas em casa de vegetação. Incorporação de ^{14}C por tratamento com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$. Ft= folha tratada; PAac= parte aérea acima da folha tratada; Fab= folhas abaixo da tratada; Cab= caule abaixo da folha tratada; R=raiz. Barras representam erro-padrão (ep).

mais de 50% da radioatividade detectada. Em amostras da parte aérea acima da folha tratada e também em amostras de folhas abaixo da tratada, radioatividade praticamente não foi detectada (Fig. 5.3).

Tanto em plantas de *M. peruiferum* quanto de *H. courbaril* tratadas com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$, o padrão de distribuição de ^{14}C -assimilados logo após o término do tratamento repetiu o observado em *C. speciosa*, com grandes quantidades presentes na folha tratada e pequena proporção na região do caule abaixo desta (Fig. 5.4A, 5.5A). Em *M. peruiferum*, cerca de 60% da radioatividade permaneceu na folha tratada mesmo após 24h de translocação, tendo sido o restante distribuído mais ou menos uniformemente entre raízes, parte aérea acima e caule abaixo da folha tratada. Em folhas abaixo da tratada, radioatividade não foi detectada (Fig. 5.4A). Padrão de distribuição de ^{14}C -compostos em plantas tratadas com ^{14}C -sacarose foi semelhante, a não ser por uma menor contribuição de raiz para a radioatividade total (Fig. 5.4B). Em plantas de *H. courbaril*, após 24h do tratamento com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$, cerca de 40% dos ^{14}C -assimilados permaneceram na folha tratada, com o restante tendo sido detectado no caule. Níveis de radioatividade em raízes, folhas abaixo e parte aérea acima da folha tratada foram bastante baixos (Fig. 5.5A). Nas plantas em que ^{14}C -sacarose foi aplicada, cerca de 50% dos ^{14}C -compostos permaneceram na folha tratada, tendo sido o restante detectado principalmente no caule e folhas abaixo da folha tratada; nas demais partes, porcentagens muito baixas foram apresentadas (Fig. 5.5B).

A Tabela 5.2 apresenta dados de distribuição de ^{14}C -compostos e de matéria seca entre parte aérea e raiz nas plantas das diversas espécies. Em *C. glazioui* e *C. speciosa*, sistema aéreo e radicular contribuíram com cerca de 50% cada um para a matéria seca total da planta, ao passo

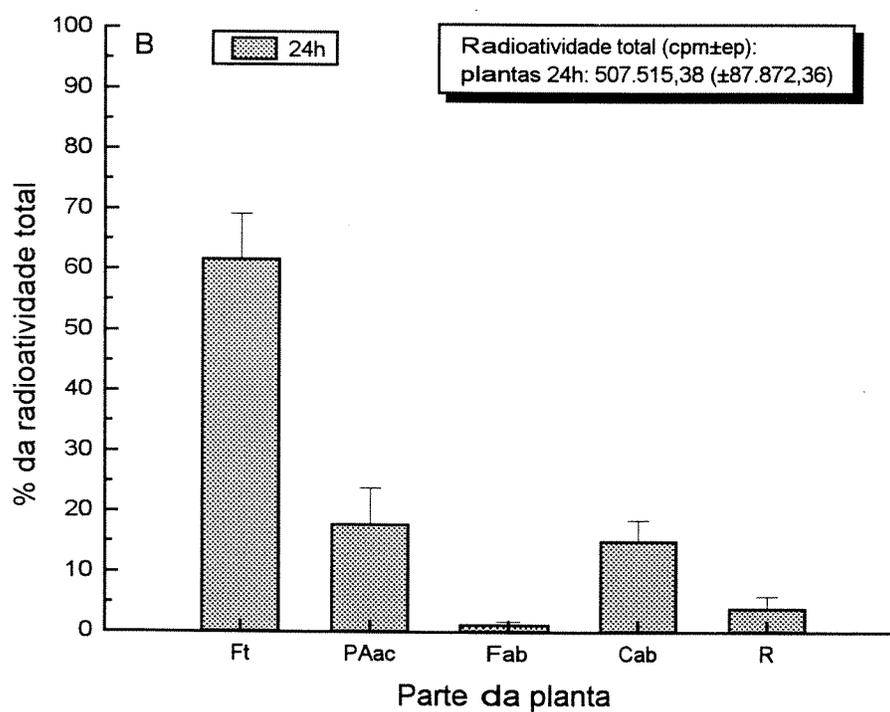
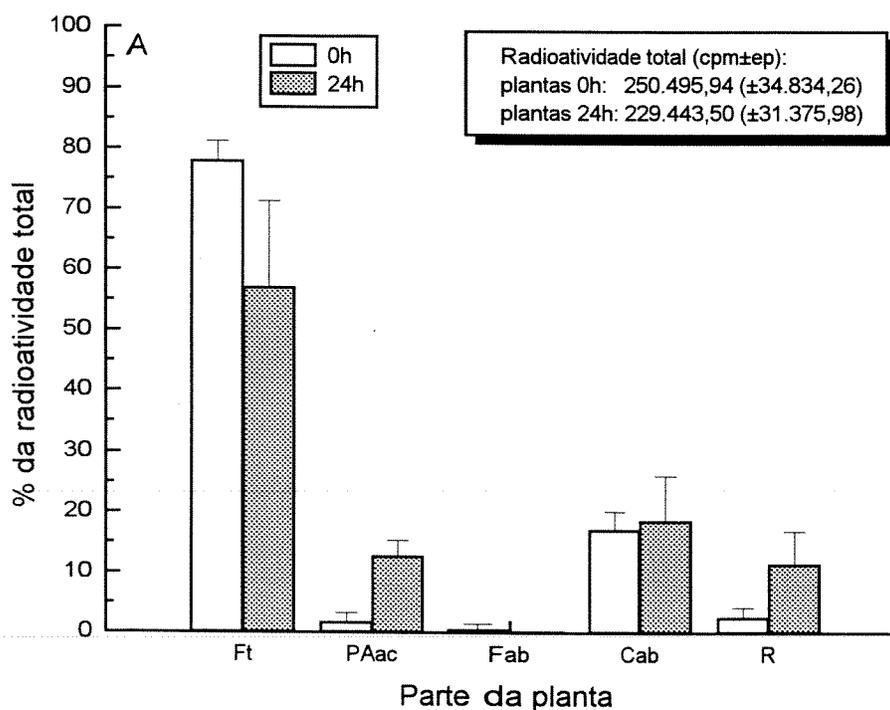


Figura 5.4 - Distribuição de ^{14}C -compostos em plantas de *Myroxylon peruiferum* cultivadas em casa de vegetação. Incorporação de ^{14}C por tratamento com A) $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ e B) ^{14}C -sacarose. Ft= folha tratada; PAac= parte aérea acima da folha tratada; Fab= folhas abaixo da tratada; Cab= caule abaixo da folha tratada; R=raiz. Barras representam erro-padrão (ep).

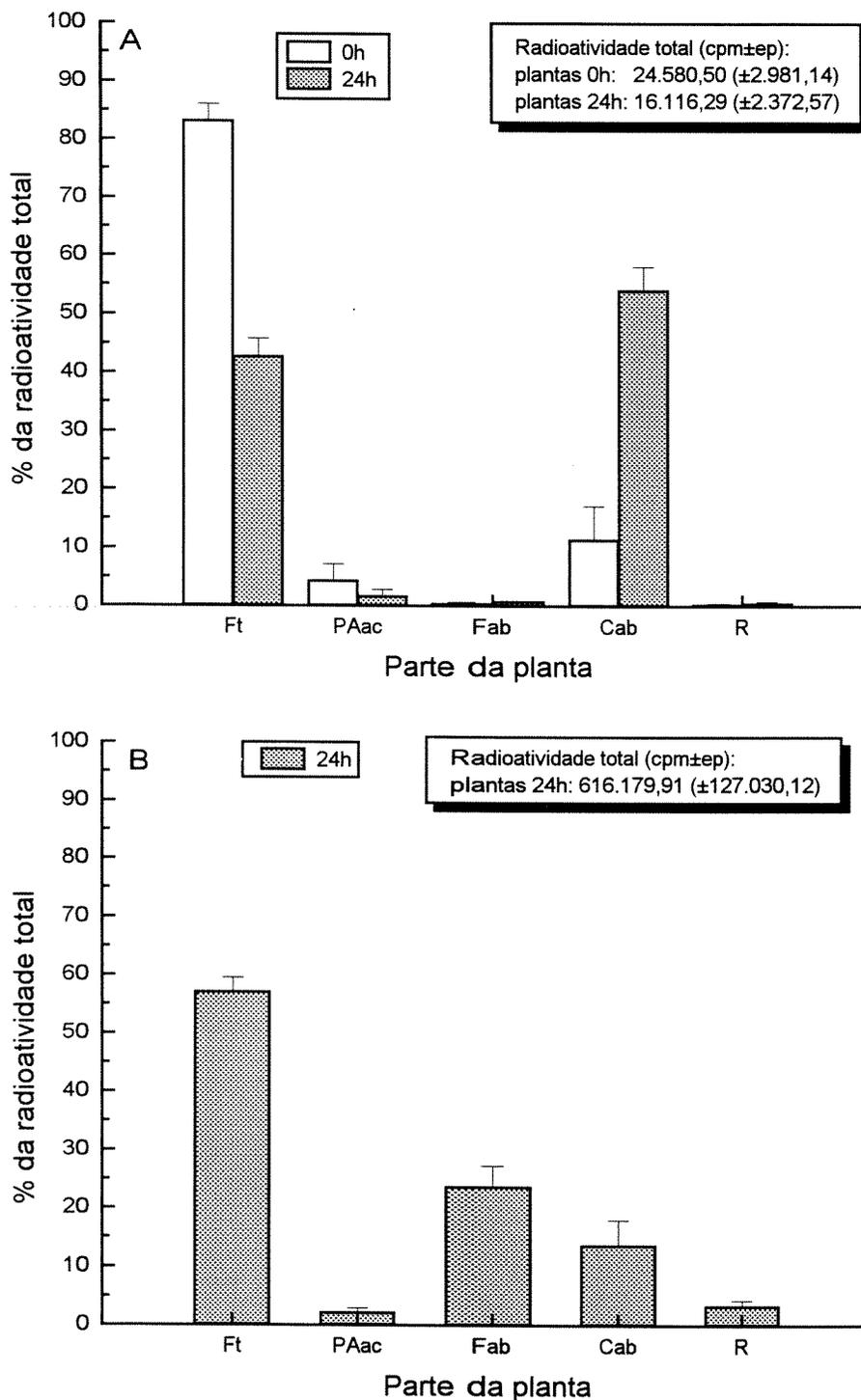


Fig 5.5 - Distribuição de ^{14}C -compostos em plantas de *Hymenaea courbaril* cultivadas em casa de vegetação. Incorporação de ^{14}C por tratamento com A) $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ e B) ^{14}C -sacarose. Ft= folha tratada; PAac= parte aérea acima da folha tratada; Fab= folhas abaixo da tratada; Cab= caule abaixo da folha tratada; R= raiz. Barras representam erro-padrão.

Tabela 5.2 - Distribuição de ^{14}C -compostos e de matéria seca entre parte aérea e raiz de plantas das espécies estudadas cultivadas em casa de vegetação e tratadas com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ e ^{14}C -sacarose. Coleta das plantas após 24h do tratamento.

Espécies	$\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$				^{14}C -sacarose			
	% Radioatividade		% Matéria seca		% Radioatividade		% Matéria seca	
	Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz
<i>Cecropia glaziovii</i>	-	-	-	-	94,9(±1,6)	5,1(±1,6)	51,6(±1,4)	48,4(±1,4)
<i>Schizolobium parahyba</i>	82,9(±3,1)	17,1(±3,1)	62,7(±2,4)	37,3(±2,4)	89,7(±1,5)	10,3(±1,5)	63,2(±1,6)	36,8(±1,6)
<i>Chorisia speciosa</i>	49,0(±4,0)	51,0(±4,0)	55,2(±1,6)	44,8(±1,6)	-	-	-	-
<i>Myroxylon peruiferum</i>	88,6(±5,5)	11,4(±5,5)	75,2(±1,9)	24,8(±1,9)	96,0(±2,0)	4,0(±2,0)	80,7(±3,7)	19,3(±3,6)
<i>Hymenaea courbaril</i>	99,3(±0,2)	0,7(±0,2)	74,7(±2,7)	25,3(±2,7)	96,6(±0,9)	3,4(±0,9)	74,9(±2,2)	25,1(±2,2)

que nas demais espécies, observou-se maior contribuição da parte aérea. À exceção de *C. speciosa*, em que a radioatividade se apresentou igualmente distribuída entre raiz e parte aérea, nas demais espécies, houve uma tendência significativa de retenção de ^{14}C -compostos na parte aérea em detrimento de raiz.

3.2. Plantas cultivadas sob condições de radiação plena e sombreamento natural

O padrão de distribuição de ^{14}C -compostos em plantas de *C. glazioui* tratadas com ^{14}C -sacarose foi bastante semelhante para plantas cultivadas sob radiação plena e sob sombreamento natural, com diferenças estatisticamente significativas apenas na porcentagem de radioatividade detectada em raízes, a qual se mostrou menor para plantas cultivadas sob sombreamento (Fig. 5.6). Assim como no caso de plantas cultivadas em casa de vegetação, grande parte da radioatividade incorporada permaneceu na folha tratada, com pequena porcentagem sendo translocada após 24h do tratamento (Fig. 5.6).

Em *S. parahyba*, plantas cultivadas sob sombreamento natural apresentaram menor quantidade de ^{14}C -assimilados presentes na porção do caule abaixo da folha tratada e nas raízes, com tendência de aumento, embora não significativa, na folha tratada, na parte aérea acima desta e no restante das folhas localizadas abaixo da tratada (Fig. 5.7A). Em plantas tratadas com ^{14}C -sacarose, este padrão de distribuição foi mais nítido, com plantas cultivadas sob sombreamento apresentando reduções significativas nas porcentagens presentes nas raízes e porção do caule abaixo da folha tratada, acompanhadas de aumentos também significativos nas porcentagens presentes na folha tratada e parte aérea acima desta. No restante das folhas, localizadas abaixo da

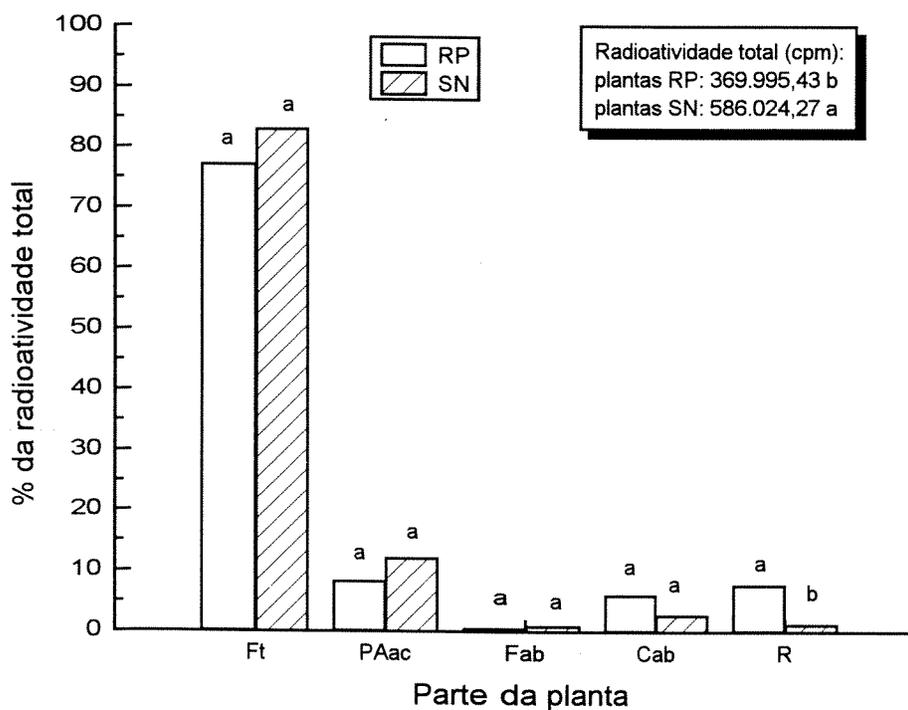


Figura 5.6 - Distribuição de ^{14}C -compostos em plantas de *Cecropia glazioui* cultivadas sob condições de radiação plena (RP) e sombreamento natural (SN). Incorporação de ^{14}C por tratamento com ^{14}C -sacarose e coleta das plantas após 24h do tratamento. Ft= folha tratada; PAac= parte aérea acima da folha tratada; Fab= folhas abaixo da tratada; Cab = caule abaixo da folha tratada; R= raiz.

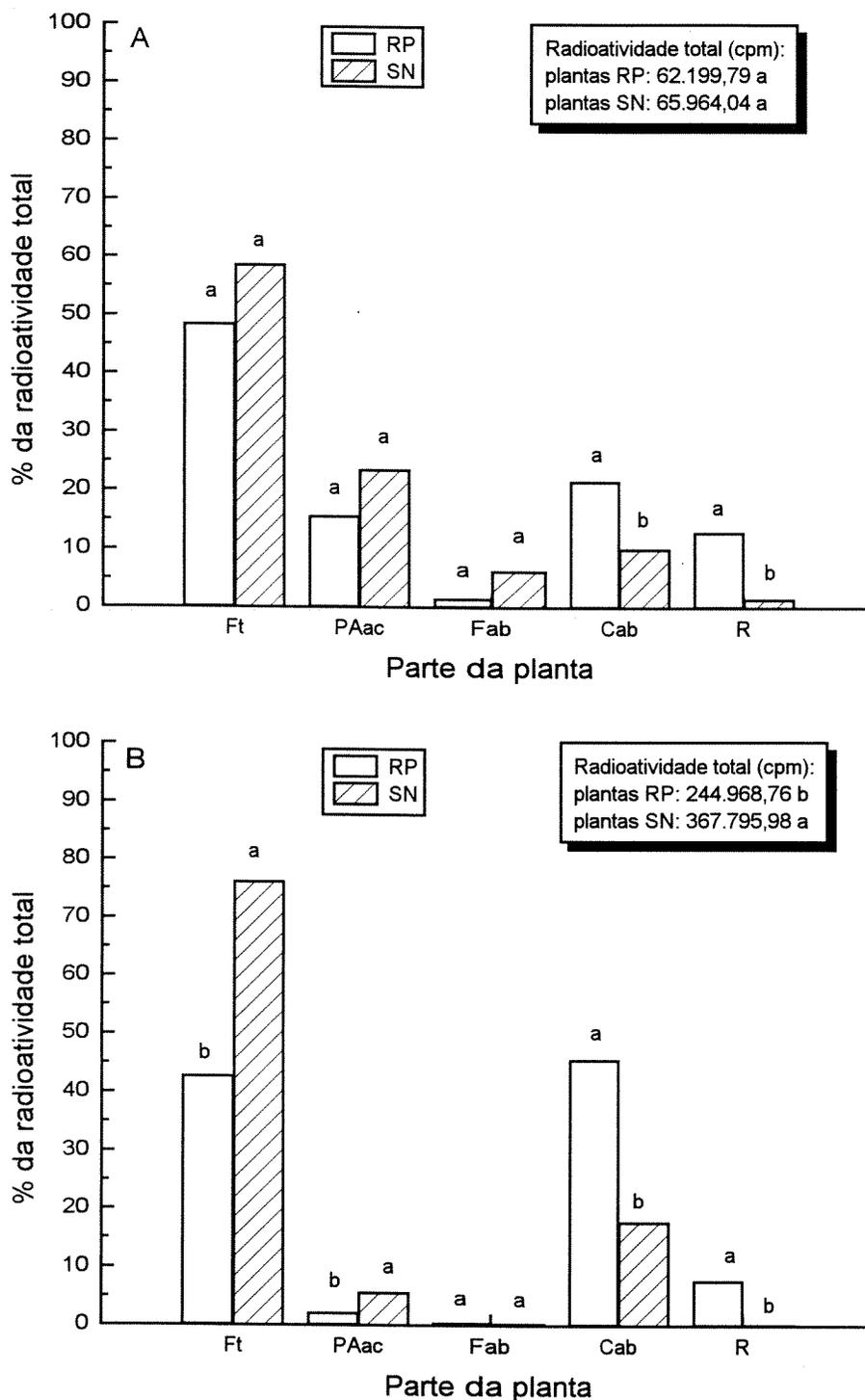


Figura 5.7 - Distribuição de ^{14}C -compostos em plantas de *Schizolobium parahyba* cultivadas sob condições de radiação plena (RP) e sombreamento natural (SN). Incorporação de ^{14}C por tratamento com A) $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ e B) ^{14}C -sacarose e coleta das plantas após 24h do tratamento. Ft= folha tratada; PAac= parte aérea acima da folha tratada; Fab=folhas abaixo da tratada; Cab= caule abaixo da folha tratada; R= raiz.

tratada, praticamente não foi detectada nenhuma radioatividade em nenhum dos tratamentos (Fig. 5.7B).

Em *M. peruiferum*, duas tendências distintas foram observadas. Quando a incorporação de ^{14}C foi efetuada por meio de tratamento com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$, as plantas cultivadas sob radiação plena apresentaram grande translocação para o sistema radicular, ao passo que, nas plantas cultivadas sob sombreamento, grande proporção dos ^{14}C -assimilados ficaram retidos na folha, com translocação comparativamente menor para parte aérea acima da folha tratada e raízes (Fig. 5.8A). Quando a incorporação de ^{14}C foi feita através da aplicação de ^{14}C -sacarose, não foram observadas diferenças no padrão de distribuição entre plantas cultivadas sob radiação plena e sombreamento natural, com uma grande proporção dos ^{14}C -assimilados permanecendo na folha tratada (Fig. 5.8B).

Em *H. courbaril*, diferenças no padrão de distribuição dos ^{14}C -assimilados entre plantas cultivadas sob radiação plena e sob sombreamento natural não foram detectadas quando estas foram submetidas a tratamento com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ (Fig. 5.9A). Padrões observados em plantas tratadas com ^{14}C -sacarose também se mostraram semelhantes, a não ser por uma estatisticamente menor quantidade de radioatividade presente nas raízes de plantas cultivadas sob sombreamento (Fig. 5.9B).

A Tabela 5.3 apresenta dados de distribuição de ^{14}C -compostos e de matéria seca entre parte aérea e raiz nas plantas das diferentes espécies cultivadas sob condições de radiação plena e de sombreamento natural. Plantas cultivadas sob sombreamento natural apresentaram uma menor contribuição de raízes para a matéria seca total em comparação a plantas crescidas sob radiação plena, com exceção de *H. courbaril*. Plantas de *S. parahyba* utilizadas nos experimentos de

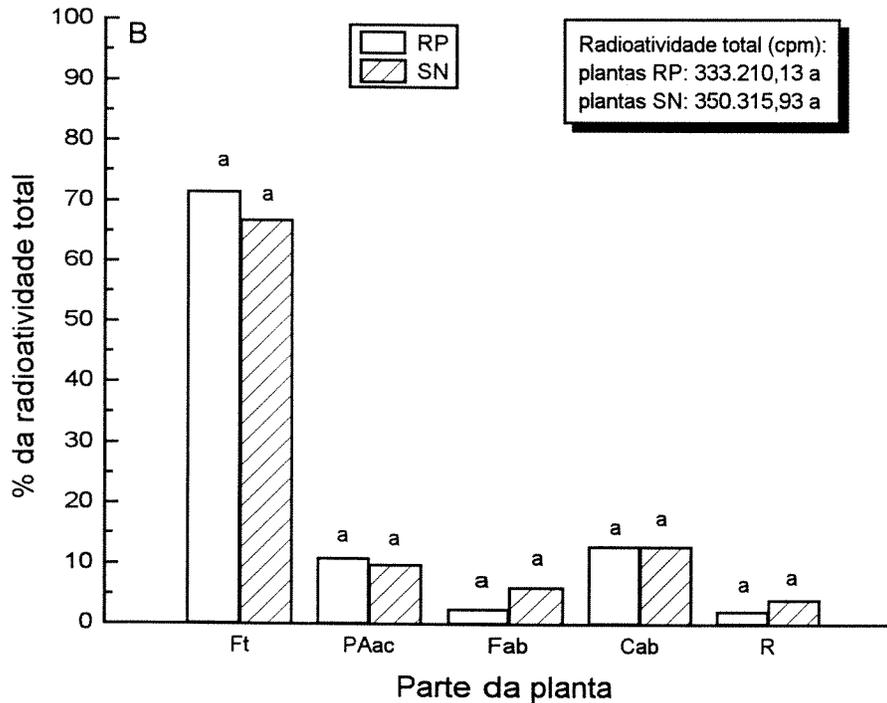
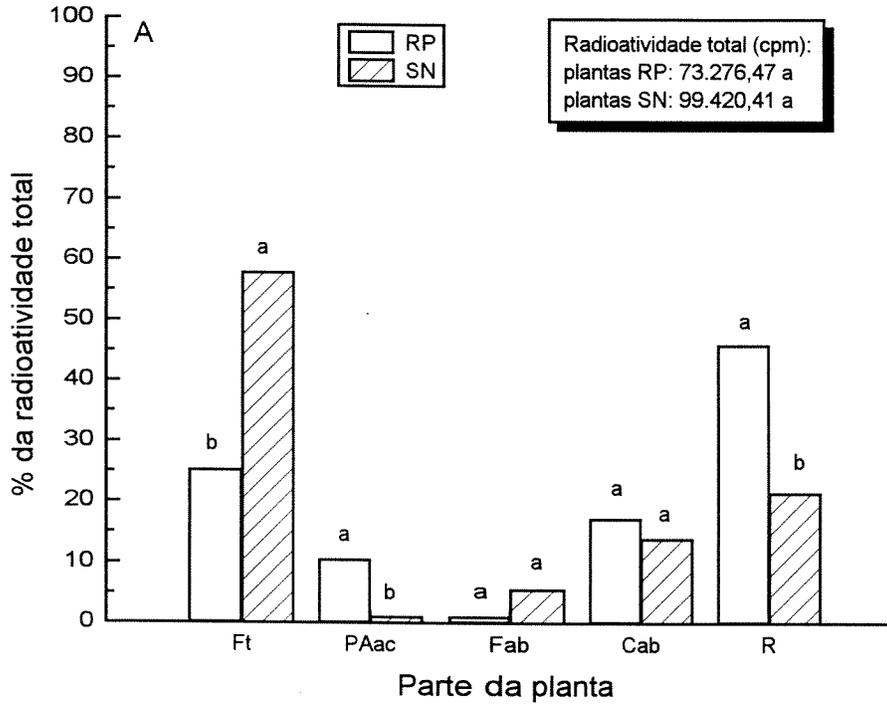


Figura 5.8 - Distribuição de ^{14}C -compostos em plantas de *Myroxylon peruiferum* cultivadas sob condições de radiação plena (RP) e sombreamento natural (SN). Incorporação de ^{14}C por tratamento com A) $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ e B) ^{14}C -sacarose e coleta das plantas após 24h do tratamento. Ft= folha tratada; PAac= parte aérea acima da folha tratada; Fab= folhas abaixo da tratada; Cab= caule abaixo da folha tratada; R= raiz.

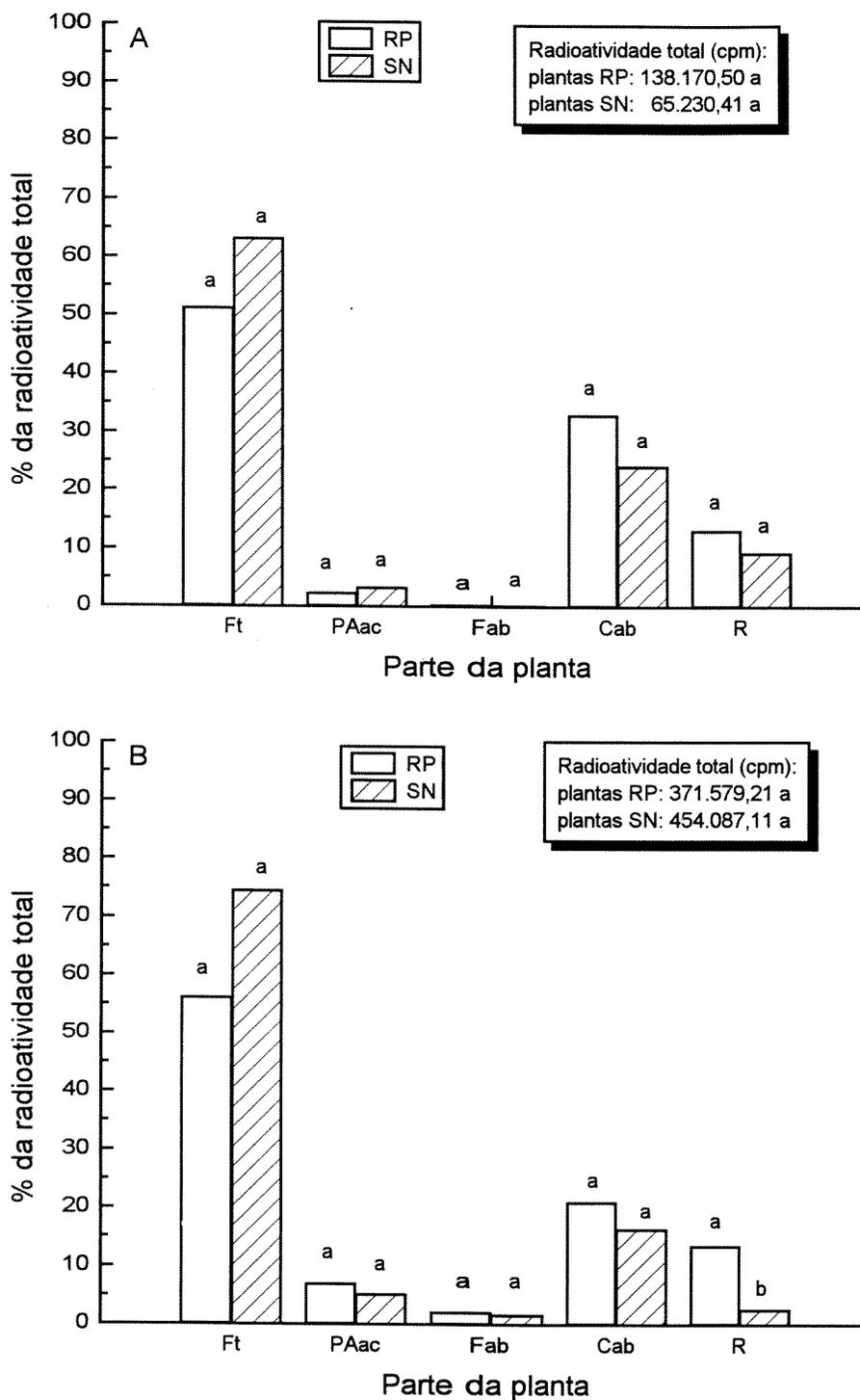


Figura 5.9 - Distribuição de ^{14}C -compostos em plantas de *Hymenaea courbaril* cultivadas sob condições de radiação plena (RP) e sombreamento natural (SN). Incorporação de ^{14}C por tratamento com A) $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ e B) ^{14}C -sacarose e coleta das plantas após 24h do tratamento. Ft= folha tratada; PAac= parte aérea acima da folha tratada; Fab= folhas abaixo da tratada; Cab= caule abaixo da folha tratada; R= raiz.

Tabela 5.3 - Distribuição de ^{14}C -compostos e de matéria seca entre parte aérea e raiz de plantas das espécies estudadas cultivadas sob condições de radiação plena (RP) e sombreamento natural (SN) e tratadas com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ e ^{14}C -sacarose. Coleta das plantas após 24h do tratamento.

Espécies	$\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$						^{14}C -sacarose					
	% Radioatividade		% Matéria seca		% Radioatividade		% Matéria seca		% Radioatividade		% Matéria seca	
	Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz
<i>Cecropia glaziovii</i>	RP	-	-	-	-	92,2b	7,8a	66,0b	34,0a			
	SN	-	-	-	-	98,7a	1,3b	80,5a	19,5b			
<i>Schizolobium parahyba</i>	RP	87,1b	12,9a	63,4b	36,6a	90,9b	9,1a	65,9a	34,1a			
	SN	98,5a	1,5b	79,4a	20,6b	99,9a	0,1b	70,8a	29,2a			
<i>Myroxylon peruiferum</i>	RP	54,0b	46,0a	61,3b	38,7a	97,8a	2,2a	62,1b	37,9a			
	SN	86,9a	13,1b	68,2a	31,8b	98,3a	1,7a	69,2a	30,8b			
<i>Hymenaea courbaril</i>	RP	86,9a	13,1a	76,3a	23,7a	86,5b	13,5a	73,0a	27,0a			
	SN	90,7a	9,3a	79,9a	20,1a	97,3a	2,7b	79,5a	20,5a			

aplicação de ^{14}C -sacarose também não apresentaram diferenças na porcentagem de contribuição do sistema radicular, embora diferenças tenham sido encontradas nas plantas utilizadas nos experimentos com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$. Na maioria dos casos, plantas cultivadas sob sombreamento apresentaram maior retenção de ^{14}C -compostos na parte aérea em detrimento da raiz. Apenas em *M. peruiferum* tratada com ^{14}C -sacarose e *H. courbaril* tratada com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$, não foram encontradas diferenças significativas nas porcentagens de ^{14}C -compostos alocados à parte aérea e raiz entre os tratamentos de radiação plena e sombreamento natural.

4. DISCUSSÃO

A verificação dos padrões de distribuição de ^{14}C -assimilados em plantas cultivadas em casa de vegetação revelou algumas diferenças entre as espécies. *C. glazioui* apresentou baixa translocação de ^{14}C -compostos, com a quase totalidade permanecendo na própria folha tratada, no período observado de 24h após tratamento, ao passo que em *S. parahyba* e *C. speciosa*, a maior parte dos compostos marcados foi exportada para outros órgãos. *M. peruiferum* e *H. courbaril*, por sua vez, retiveram cerca de metade dos compostos na folha tratada. É largamente reconhecido que a capacidade de exportação de assimilados pelas folhas é dependente de seu estágio de desenvolvimento (BEHBOUDIAN & LAI, 1995) e pode ser vista como o balanço entre a assimilação e a utilização de carbono pela própria folha (HO *et al.*, 1989). Em geral, folhas novas em desenvolvimento agem mais como consumidores de assimilados, mas à medida em que se desenvolvem passam a atuar como fontes. Em uma série de plantas herbáceas, tal transição dreno-fonte ocorre quando as folhas atingem 10 a 30% de sua área final (HO *et al.*, 1989). Em kiwi, as folhas começam a exportar assimilados quando estão 49 a 64% expandidas (LAI *et al.*, 1988). Nos experimentos aqui realizados, a translocação foi verificada a partir de folhas aparentemente totalmente expandidas, de modo que a baixa exportação, quando observada, não foi consequência de uma falta de habilidade de exportar assimilados, mas deve refletir característica intrínseca das espécies. Além disso, o período de 24h pode ter sido insuficiente para uma exportação completa dos assimilados, uma vez que há relatos, para espécies arbóreas, mostrando que período maior de tempo pode ser necessário. Em *Juglans regia*, assimilados marcados permaneceram cerca de 3 a 5 dias nas folhas-fonte antes de serem exportados (LACOINTE *et al.*, 1995). Em *Pinus resinosa*,

DICKMAN & KOSLOWSKI (1970) observaram translocação completa de assimilados após uma semana do tratamento, com cerca de 30% permanecendo nas folhas tratadas. Embora não seja possível extrapolar a exportação em períodos maiores de tempo, é nítida a diferença entre plantas de *C. speciosa* e *S. parahyba* tratadas com $Ba^{14}CO_3$ e as demais espécies, quando cultivadas em casa de vegetação. Nas duas primeiras, a alta taxa de translocação deve refletir uma alta incorporação dos assimilados em “pool” de transporte. Em *S. parahyba*, inclusive, coleta realizada imediatamente após o tratamento com $Ba^{14}CO_3$ evidenciou a presença de cerca de metade dos compostos recém-assimilados no caule. Como observado nas demais espécies, a retenção de grandes proporções do carbono fixado em folhas completamente expandidas tem sido também descrita para *Quercus rubra* (KOSLOWSKI, 1992) e *Populus deltoides* (DICKSON & LARSON, 1981), que exportaram, respectivamente, 25% e 42 a 62% dos assimilados marcados em período de 24h. Mesmo plantas de tomate apresentaram retenção de cerca de 70% do ^{14}C - assimilado no mesmo período (BEHBOUDIAN & LAI, 1995). Estes assimilados retidos podem ser utilizados para suportar maturação e espessamento foliar (DICKSON & LARSON, 1981; KOSLOWSKI, 1992) ou acumulados como reservas (DICKMAN & KOSLOWSKI, 1970).

O movimento de assimilados a partir de folhas-fonte parece seguir um padrão geral para a maioria das espécies, no qual as folhas superiores são responsáveis pelo suprimento de assimilados para a região apical e folhas novas em desenvolvimento, enquanto as inferiores transportam assimilados preferencialmente para as raízes e a parte basal do caule; folhas intermediárias parecem exportar para ambas as direções (PALIT, 1985). No caso de *C. speciosa*, no entanto, cerca de 50% dos compostos recém-assimilados pela última folha expandida foram exportados para as raízes, revelando que estas se comportam como fortes drenos. Por outro lado, a

região apical acima da folha tratada, que deve se constituir em forte dreno por se tratar de região de crescimento ativo, apresentou baixa importação de fotoassimilados. Isto poderia indicar uma menor força relativa do dreno apical; no entanto, é provável que este esteja importando assimilados de outras fontes e/ou fotoassimilados anteriormente fixados. Em *Quercus robur*, há evidências de que o desenvolvimento de novas folhas depende não somente da atividade fotossintética corrente das folhas maduras, mas de reservas armazenadas no caule (ALAOUI-SOSSÉ *et al.*, 1994). Em *S. parahyba*, tanto raízes quanto região apical, que representam os principais drenos durante o crescimento vegetativo, importaram fotoassimilados da folha tratada. No entanto, grande proporção de ^{14}C -compostos foi retida no caule. Em *H. courbaril*, o caule também mostrou a retenção da quase totalidade dos compostos marcados exportados pela folha em plantas tratadas com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$. Em plantas tratadas com ^{14}C -sacarose, tal padrão pode ter sido mascarado pela importação de assimilados pelas folhas abaixo da tratada. Em *M. peruiferum*, porcentagens significativas também foram encontradas no caule. Em plantas lenhosas, de fato, o caule pode se constituir em dreno que compete por fotoassimilados disponíveis, os quais podem ser utilizados no crescimento cambial (KOSLOWSKI, 1992) e convertidos a compostos estruturais e de reserva, embora parte dos ^{14}C -compostos detectada possa representar carboidratos em trânsito no floema (DICKMAN & KOSLOWSKI, 1970). Armazenamento de carboidratos ao longo do caminho de transporte entre fonte e dreno, assim como na própria folha, pode ser importante como tampão temporário contra as flutuações diurnas na disponibilidade de fotoassimilados (WARDLAW, 1990). A não ser no caso de *H. courbaril* cultivada em casa de vegetação e tratada com ^{14}C -sacarose, folhas abaixo da tratada praticamente não importaram assimilados. De fato, folhas maduras com crescimento completo não importam assimilados (MILBURN &

KALLARACKAL, 1989), o que as impede de se tornarem drenos mesmo quando ficam abaixo do ponto de compensação (KOSLOWSKI, 1992). No entanto, em algumas espécies, como tomate, folhas maduras apresentam capacidade de importação e subsequente reexportação de carbono (BEHBOUDIAN & LAI, 1995).

Em relação a dados de partição de biomassa, *C. glazioui* e *C. speciosa* apresentaram praticamente igual contribuição da raiz e da parte aérea para a matéria seca total da planta; nas demais espécies, foi constatada maior contribuição de parte aérea. A não ser em *C. glazioui*, em que a taxa muito baixa de translocação resultou em retenção da quase totalidade de assimilados na parte aérea, a tendência de partição de ^{14}C -assimilados acompanhou a tendência de partição de biomassa, com *C. speciosa* apresentando cerca de 50% dos ^{14}C -compostos na raiz e cerca de 50% na parte aérea e as demais espécies retendo maior quantidade na parte aérea, embora em proporções maiores que as observadas em relação à biomassa. Cabe ressaltar entretanto que as proporções de ^{14}C -assimilados particionados podem se modificar se forem levados em conta um maior tempo de translocação e a soma de assimilados da planta inteira e não somente da última folha expandida.

Com relação a efeitos de sombreamento, foi observada, de modo geral, uma redução na translocação de ^{14}C -assimilados às raízes e aumento de alocação à parte aérea, consistente com proposições de que, sob condições limitantes de luz em que suprimento de fotoassimilados é reduzido, uma maior proporção do carbono incorporado fica retido na parte aérea (WILSON, 1988; MINCHIN *et al.*, 1994). Estas respostas apenas não foram observadas em plantas de *H. courbaril* e *M. peruiferum*, tratadas respectivamente com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ e ^{14}C -sacarose. Diferenças no padrão de distribuição de ^{14}C -compostos por vezes observadas entre plantas tratadas com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$

e ^{14}C -sacarose podem ser consequência das diferentes metodologias, que resultaram, inclusive, em diferentes níveis de ^{14}C -compostos totais, ou de diferentes idades das plantas utilizadas. Em *Chorchorus olitorius*, os assimilados podem ser canalizados para diferentes órgãos em plantas com diferentes idades (PALIT, 1985). Na maioria dos casos, os dados de alocação de assimilados foram consistentes com respostas observadas de alocação de biomassa. As discrepâncias existentes em alguns casos entre dados de alocação de biomassa e de ^{14}C -assimilados podem ser consequência do fato de se estar analisando translocação a partir de uma única folha-fonte, ao passo que as demais folhas estão simultaneamente contribuindo para a manutenção de um balanço de carbono a nível de planta inteira. Tem sido relatado em alguns estudos que níveis de irradiância reduzidos ocasionam maior retenção de ^{14}C -assimilados nas folhas. Retenção significativamente maior foi observada em folhas de *S. parahyba* e *M. peruiferum*, tratadas respectivamente com ^{14}C -sacarose e $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$, embora valores maiores, mas não estatisticamente significativos, estiveram presentes também em outros casos. Maior retenção de assimilados pode ser resultado de limitações estruturais à translocação de assimilados em folhas de sombra (TURNBULL *et al.*, 1993). Estas apresentam-se caracteristicamente mais finas e, entre os fatores que contribuem para sua menor espessura, inclui-se um menor tamanho do sistema de vasos (LAMBERS & POORTER, 1992), o que pode limitar a translocação para fora da folha (WARDLAW, 1990). Além disso, como o suprimento de fotossintatos em baixa irradiância é limitado, as folhas podem utilizar grande proporção dos fotoassimilados correntes para sua própria manutenção (GAWRONSKA & DWELLE, 1989). Outra possibilidade seria uma baixa demanda dos drenos por fotoassimilados (FARRAR & FARRAR, 1987), uma vez que taxas de crescimento normalmente se encontram reduzidas sob condições de sombreamento. Também não se pode

descartar efeitos das diferentes temperaturas a que as plantas estiveram sujeitas nos ambientes de exterior e interior de mata, uma vez que temperaturas podem afetar a atividade metabólica e as taxas de translocação (FARRAR & WILLIAMS, 1991).

O tratamento de sombreamento aqui imposto envolveu tanto a redução da quantidade como a alteração da qualidade da radiação. Ambos têm sido mostrados influenciar a alocação de assimilados/biomassa entre diferentes órgãos (CORRÉ, 1983; KASPERBAUER, 1987; GAWRONSKA & DWELLE, 1989; KEILLER & SMITH, 1989; GAWRONSKA *et al.*, 1990; MÉTHY *et al.*, 1990; KASPERBAUER & HUNT, 1992), de modo que é provável que ambos tenham influenciado o padrão de translocação sob as condições de sombreamento utilizadas.

Embora algumas diferenças no padrão de distribuição de ^{14}C -compostos a curto termo e algumas diferenças nas respostas ao sombreamento tenham sido observadas entre as espécies, não pode ser verificada nenhuma tendência nítida em relação à classificação sucessional das mesmas. Embora plantas de *M. peruiiferum* tratadas com ^{14}C -sacarose e de *H. courbaril* tratadas com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ não tenham apresentado diferenças no padrão de distribuição de ^{14}C -compostos sob tratamento de sombreamento em comparação com tratamento de radiação plena, o que seria consistente com a menor plasticidade apresentada por espécies tardias de sucessão (GRIME, 1983; LAMBERS & POORTER, 1992), as mesmas respostas não foram apresentadas quando as plantas de *M. peruiiferum* foram tratadas com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ e as de *H. courbaril* com ^{14}C -sacarose. Esta não repetição de padrões apresentados por plantas tratadas com $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ e ^{14}C -sacarose e também por plantas cultivadas em casa de vegetação e sob radiação plena mostra que a resposta de distribuição a curto termo de assimilados, pelo menos do modo como aqui investigada, se mostra variável. No entanto, é provável que análises da partição de carbono a nível de planta inteira

venham a refletir **diferenças** comumente observadas nos padrões de alocação de biomassa de espécies pertencentes a diferentes estádios sucessionais, bem como as diferenças de plasticidade de respostas frente a **tratamentos de sombreamento**.

VI. DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES

As tentativas de categorização de espécies em diferentes estádios sucessionais têm levado a uma série de generalizações a respeito de seus atributos fisiológicos. Comparações entre espécies iniciais e tardias são baseadas essencialmente na dicotomia adaptação sol/sombra (BAZZAZ, 1980). Dessa forma, considera-se que espécies pioneiras apresentam uma síndrome de características que lhes dão vantagem seletiva para a ocupação do nicho ecológico pioneiro, a qual inclui sementes pequenas produzidas contínua e abundantemente durante todo o ano, com baixo teor de umidade, viabilidade longa e dormência geralmente regulada por luz e/ou temperaturas alternadas, crescimento rápido, baixa razão raiz/parte aérea das plantas, alta plasticidade fenotípica, intolerância ao sombreamento, altas taxas de fotossíntese, de respiração no escuro e de transpiração, baixas resistências estomáticas, pontos de compensação de luz elevados e necessidade de alta irradiância para saturação da fotossíntese. Espécies tardias, por outro lado, apresentam características contrastantes a estas, que lhes dão vantagem no ambiente sombreado do interior das florestas (BAZZAZ, 1979; BAZZAZ & PICKET, 1980).

Os resultados obtidos, em seu conjunto, indicam realmente que, embora os extremos da seqüência sucessional possam ser identificados mais facilmente com base nestas características, existe uma série de espécies que apresentam respostas intermediárias e variáveis em relação a vários aspectos.

Assim sendo, dentre as quinze espécies estudadas, não pode ser observada uma forte correlação entre tamanho da semente e estágio sucessional das espécies, embora as três espécies mais caracteristicamente pioneiras - *S. granuloso-leprosum*, *T. micrantha* e *C. glazioui* - tenham

apresentado sementes de tamanho pequeno. Nenhuma correlação entre teor de umidade das sementes e estágio sucessional das espécies pode também ser observada. A necessidade de luz para a promoção da germinação, caracterizando resposta fotoblástica positiva, esteve presente nas sementes das pioneiras *S. granuloso-leprosum* e *C. glazioui*; em *T. micrantha*, a ocorrência de fotoblastismo positivo, embora provável, não pode ser conclusivamente demonstrada. Outras espécies pertencentes a estádios iniciais de sucessão, entretanto com sementes de maior tamanho, não apresentaram sensibilidade à luz. Fotoblastismo positivo esteve presente também nas sementes pequenas de *F. guaranitica*, espécie para a qual não foram encontradas referências sobre seu estágio sucessional. No entanto, as observações sobre a sua ocorrência tanto no interior da floresta primária quanto em formações secundárias pressupõem um certo grau de tolerância à sombra; de fato, taxas de crescimento relativo desta espécie observadas neste trabalho assemelharam-se às taxas apresentadas por outras espécies reconhecidamente de estádios tardios. Mecanismos de dormência, que não relacionados à luz, estiveram presentes de forma mais freqüente em espécies de estádios iniciais de sucessão. Sementes de *S. parahyba* apresentaram tegumento duro, impermeável à água. Tegumento duro esteve presente também em *B. forficata* subsp. *pruinosa* e *S. macranthera*, embora nestas espécies, a germinação máxima pode ser alcançada em sementes intactas, porém em período prolongado de tempo. Sementes de *T. micrantha*, *S. granuloso-leprosum* e *C. priscus* apresentaram ainda provavelmente mecanismos de dormência não identificados neste trabalho, que ocasionaram baixas porcentagens de germinação sob condições controladas. Entre as espécies reconhecidamente de estádios tardios de sucessão, apenas *H. courbaril* apresentou dormência ocasionada pela impermeabilidade do tegumento à água.

A despeito da ocorrência de fotoblastismo positivo em algumas das espécies estudadas, todas germinaram no ambiente do interior da mata, onde baixas densidades de fluxo de fótons e baixas razões vermelho/vermelho-extremo predominaram. Assim sendo, o critério de capacidade de germinação apenas em ambientes de clareiras que recebam radiação direta por ao menos parte do dia, sugerido por SWAINE & WHITMORE (1988) para classificação de uma espécie como pioneira, mostra-se não adequado. Com relação à sobrevivência das plântulas provenientes de sementes germinadas no campo, nenhuma das espécies, nem mesmo as consideradas mais tolerantes, apresentou sobrevivência maior no interior em relação à borda. Embora sobrevivência das pioneiras *S. granuloso-leprosum* e *T. micrantha* tenha sido nula no interior, revelando intolerância ao sombreamento, enquanto as tardias *E. leiocarpa* e *M. peruiferum* tenham apresentado maior sobrevivência neste ambiente, as respostas apresentadas pelas demais espécies não permitiram o estabelecimento de um padrão consistente com o estágio sucessional. *M. peruiferum* se destacou entre as espécies pela sobrevivência total no interior da mata, revelando uma alta capacidade de tolerar sombreamento severo.

A alta intolerância ao sombreamento apresentada pelas plantas de *S. granuloso-leprosum* e *T. micrantha* foi também demonstrada pela não sobrevivência de plantas cultivadas para os experimentos de crescimento sob sombreamento. Quanto às características de crescimento, as espécies pertencentes a estádios tardios de sucessão apresentaram crescimento relativamente menor que espécies de estádios iniciais, tanto sob condições sombreadas quanto não sombreadas, embora distinção bastante nítida possa ser feita apenas entre *T. micrantha* e as espécies reconhecidamente tardias *E. leiocarpa*, *M. peruiferum* e *H. courbaril*, ao lado de *F. guaranitica* e *P. longifolium*, de classificação não conhecida. *T. micrantha* se destacou, entre todas as espécies,

pela sua alta capacidade de crescimento, consistente com sua classificação como pioneira e sua intolerância ao sombreamento. De modo geral, os tratamentos de sombreamento impostos às plantas resultaram em uma série de alterações de crescimento que envolveram reduções de altura, número de entrenós, massa da matéria seca e área foliar total das plantas, bem como diminuições das taxas de crescimento relativo, taxas de assimilação líquida e das razões raiz/parte aérea, acompanhadas de aumentos de razão de área foliar, razão de massa foliar e área foliar específica. Apesar deste padrão geral, as quinze espécies estudadas variaram quanto à apresentação e a extensão destas respostas, bem como quanto aos efeitos dos tratamentos de sombreamento artificial e natural, embora em muitos casos, ambos tenham tido influência similar. As respostas apresentadas pelas espécies tardias foram, em geral, menos pronunciadas que as de espécies iniciais, revelando uma baixa plasticidade fenotípica, a qual é frequentemente associada com a tolerância à sombra. Novamente, *M. peruiferum* se destacou, entre as espécies, pelas respostas pouco marcantes aos tratamentos de sombreamento, confirmando sua alta capacidade de suportar sombra severa. *P. longifolium*, apesar das observações de sua ocorrência em ambientes de interior de mata, o que pressupõe um certo grau de tolerância ao sombreamento, e apesar de suas baixas taxas de crescimento e de sua baixa plasticidade fenotípica, apresentou certa intolerância à sombra, revelada pela mortalidade parcial das plantas sob estas condições, o que pode ter sido consequência de algumas respostas que tornaram as plantas menos aptas a se manterem sob condições de sombreamento. Entre as espécies, não foi observada tendência nítida de variação de razão raiz/parte aérea e de outros parâmetros de crescimento em relação ao estágio sucessional, embora alterações em resposta ao sombreamento tenham sido mais acentuadas para as espécies de estágios iniciais, justamente pelas maiores plasticidades de resposta.

Em relação a padrões de distribuição, a curto termo, de compostos de carbono a partir da última folha expandida das plantas, embora algumas diferenças no padrão de distribuição entre espécies e em respostas a sombreamento tenham sido observadas, também não pode ser constatada nenhuma tendência consistente com o estágio sucessional.

Quanto à atividade fotossintética, dentre as seis espécies estudadas, as taxas de assimilação máxima, com exceção das apresentadas por *S. parahyba*, mostraram-se correlacionadas com o estágio sucessional, sendo maiores nas espécies iniciais e decrescendo para as espécies de estágios mais avançados de sucessão. Irradiâncias para saturação da fotossíntese e taxas de respiração no escuro, embora não tão nitidamente correlacionadas com o estágio sucessional, foram maiores para as iniciais *C. glazioui* e *S. parahyba* e menores para as tardias *M. peruiferum* e *H. courbaril*. As duas primeiras apresentaram ainda pontos de compensação de luz mais elevados que as demais. Com relação a valores de condutância estomática, apesar de se apresentarem mais variáveis, foram nitidamente maiores em *C. glazioui* e menores em *H. courbaril*. Consistentemente, estas duas espécies apresentaram as maiores e menores taxas de transpiração. *H. courbaril* se destacou, entre as seis espécies, pelas suas baixas taxas de assimilação, assim como pela baixa plasticidade fotossintética, não apresentando modificações em parâmetros associados à fotossíntese em resposta a tratamento de sombreamento. Efeitos de sombreamento sobre atividade fotossintética envolveram, de modo geral, reduções das taxas de assimilação máxima e das irradiâncias para saturação da fotossíntese acompanhadas de aumentos das quedas da atividade fotossintética em irradiâncias elevadas. Tendência de redução das taxas de respiração no escuro e dos pontos de compensação de luz também estiveram presentes em resposta a sombreamento. *S. parahyba* não apresentou taxas de fotossíntese consistentes com sua posição de

espécie secundária inicial, embora as respostas de germinação e de crescimento apresentadas tenham sido compatíveis com tal classificação. Além disso, *S. parahyba* foi afetada diferentemente das outras espécies pelo tratamento de sombreamento em muitos dos parâmetros avaliados. Respostas ao sombreamento incluíram ainda aumentos dos teores de clorofila, diminuições da razão clorofila a/b e alterações das propriedades ópticas de folhas. Níveis de clorofila por unidade de massa foram maiores para as espécies iniciais e menores para as tardias, embora níveis de clorofila por unidade de área e razões clorofila a/b não tenham mostrado nenhum padrão em relação ao estágio sucessional. Apesar das menores plasticidade fenotípica e fotossintética das espécies tardias, estas apresentaram maior plasticidade foliar, sendo mais capazes de alterar propriedades ópticas de folhas sob sombreamento, no sentido de maximizar a captura da radiação em ambiente limitado por luz.

O conjunto de resultados mostra, portanto, que, embora as características contrastantes atribuídas a espécies de estádios iniciais e tardios estejam realmente presentes em espécies pertencentes a extremos da seqüência sucessional, espécies com respostas intermediárias podem nem sempre ser classificadas facilmente com base nestas características. A análise isolada de uma característica, desvinculada de outros atributos fisiológicos e de observações sobre os ambientes de ocorrência das espécies, pode levar a dificuldades ou erros na classificação do estágio sucessional. Da mesma forma, a predição do comportamento de uma espécie com base no conhecimento de seu estágio sucessional deve ser feita em grau limitado, em virtude da possibilidade de ocorrência de respostas particulares em determinadas espécies.

VII. LITERATURA CITADA

- ADAMSON,H.Y.; CHOW,W.S.; ANDERSON,J.M. VESK,M. & SUTHERLAND,M.W., 1991. Photosynthetic acclimation of *Tradescantia albiflora* to growth irradiance: morphological, ultrastructural and growth responses. Physiol. Plant., 82: 353-359.
- ALAOUI-SOSSÉ,B.; PARMENTIER,C. DIZENGREMEL,P. & BARNOLA,P., 1994. Rhythmic growth and carbon allocation in *Quercus robur*. 1. Starch and sucrose. Plant Physiol. Biochem., 32: 331-339.
- ANDERSON,J.M., 1982. The role of chlorophyll-protein complexes in the function and structure of chloroplast thylakoids. Mol. Cell. Biochem., 46: 161-172.
- ANDERSON,J.M.; CHOW,W.S. & GOODCHILD,D.J., 1988. Thylakoid membrane organisation in sun/shade acclimation. Aust. J. Plant Physiol., 15: 11-26.
- ARNON,D.J., 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenoloxidases in *Beta vulgaris*. Plant Physiol., 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. Ann. Bot., 54: 397-411.
- AUGSPURGER,C.K., 1984a. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. Ecology: 65: 1705-1712.
- AUGSPURGER,C.K., 1984b. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. J. Ecol., 72: 777-795.

- BALLARÉ,C.L.; CASAL,J.J. & KENDRICK,R.E., 1991a. Responses of light-grown wild-type and long-hypocotyl mutant cucumber seedlings to natural and simulated shade light. Photochem. Photobiol., 54: 819-826.
- BALLARÉ,C.L.; SCOPEL,A.L. & SÁNCHEZ,R.A., 1991b. On the opportunity cost of the photosynthate invested in stem elongation reactions mediated by phytochrome. Oecologia, 86: 561-567.
- BAYS DORFER,C. & ROBINSON,J.M., 1985. Sucrose and starch synthesis in spinach plants grown under long and short photosynthetic periods. Plant Physiol., 79: 838-842.
- BAZZAZ,F.A., 1979. The physiological ecology of plant succession. Annu. Rev. Ecol. Syst., 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. Physiological ecology of the wet tropics. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. p.233-243.
- BAZZAZ,F.A. & CARLSON,R.W., 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. Oecologia, 54: 313-316.
- BAZZAZ,F.A. & PICKETT,S.T.A., 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. Annu. Rev. Ecol. Syst., 11: 287-310.
- BEHBOUDIAN,M.H. & LAI,R., 1995. Partitioning of photoassimilates in <Virosa> tomatoes under elevated CO₂ concentration. J. Plant Physiol., 147: 43-47.
- BELTRANO,J.; WILLEMOËS,J.; MONTALDI,E.R. & BARREIRO,R., 1991. Photoassimilate partitioning modulated by phytochrome in Bermuda grass (*Cynodon dactylon* (L) Pers.). Plant Sci., 73: 19-22.

- BESFORD, R.T., 1986. Changes in some Calvin cycle enzymes of the tomato during acclimation to irradiance. J. Exp. Bot., 37: 200-210.
- BLISS, D. & SMITH, H., 1985. Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination. Plant Cell Environ., 8: 475-483.
- BOARDMAN, N.K., 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Annu. Rev. Plant Physiol., 28: 355-377.
- BROKAW, N.V.L., 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. Ecology, 66: 682-687.
- BRUGNOLI, E.; CONA, A. & LAUTERI, M., 1994. Xanthophyll cycle components and capacity for non-radiative energy dissipation in sun and shade leaves of *Ligustrum ovalifolium* exposed to conditions limiting photosynthesis. Photosynth. Res., 41: 451-463.
- CASAL, J.J. & KENDRICK, R.E., 1993. Impaired phytochrome-mediated shade-avoidance responses in the aurea mutant of tomato. Plant Cell Environ., 16: 703-710.
- CASAL, J.J. & SÁNCHEZ, R.A., 1992. Physiological relationship between phytochrome effects on internode extension growth and dry matter accumulation in light-grown mustard. Photochem. Photobiol., 56: 571-577.
- CASTELLANI, T.T., 1986. Sucessão secundária inicial em mata tropical semidecídua, após perturbação pelo fogo. Tese de Mestrado, UNICAMP. 180pp.
- CASTELLANI, T.T. & STUBBLEBINE, W.H., 1993. Sucessão secundária inicial em mata tropical mesófila, após perturbação por fogo. Revta. brasil. Bot., 16: 181-203.
- CASTRO, Y.; FETCHER, N. & FERNÁNDEZ, D.S., 1995. Chronic photoinhibition in seedlings of tropical trees. Physiol. Plant., 94: 560-565.

- CATHARINO,E.L.M., 1989. Estudos fisionômicos, florísticos e fitossociológicos em matas residuais secundárias no Município de Piracicaba, SP. Tese de Mestrado, UNICAMP. 181pp.
- CEULEMANS, R.J. & SAUGIER,B., 1991. Photosynthesis. IN: RAGHAVENDRA,A.S. Physiology of trees. John Wiley & Sons, Chicester. p.21-50.
- CHANDRASHEKARA,U.M. & RAMAKRISHNAN,P.S., 1993. Gap phase regeneration of tree species of differing successional status in a humid tropical forest of Kerala, India. J. Biosci., 18: 279-290.
- CHATTERTON,N.J. & SILVIUS,J.E., 1980. Photosynthate partitioning into leaf starch as affected by daily photosynthetic period duration in six species. Physiol. Plant., 49: 141-144.
- CHAZDON,R.L., 1988. Sunflecks and their importance to forest understorey plants. Adv. Ecol. Res., 18: 1-63.
- CHAZDON,R.L. & FETCHER,N., 1984. Light environments of tropical forests. IN: MEDINA,E.; MOONEY,H.A & VÁZQUEZ-YANES,C. Physiological ecology of plants of the wet tropics. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. pp.27-36.
- CHAZDON,R.L. & KAUFMANN,S., 1993. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. Funct. Ecol., 7: 385-394.
- CHAZDON,R.L. & PEARCY,R.W., 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. Bioscience, 41: 760-766.
- CHILD,R.; MORGAN,D.C.& SMITH,H., 1981. Control of development in *Chenopodium album* L. by shadelight. The effect of light quality (red:far-red ratio) on morphogenesis. New Phytol., 89: 545-555.

- CHOW, W.S.; GOODCHILD, D.J.; MILLER, C. & ANDERSON, J.M., 1990. The influence of high levels of brief or prolonged supplementary far-red illumination during growth on the photosynthetic characteristics, composition and morphology of *Pisum sativum* chloroplasts. Plant Cell Environ., 13: 135-145.
- CORRÉ, W.J., 1983. Growth and morphogenesis of sun and shade plants. I. The influence of light intensity. Acta Bot. Neerl., 32: 49-62.
- COURT, A.J. & MITCHELL, N.D., 1989. The growth responses of *Dysoxylum spectabile* (Meliaceae) to a shaded environment. New Z. J. 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. J. Ecol., 80: 483-492.
- DAVIES, E.C.; CHOW, W.S.; LE FAY, J.M. & JORDAN, B.R., 1986. Acclimation of tomato leaves to changes in light intensity: effects on the function of the thylakoid membrane. J. Exp. Bot., 37: 211-220.
- DENSLOW, J.S., 1980. Gap partitioning among rainforest trees. Biotropica, 12 (supplement): 47-55.
- DI BENEDETTO, A.H. & COGLIATTI, D.H., 1990. Effects of light intensity and light quality on the obligate shade plant *Aglaonema commutatum*. II. Photosynthesis and dry-matter partitioning. Hortic. Sci., 65: 699-705.
- DIAS, L.A.S.; KAGEYAMA, P.Y. & ISSIKI, K., 1992. Qualidade de luz e germinação de sementes de espécies arbóreas tropicais. Acta Amazonica, 22: 79-84.

- DICKMANN,D.I. & KOSLOWSKI,T.T., 1970. Mobilization and incorporation of photoassimilates ^{14}C by growing vegetative and reproductive tissues of adult *Pinus resinosa* Ait. trees. Plant Physiol., 45: 284-288.
- DICKSON,R.E. & LARSON,P.R., 1981. ^{14}C fixation, metabolic labeling patterns, and translocation profiles during leaf development in *Populus deltoides*. Planta, 152: 461-470.
- ENGEL,V.L. & POGGIANI,F., 1991. Estudo da concentração de clorofila nas folhas e seu espectro de absorção de luz em função do sombreamento em mudas de quatro espécies florestais nativas. Rev. Bras. Fisiol. Veg., 3: 39-45.
- EVANS,J.R., 1987. The relationship between electron transport components and photosynthetic capacity in pea leaves grown at different irradiances. Aust. J. Plant Physiol., 14: 157-70.
- EVANS,J.R., 1988. Acclimation by the thylakoid membranes to growth irradiance and the partitioning of nitrogen between soluble and thylakoid proteins. Aust. J. Plant Physiol., 15: 93-106.
- EZEKIEL,R. & BHARGAVA,S.C., 1992. Effect of photoperiod on net photosynthetic rate and translocation in potato. Photosynthetica, 26: 437-439.
- FAHL,J.I.; CARELLI,M.L.C.; VEGA,J. & MAGALHÃES,A.C., 1994. Nitrogen and irradiance levels affecting net photosynthesis and growth of young coffee plants (*Coffea arabica*). J. Hortic. Sci., 69: 161-169.
- FARIA,D.M., 1995. Os morcegos da Santa Genebra. IN: MORELLATO,P.C. & LEITÃO-FILHO,H.F., 1995. Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra. Editora da UNICAMP, Campinas,SP. p.100-106.

- FARRAR, J.F. & WILLIAMS, M.L., 1991. The effects of increased atmospheric carbon dioxide and temperature on carbon partitioning, source-sink relations and respiration. Plant Cell Environ., 14: 819-830.
- FARRAR, S. & FARRAR, J., 1987. Effects of photon fluence rate on carbon partitioning in barley source leaves. Plant Physiol. Biochem., 25: 541-548.
- FAY, P.A. & KNAPP, A.K., 1993. Photosynthetic and stomatal responses of *Avena sativa* (Poaceae) to a variable light environment. Am. J. Bot., 80: 1369-1373.
- 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.
- FIELD, C.B., 1988. On the role of photosynthetic responses in constraining the habitat distribution of rainforest plants. Aust. J. Plant Physiol., 15: 343-358.
- FIGLIOLA, M.B.; OLIVEIRA, E.C. & PIÑA-RODRIGUES, F.C.M., 1993. Análise de sementes. IN: AGUIAR, I.V.; PIÑA-RODRIGUES, F.C.M. & FIGLIOLA, M.B. Sementes florestais tropicais. ABRATES, Brasília. p.137-174.
- FIGUEIREDO, R.A., 1995. As vespas e a polinização das figueiras. IN: MORELLATO, P.C. & LEITÃO-FILHO, H.F., 1995. Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra. Editora da UNICAMP, Campinas, SP. p.56-59.
- FITTER, A.H. & HAY, R.K.M., 1983. Environmental physiology of plants. Academic Press, London. 355p.
- FORTUNATO, R.H., 1986. Revision del genero *Bauhinia* (Cercideae, Caesalpinioidea, Fabaceae) para la Argentina. Darwiniana, 27: 527-557.

- FOSTER,S.A., 1986. On the adaptative value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. Bot. Rev., 52: 260-299.
- FOSTER,S.A. & JANSON,C.H., 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. Ecology, 66: 773-780.
- FRANKLAND,B. & LETENDRE,R.J., 1978. Phytochrome and effects of shading on growth of woodland plants. Photochem. Photobiol., 27: 223-230.
- FREDEEN,A.L. & FIELD,C.B., 1991. Leaf respiration in *Piper* species native to a Mexican rainforest. Physiol. Plant., 82: 85-92.
- GALIL,J. & MEIRI,L., 1981. Drupelet germination in *Ficus religiosa* L. Isr. J. Bot., 30: 41-47.
- GANDOLFI,S., 1991. Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do Aeroporto Internacional de São Paulo, Município de Guarulhos, SP. Tese de Mestrado, UNICAMP. 232pp.
- GARWOOD,N.C., 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. Ecol. Monogr., 53: 159-181.
- GAWRONSKA,H. & DWELLE,R.B., 1989. Partitioning of photoassimilates by potato plants (*Solanum tuberosum* L.) as influenced by irradiance. I. Partitioning patterns in cultivar Russet Burbank grown under high and low irradiance. Am. Potato J., 66: 201-213.
- GAWRONSKA,H.;DWELLE,R.B. & PAVEK,J.J., 1990. Partitioning of photoassimilates by potato plants (*Solanum tuberosum* L.) as influenced by irradiance. II. Partitioning patterns by four clones grown under high and low irradiance. Am. Potato J., 67: 163-176.
- GERHARDT,K., 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. J. Veg. Sci., 4: 95-102.

- GILBERT, I.R.; SEEVERS, 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 *deltoides* 'Beaupré'. Plant Cell Environ., **18**: 475-497.
- GLICK, R.E.; McCAULEY, S.W. & MELIS, A., 1985. Effect of light quality on chloroplast-membrane organisation and function in pea. Planta, **164**: 487-494.
- 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. Ecol., The Hague. p.336-342.
- GÓRSKI, T., 1975. Germination of seeds in the shadow of plants. Physiol. Plant., **34**: 342-346.
- GRIME, J.P., 1981. Plant strategies in shade. IN: SMITH, H. Plants and the daylight spectrum. Academic Press, London. p.159-186.
- GRIME, J.P., 1983. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester. 222pp.
- GVINISH, T.J., 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. Aust. J. Plant Physiol., **15**: 63-92.
- HARA, T.; KIMURA, M. & KIKUZAWA, K., 1991. Growth patterns of tree height and stem diameter in populations of *Abies veitchii*, *A. ariesii* and *Betula ermanii*. J. Ecol., **79**: 1085-1098.
- HARTSHORN, G.S., 1980. Neotropical forest dynamics. Biotropica, **12** (supplement): 23-30.
- HILBERT, D.W. & REYNOLDS, J.F., 1991. A model allocating growth among leaf proteins, shoot structure, and root biomass to produce balanced activity. Ann. Bot., **68**: 417-425.

- HO, L.C.; GRANGE, R.I. & SHAW, A.F., 1989. Source/sink regulation. IN: BAKER, D.A. & MILBURN, J.A. Transport of photoassimilates. Longman Scientific & Technical and John Wiley & Sons, New York. p.306-343.
- 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 Phytol., 104: 497-515.
- HOLMES, M.G. & SMITH, H., 1977. The function of phytochrome in the natural environment. IV. Light quality and plant development. Photochem. Photobiol., 25: 551-557.
- HOLTHUIJZEN, A.M.A. & BOERBOOM, J.H.A., 1982. The *Cecropia* seedbank in the Surinam lowland rain forest. Biotropica, 14: 62-68.
- HUNT, R., 1982. Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold, London. 248pp.
- JARVIS, P.J. & MORISON, J.I.L., 1981. Stomatal control of transpiration and photosynthesis. IN: JARVIS, P.J. & MANSFIELD, T.A. Stomatal physiology. Cambridge University Press, Cambridge. p.247-279.
- JOHNSON, G.N.; YOUNG, A.J.; SCHOLLES, J.D. & HORTON, P., 1993. The dissipation of excess excitation energy in British plant species. Plant Cell Environ., 16: 673-679.
- JONES, H.G., 1992. Plants and microclimate. 2nd. edition. Cambridge University Press, Cambridge. 428pp.
- KARSSSEN, C.M., 1980/1981. Environmental conditions and endogenous mechanisms involved in secondary dormancy of seeds. Isr. J. Bot., 29: 45-64.

- KASPERBAUER, M.J., 1987. Far-red reflection from green leaves and effects on phytochrome-mediated assimilate partitioning under field conditions. Plant Physiol., 85: 350-354.
- KASPERBAUER, M.J., 1988. Phytochrome involvement in regulation of the photosynthetic apparatus and plant adaptation. Plant Physiol. Biochem., 26: 519-524.
- KASPERBAUER, M.J. & HAMILTON, J.L., 1984. Chloroplast structure and starch grain accumulation in leaves that received different red and far-red levels during development. Plant Physiol., 74: 967-970.
- KASPERBAUER, M.J. & HUNT, P.G., 1992. Cotton seedling morphogenic responses to FR/R ratio reflected from different colored soils and soils covers. Photochem. Photobiol., 56: 579-584.
- KASPERBAUER, M.J. & KARLEN, D.L., 1986. Light-mediated bioregulation of tillering and photosynthate partitioning in wheat. Physiol. Plant., 66: 159-163.
- KEILLER, D. & SMITH, H., 1989. Control of carbon partitioning by light quality mediated by phytochrome. Plant Sci., 63: 25-29.
- KELLY, G.J. & LATZKO, E., 1994. Photosynthesis. Carbon metabolism: the chloroplast's sesquicentenary, and some thoughts on the limits to plant productivity. Prog. Bot., 56: 134-164.
- KHAN, M.L. & TRIPATHI, R.S., 1991. Seedling survival and growth of early and late successional tree species as affected by insect herbivory and pathogen attack in sub-tropical humid forest stands of north-east India. Acta Oecol., 12: 569-579.
- KITAJIMA, K., 1992. Relationship between photosynthesis and thickness of cotyledons for tropical tree species. Funct. Ecol., 6: 582-589.

- KITAJIMA, K., 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. Oecologia, 98: 419-428.
- KOSLOWSKI, T.T., 1992. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. Bot. Rev., 58: 107-222.
- KOTCHETKOFF-HENRIQUES, O. & JOLY, C.A., 1994. Floristic and phytosociological study of a semideciduous mesophytic forest at the Serra do Itaqueri, Itirapina, São Paulo State, Brazil. Rev. Bras. Biol., 54: 477-487.
- KWESIGA, F. & GRACE, J., 1986. The role of the red/far-red ratio in the response of tropical tree seedlings to shade. Ann. Bot., 57: 283-290.
- KWESIGA, F.R.; GRACE, J. & SANDFORD, A.P., 1986. Some photosynthetic characteristics of tropical timber trees as affected by the light regime during growth. Ann. Bot., 58: 23-32.
- LABOURIAU, L.G., 1983. A germinação das sementes. Organização dos Estados Americanos, Washington. 174pp.
- LACOINTE, A.; KAJJI, A.; DAUDET, F.A.; ARCHER, P. & FROSSARD, J.S., 1995. Seasonal variation of photosynthetic carbon flow rate into young walnut and its partitioning among the plant organs and functions. J. Plant Physiol., 146: 222-230.
- LAI, R.; WOOLEY, D.J. & LAWES, G.S., 1988. Patterns of assimilate transport from leaves to fruit within a kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) lateral. J. Hortic. Sci., 63: 725-730.
- 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 variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. Adv. Ecol. Res., 23: 187-261.

- LANGENHEIM,C.B.; OSMOND,C.B. & FERRAR,P.J., 1984. Photosynthetic responses to light in seedlings of selected Amazonian and Australian rainforest tree species. Oecologia, 63: 215-224.
- LE GOUALLEC,J.L.; CORNIC,G. & BLANC,P., 1990. Relations between sunfleck sequences and photoinhibition of photosynthesis in a tropical rain forest understory herb. Am. J. Bot., 77: 999-1006.
- LÉBRON,M.L., 1980. Physiological plant ecology: some contributions to the understanding of secondary succession in tropical rainforest. Biotropica, 12 (supplement): 31-33.
- 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. J. Trop. Ecol., 4: 281-292.
- LEE,D.E. & GRAHAM,R., 1986. Leaf optical properties of rainforest sun and extreme shade plants. Am. J. Bot., 73: 1100-1108.
- LEE,D.W.; PALIWAL,K.P.; PATEL,K.A. & SEN,D.N., 1986. Optical properties of leaves of some Indian plants. Curr. Sci., 55: 923-925.
- LEE,D.W.; BONE,R.A.; TARSIS,S.L. & STORCH,D., 1990. Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants. Am. J. Bot., 77: 370-380.
- LEISHMAN,M.R. & WESTOBY,M., 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. Funct. Ecol., 8: 205-214.
- LEISHMAN,M.R.; WESTOBY,M. & JURADO,E., 1995. Correlates of seed variation: a comparison among five temperate floras. J. Ecol., 83: 517-530.

- LOACH,K., 1970. Shade tolerance in tree seedlings. II. Growth analysis of plants raised under artificial shade. New Phytol., 69: 273-286.
- LOGENDRA,S. & JANES,H.W., 1992. Light duration effects on carbon partitioning and translocation in tomato. Sci. Hortic., 52: 19-25.
- LORENZI,H., 1992. Árvores brasileiras. Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Ed. Plantarum, Nova Odessa,SP. 368pp.
- LÖSCH,R. & TENHUNEN,J.D., 1981. Stomatal responses to humidity - phenomenon and mechanism. IN: JARVIS,P.J. & MANSFIELD,T.A. Stomatal physiology. Cambridge University Press, Cambridge. p.137-161.
- LOVELOCK,C.E.; JEBB,M. & OSMOND,C.B., 1994. Photoinhibition and recovery in tropical plant species: response to disturbance. Oecologia, 97: 297-307.
- MACRAE,E.A. & REDGWELL,R.J., 1990. Partitioning of ¹⁴C-photosynthate in developing kiwifruit. Sci. Hortic., 44: 83-95.
- MANTOVANI,W., 1993. Estrutura e dinâmica da floresta atlântica na Juréia, Iguape, SP. Tese de livre-docência, USP. 126pp.
- MARCELIS,L.F.M., 1991. Effects of sink demand on photosynthesis in cucumber. J. Exp. Bot., 42: 1387-1392.
- MARSHALL,P.E. & KOSLOWSKI,T.T., 1974. The role of cotyledons in growth of woody angiosperms. Can. J. Bot., 52: 239-245.
- MATTHES,L.A.F., 1992. Dinâmica da sucessão secundária em mata após a ocorrência de fogo - Santa Genebra - Campinas, São Paulo. Tese de Doutorado, UNICAMP. 216pp.

- McKIERNAN,M. & BAKER,N.R., 1991. Adaptation to shade of the light-harvesting apparatus in *Silene dioica*. Plant Cell Environ., 14: 205-212.
- MESSIER,C., 1992. Effects of neutral shade and growing media on growth, biomass allocation, and competitive ability of *Gaultheria shallon*. Can. J. Bot., 70: 2271-2276.
- MÉTHY,M.; ALPERT,P. & ROY,J., 1990. Effects of light quality and quantity on growth of the clonal plant *Eichhornia crassipes*. Oecologia, 84: 265-271.
- MILBURN,J.A. & KALLARACKAL,J., 1989. Physiological aspects of phloem translocation. IN: BAKER,D.A. & MILBURN,J.A. Transport of photoassimilates. Longman Scientific & Technical and John Wiley & Sons, New York. p.264-305.
- MINCHIN,P.E.H.; THORPE,M.R. & FARRAR,J.F., 1994. Short-term control of root:shoot partitioning. J. Exp. Bot., 45: 615-622.
- MOLOFSKY,J. & AUGSPURGER,C.K., 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. Ecology, 73: 68-77.
- MOONEY,H.A., 1972. The carbon balance of plants. Annu. Rev. Ecol. Syst., 3: 315-346.
- MOONEY,H.A.; FIELD,C.; VÁZQUEZ-YANES,C. & CHU,C., 1983. Environmental controls on stomatal conductance in a shrub of the humid tropics. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 80: 1295-1297.
- MOONEY,H.A.; FIELD,C. & VÁZQUEZ-YANES,C., 1984. IN: MEDINA,E.; MOONEY,H.A. & VÁZQUEZ-YANES,C. Physiological ecology of plants of the wet tropics. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. p.113-128.
- MORELLATO,P.C. & LEITÃO-FILHO,H.F., 1995. Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra. Editora da UNICAMP, Campinas,SP. 136pp.

- MORGAN,D.C. & SMITH,H., 1979. A systematic relationship between phytochrome-controlled development and species habitat, for plants grown in simulated natural radiation. Planta, 145: 253-258.
- MORGAN,D.C. & SMITH,H., 1981. Control of development in *Chenopodium album* L.: the effect of light quantity (total fluence rate) and light quality (red:far-red ratio). New Phytol., 88: 239-248.
- MUTHUCHELIAN,K., 1992. Biomass productivity relative to net photosynthetic rate, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity, soluble protein and nitrogen contents in ten tree species. Photosynthetica, 26: 333-339.
- MUTHUCHELIAN,K.; PALIWAL,K. & GNANAM,A., 1989. Influence of shading on net photosynthetic and transpiration rates, stomatal diffusive resistance, nitrate reductase and biomass productivity of a woody legume tree species (*Erythrina variegata* Lam.). Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.), 99: 539-546.
- NAIDU,C.V. & SWAMY,P.M., 1995. Seasonal variation in chlorophyll content and its relationship with photosynthetic rate and biomass production in tropical deciduous tree species. Photosynthetica, 31: 345-350.
- NEWELL,E.A.; McDONALD,E.P.; STRAIN,B.R. & DENSLOW,J.S., 1993. Photosynthetic responses of *Miconia* species to canopy openings in a lowland tropical rainforest. Oecologia, 94: 49-56.
- NG, 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.

- OBERBAUER,S.F. & STRAIN,B.R., 1984. Photosynthesis and successional status of Costa Rican rain forest trees. Photosynth. Res., 5: 227-232.
- ÖGREN,E. & ROSENQVIST,E., 1992. On the significance of photoinhibition of photosynthesis in the field and its generality among species. Photosynth. Res., 33: 63-71.
- OROZCO-SEGOVIA,A. & VÁZQUEZ-YANES,C., 1989. Light effect on seed germination in *Piper* L. Acta Oecol. Oecol. Plant., 10: 123-146.
- OROZCO-SEGOVIA,A., SÁNCHEZ-CORONADO,M.E. & VÁZQUEZ-YANES,C., 1993. Light environment and phytochrome-controlled germination in *Piper auritum*. Funct. Ecol., 7: 585-590.
- OSBORNE,B.A. & RAVEN,J.A., 1986. Light absorption by plants and its implications for photosynthesis. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc., 61: 1-61.
- OSUNKOYA,O.O. & ASH,J.E., 1991. Acclimation to a change in light regime in seedlings of six Australian rainforest tree species. Aust. J. Bot., 39: 591-605.
- OSUNKOYA,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. J. Ecol., 82: 149-163.
- PALIT,P., 1985. Translocation and distribution of ¹⁴C-labelled assimilate associated with growth of jute (*Chorchorus olitorius* L.). Aust. J. Plant Physiol., 12: 527-534.
- PASSOS,L.C., 1995. Fenologia, polinização e reprodução de duas espécies de *Croton* (Euphorbiaceae) em mata semidecídua. Tese de Mestrado, UNICAMP. 84pp.

- PEARCY,R.W., 1983. The light environment and growth of C₃ and C₄ tree species in the understory of a Hawaiian forest. Oecologia, 58: 19-25.
- PEARCY,R.W., 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. Funct. Ecol., 1: 169-178.
- PEARCY,R.W., 1988. Photosynthetic utilisation of lightflecks by understory plants. Aust. J. Plant Physiol., 15: 223-238.
- PEARCY,R.W. & CALKIN,H.W., 1983. Carbon dioxide exchange of C₃ and C₄ tree species in the understory of a Hawaiian forest. Oecologia, 58: 26-32.
- PETERSON,C.J. & FACELLI,J.M., 1992. Contrasting germination and seedling growth of *Betula alleghaniensis* and *Rhus typhina* subjected to various amounts and types of plant litter. Am. J. Bot., 79: 1209-1216.
- PICKET,S.T.A., 1983. Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamics. Trop. Ecol., 24: 68-84.
- PICKET,S.T.A. & KEMPF,J.S., 1980. Branching patterns in forest and understory trees in relation to habitat. New Phytol., 86: 219-228.
- PIMENTEL-GOMES, F., 1990. Curso de estatística experimental. 13^a edição. Livraria Nobel, Piracicaba, SP. 467pp.
- PIO-CORREA,M., 1931. Dicionário das plantas úteis do Brasil. Ministério da Agricultura, Rio de Janeiro.
- 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. J. Trop. Ecol., 7: 85-97.
- POWLES, S.B., 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. Annu. Rev. Plant Physiol., 35: 15-44.
- RAICH, J.W. & KHOON, G.W., 1990. Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian dipterocarp forest. J. Trop. Ecol., 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.
- RAMÍREZ B., W. 1976. Germination of seeds of New World *Urostigma* (*Ficus*) and of *Morus rubra* (Moraceae). Rev. Biol. Trop., 24: 1-6.
- RAMOS, J. & GRACE, J., 1990. The effects of shade on the gas exchange of seedlings of four tropical trees from Mexico. Funct. Ecol., 4: 667-677.
- 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. Trop. Ecol., 30: 274-284.
- RIDDOCH, I.; LEHTO, T. & GRACE, J., 1991a. Photosynthesis of tropical tree seedlings in relation to light and nutrient supply. New Phytol., 119: 137-147.
- RIDDOCH, I.; GRACE, J.; FASEHUN, F.E.; RIDDOCH, B. & LADIPO, D.O., 1991b. Photosynthesis and successional status of seedlings in a tropical semi-deciduous rain forest in Nigeria. J. Ecol., 79: 491-503.

- ROBSON,P.R.H.; WHITELAM,G.C. & SMITH,H., 1993. Selected components of the shade-avoidance syndrome are displayed in a normal manner in mutants of *Arabidopsis thaliana* and *Brassica rapa* deficient in phytochrome B. Plant Physiol., 102: 1179-1184.
- RODEN,J.S. & PEARCY,R.W., 1993. Photosynthetic gas exchange response of poplars to steady-state and dynamic light environments. Oecologia, 93: 208-214.
- RODRIGUES,R.R., 1995. A sucessão florestal. IN: MORELLATO,P.C. & LEITÃO-FILHO,H.F., 1995. Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra. Editora da UNICAMP, Campinas,SP. p.30-35.
- SILVERTOWN,J., 1980. Leaf-canopy-induced seed dormancy in a grassland flora. New Phytol., 85: 109-118.
- SIMS,D.A. & PEARCY,R.W., 1991. Photosynthesis and respiration in *Alocasia macrorrhiza* following transfers to high and low light. Oecologia, 86: 447-453.
- SMITH,H., 1982. Light quality, photoperception, and plant strategy. Annu. Rev. Plant Physiol., 33: 481-518.
- SMITH,H., 1992. The ecological functions of the phytochrome family. Clues to a transgenic programme of crop improvement. Photochem. Photobiol., 56: 815-822.
- SMITH,H., 1995. Physiological and ecological function within the phytochrome family. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol., 46: 289-315.
- SMITH,H. & HAYWARD,P., 1985. Fluence rate compensation of the perception of red:far-red ratio by phytochrome in light-grown seedlings. Photochem. Photobiol., 42: 685-688.

- SMITH,H. & HOLMES,M.G., 1977. The function of phytochrome in the natural environment. III. Measurement and calculation of phytochrome photoequilibria. Photochem. Photobiol., 25: 547-550.
- SMITH,H. & WHITELAM,G.C., 1990. Phytochrome, a family of photoreceptors with multiple physiological roles. Plant Cell Environ., 13: 695-707.
- SMITH,H.; SAMSON,G. & FORK,D.C., 1993. Photosynthetic acclimation to shade: probing the role of phytochromes using photomorphogenic mutants of tomato. Plant Cell Environ., 16: 929-937.
- SPÓSITO,T.C. & SANTOS,F.A.M., 1995. Padrão de ramificação de três espécies de *Cecropia* (Cecropiaceae) do sudeste do Brasil. IN: Resumos do XLVI Congresso Nacional de Botânica, Ribeirão Preto, SP. p.159.
- SQUIRE,G.R. & BLACK,C.R., 1981. Stomatal behaviour in the field. IN: JARVIS,P.J. & MANSFIELD,T.A. Stomatal physiology. Cambridge University Press, Cambridge. p.223-245.
- ST-JACQUES,C.; LABRECQUE,M. & BELLEFLEUR,P., 1991. Plasticity of leaf absorbance in some broaded leaf tree seedlings. Bot. Gaz., 152: 195-202.
- STARCK,Z., 1973. The effect of shading during growth on the subsequent distribution of ¹⁴C-assimilates in *Raphanus sativus*. Bull. Acad. Pol. Sci., 21: 309-314.
- STEEGE,H.T.; BOKDAM,C.; BOLAND,M.; DOBBELSTEEN,J. & VERBURG,I., 1994. The effects of man made gaps on germination, early survival, and morphology of *Chlorocardium rodiei* seedlings in Guyana. J. Trop. Ecol., 10: 245-260.
- STRAUSS-DEBENEDETTI,S. & BAZZAZ,F.A., 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. Oecologia, 87: 377-387.

- SWAINE, M.D. & WHITMORE, T.C., 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. Vegetatio, 75: 81-86.
- SYVERSTEN, J.P.; LLOYD, J.; McCONCHIE, C.; KRIEDEMANN, P.E. & FARQUHAR, G.D., 1995. On the relationship between leaf anatomy and CO₂ diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. Plant Cell Environ., 18: 149-157.
- TAIZ, L. & ZEIGER, E., 1991. Plant physiology. The Benjamin/Cummings Publishing Company, California. 565p.
- TANNER, V. & ELLER, B.M., 1986. Epidermis structure and its significance for the optical properties of leaves of the Mesembryanthemaceae. J. Plant Physiol., 125: 285-294.
- THOMPSON, L.K., 1987. Irradiation stress. IN: HALE, M.G. & ORCUTT, D.M. The physiology of plants under stress. John Wiley & Sons, New York. p.103-115.
- THOMPSON, W.A.; STOCKER, G.C. & KRIEDEMANN, P.E., 1988. Growth and photosynthetic response to light and nutrients of *Flindersia brayleyana* F. Muell., a rainforest tree with broad tolerance to sun and shade. Aust. J. Plant Physiol., 15: 299-315.
- THOMPSON, W.A.; KRIEDEMANN, P.E. & CRAIG, I.E., 1992a. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. I. Growth, leaf anatomy and nutrient content. Aust. J. Plant Physiol., 19: 1-18.
- THOMPSON, W.A.; HUANG, L.K. & KRIEDEMANN, P.E., 1992b. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. Aust. J. Plant Physiol., 19: 19-42.

- TINOCO-OJANGUREN,C. & PEARCY,R.W., 1992. Dynamic stomatal behavior and its role in carbon gain during lightflecks of a gap phase and an understory *Piper* species acclimated to high and low light. Oecologia, 92: 222-228.
- TINOCO-OJANGUREN,C. & PEARCY,R.W., 1995. A comparison of light quality and quantity effects on the growth and steady-state and dynamic photosynthetic characteristics of three tropical tree species. Funct. Ecol., 9: 222-230.
- TITUS,J.H.; HOLBROOK,N.M. & PUTZ,F.E., 1990. Seed germination and seedling establishment of *Ficus pertusa* and *F. tuerckheimii*: are strangler figs autotoxic? Biotropica, 22: 425-428.
- TORRES,R.B., 1989. Estudos florísticos em mata secundária da Estação Ecológica de Angatuba, Angatuba (SP). Tese de mestrado, UNICAMP. 231pp.
- TURNBULL,M.H., 1991. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rainforest tree species. Oecologia, 87: 110-117.
- TURNBULL,M.H.; DOLEY,D. & YATES,J., 1993. The dynamics of photosynthetic acclimation to changes in light quantity and quality in three Australian rainforest tree species. Oecologia, 94: 218-228.
- TUSTIN,S.; CORELLI-GRAPPADELLI,L. & RAVAGLIA,G., 1992. Effect of previous-season and current light environments on early-season spur development and assimilate translocation in "Golden Delicious" apple. J. Hortic. Sci., 67: 351-360.
- VÁLIO,I.F.M. & JOLY,C.A., 1979. Light sensitivity of the seeds on the distribution of *Cecropia glaziovii* Snethlage (Moraceae). Z. Pflanzenphysiol., 91: 371-376.

- VÁZQUEZ-YANES,C., 1980. Notas sobre la autoecología de los arboles pioneros de rapido crecimiento de la selva tropical lluviosa. Trop. Ecol., 21: 103-112.
- VÁZQUEZ-YANES,C. & OROZCO-SEGOVIA,A., 1982. Seed germination of a tropical rainforest pioneer tree (*Heliocarpus donell-smithii*) in response to diurnal fluctuations of temperature. Physiol. Plant., 56: 295-298.
- VÁZQUEZ-YANES,C. & OROZCO-SEGOVIA,A., 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world: a review. IN: MEDINA,E.; MOONEY,H.A & VÁZQUEZ-YANES,C. Physiological ecology of plants of the wet tropics. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. p.37-50.
- VÁZQUEZ-YANES,C. & OROZCO-SEGOVIA,A., 1987. Light gap detection by the photoblastic seeds of *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum*, two tropical rain forest trees. Biol. Plant., 29: 234-236.
- VÁZQUEZ-YANES,C. & OROZCO-SEGOVIA,A., 1990. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. Oecologia, 83: 171-175.
- VÁZQUEZ-YANES,C. & OROZCO-SEGOVIA,A., 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. Annu. Rev. Ecol. Syst., 24: 69-87.
- VÁZQUEZ-YANES,C. & OROZCO-SEGOVIA,A., 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. IN: CALDWELL,M. & PEARCY,R. Ecophysiological processes above and below ground. Academic Press, New York. p.209-236.
- VÁZQUEZ-YANES,C. & SMITH,H., 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. New Phytol., 92: 477-485.

- VÁZQUEZ-YANES, C.; OROZCO-SEGOVIA, A.; RINCÓN, E.; SÁNCHEZ-CORONADO, M.E.; HUANTE, P.; TOLEDO, J.R. & BARRADAS, V.L., 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. Ecology, 71: 1952-1958.
- WALLACE, L.L. & DUNN, E.L., 1980. Comparative photosynthesis of three gap successional tree species. Oecologia, 45: 331-340.
- WALTERS, M.B. & FIELD, C.B., 1987. Photosynthetic light acclimation in two rainforest *Piper* species with different ecological amplitudes. Oecologia, 72: 449-456.
- WALTERS, M.B.; KRUGER, E.L. & REICH, P.B., 1993. Growth, biomass distribution and CO₂ exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: relationship with successional status and shade tolerance. Oecologia, 94: 7-16.
- WANG, G.G.; QIAN, H. & KLINKA, K., 1994. Growth of *Thuja plicata* seedlings along a light gradient. Can. J. Bot., 72: 1749-1757.
- WARDLAW, I.F., 1990. The control of carbon partitioning in plants. New Phytol., 116: 341-381.
- WARRINGTON, I.J.; ROK, D.A.; MORGAN, D.C. & TURNBULL, H.L., 1988. The influence of shadelight and daylight on growth, development and photosynthesis of *Pinus radiata*, *Agathis australis* and *Dacrydium cupressinum*. Plant Cell Environ., 11: 343-356.
- 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.
- WILSON, J.B., 1988. A review of evidence on the control of shoot:root ratio, in relation to models. Ann. Bot., 61: 433-449.

YANOVSKI,M.J.; CASAL,J.J.; SALERNO,G.L. & SÁNCHEZ,R.A., 1995. Are phytochrome-mediated effects on leaf growth, carbon partitioning and extractable sucrose-phosphate synthase activity the mere consequence of stem-growth responses in light-grown mustard? J. Exp. Bot., 46: 753-757.

VIII. APÊNDICE

Tabela 8.1 - Análise química de amostra de terra da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

Fósforo P_{resina}	Matéria orgânica M.O.	Índice de acidez	Potássio K	Cálcio Ca	Magnésio Mg	Acidez potencial H + Al	Soma de bases SB	Capacidade de troca de cátions CTC	Saturação em bases V
$\mu\text{g}/\text{cm}^3$	%	pH CaCl_2	meq/100 cm^3						%
19,0	3,0	5,8	0,35	5,1	1,3	2,5	6,7	9,3	73,0

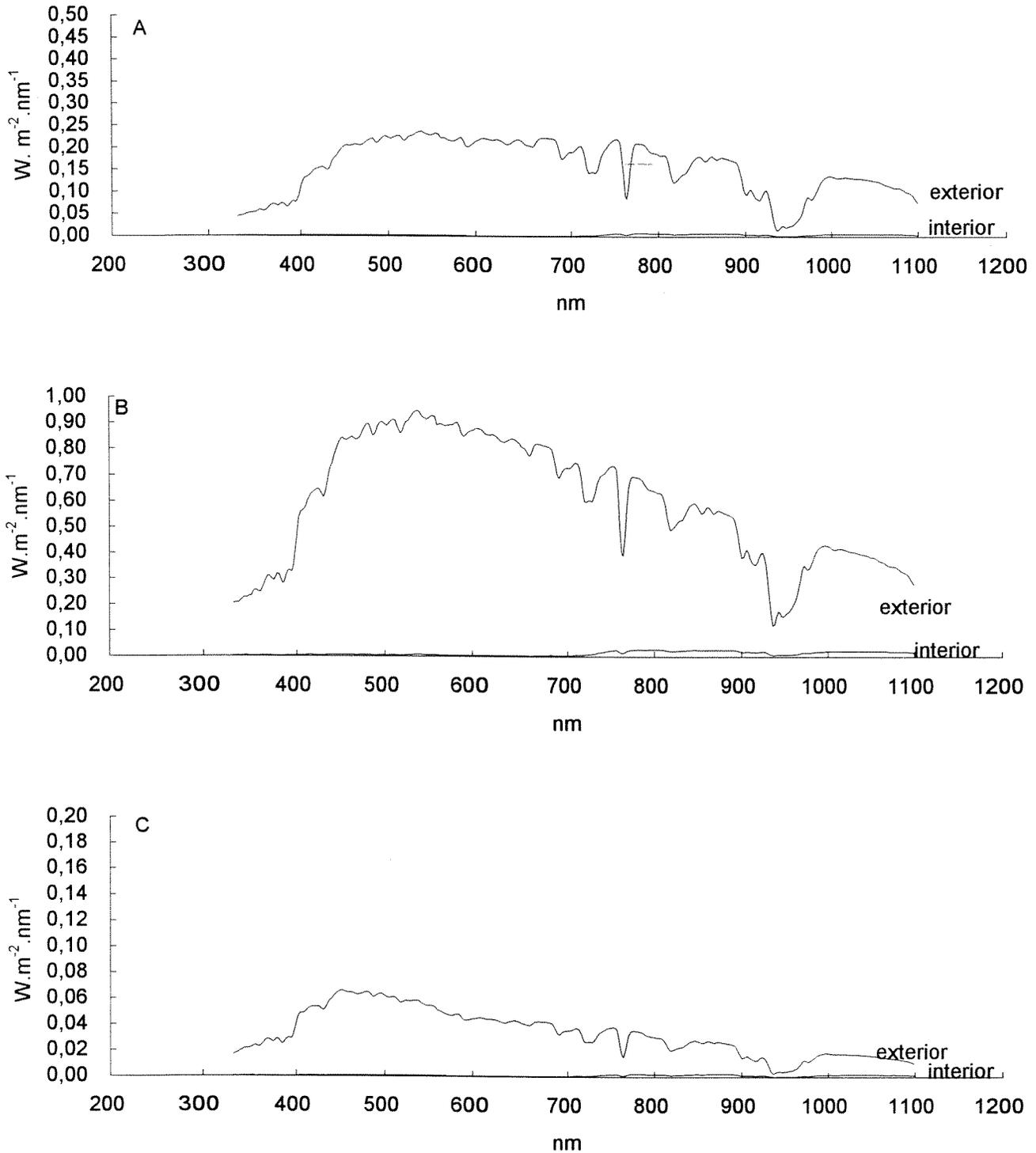


Figura 8.1 - Espectro da radiação solar medido na Reserva Municipal de Santa Genebra em data próxima ao solstício de inverno de 1992. Medidas efetuadas no exterior (radiação plena) e interior da mata (sob dossel vegetal) às A) 08:00hs, B) 12:00hs e C) 17:00hs, em dia de céu claro. Medidas realizadas com espectrorradiômetro LI-COR (LI-1800).

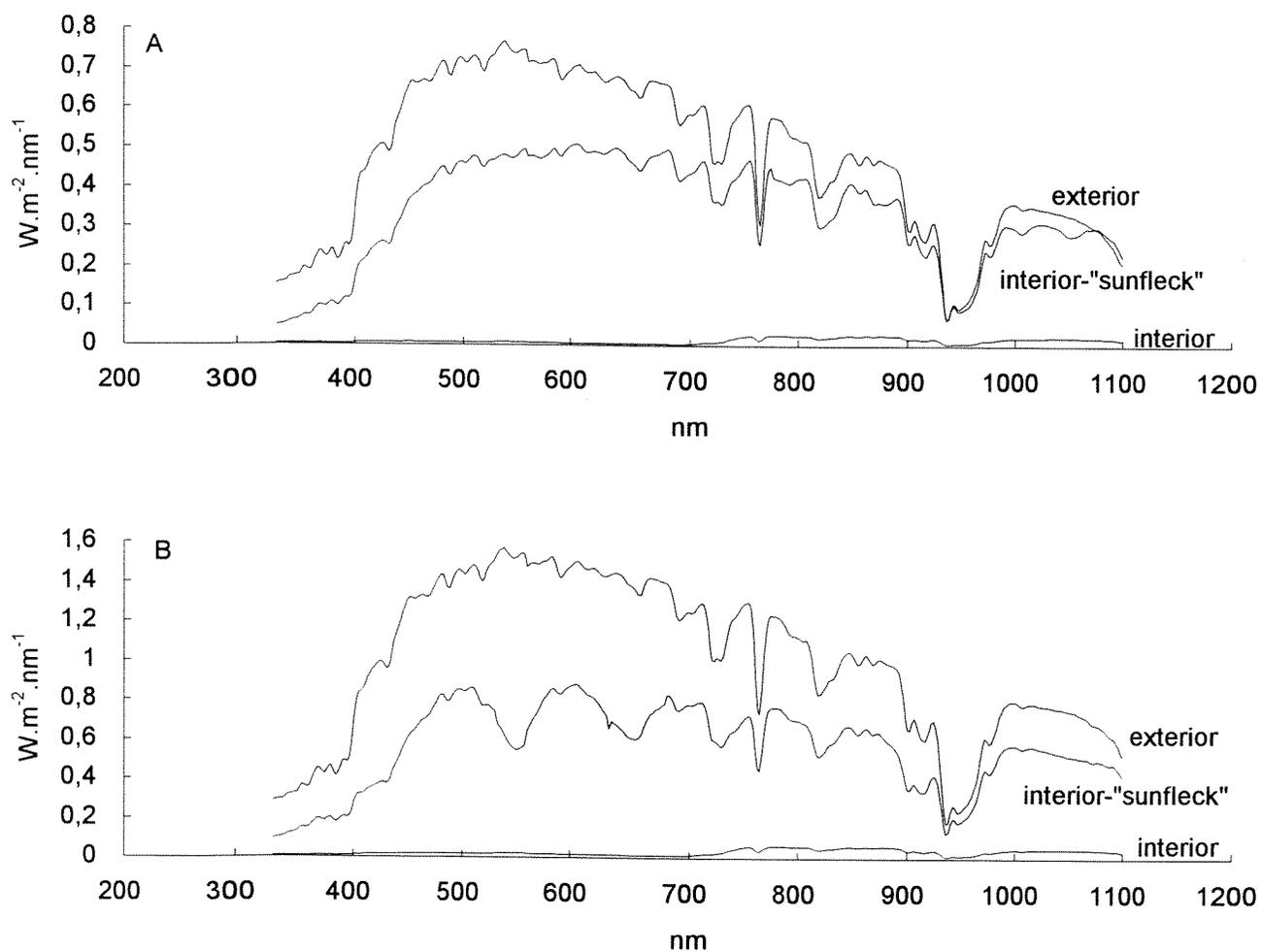


Figura 8.2 - Espectro da radiação solar medido na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP, em data próxima ao equinócio de primavera de 1992. Medidas efetuadas no exterior (radiação plena) e interior da mata (sob dossel vegetal) às A) 08:00hs e B) 12:00hs sob condição de céu claro. Medidas realizadas com espectroradiômetro LI-COR (LI-1800).

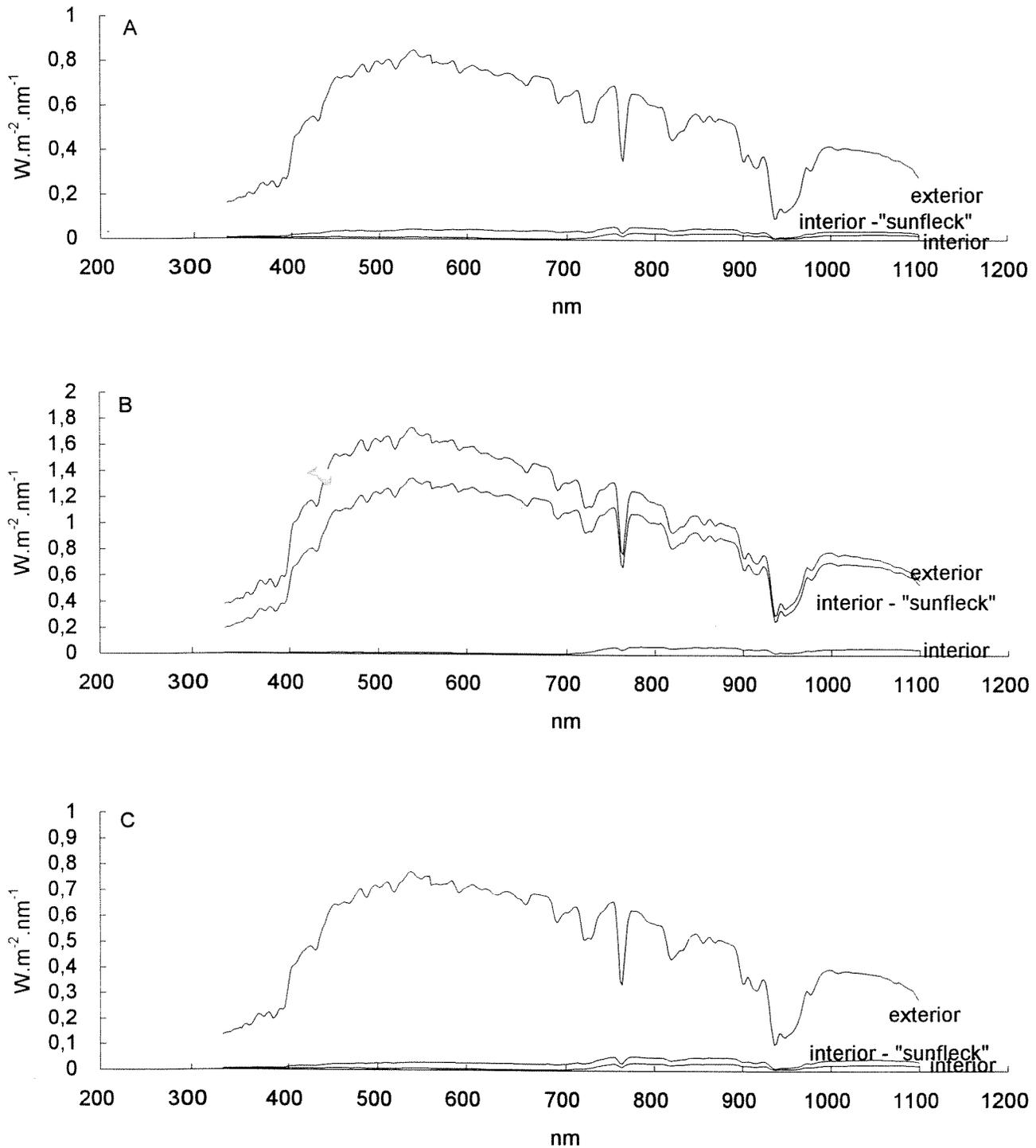


Figura 8.3 - Espectro da radiação solar medido na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP, em data próxima ao solstício de verão de 1992. Medidas efetuadas no exterior (radiação plena) e interior da mata (sob dossel vegetal) às A) 08:00hs, B) 12:00hs e C) 16:00hs, em dia de céu claro. Medidas realizadas com espectroradiômetro LI-COR (LI-1800).

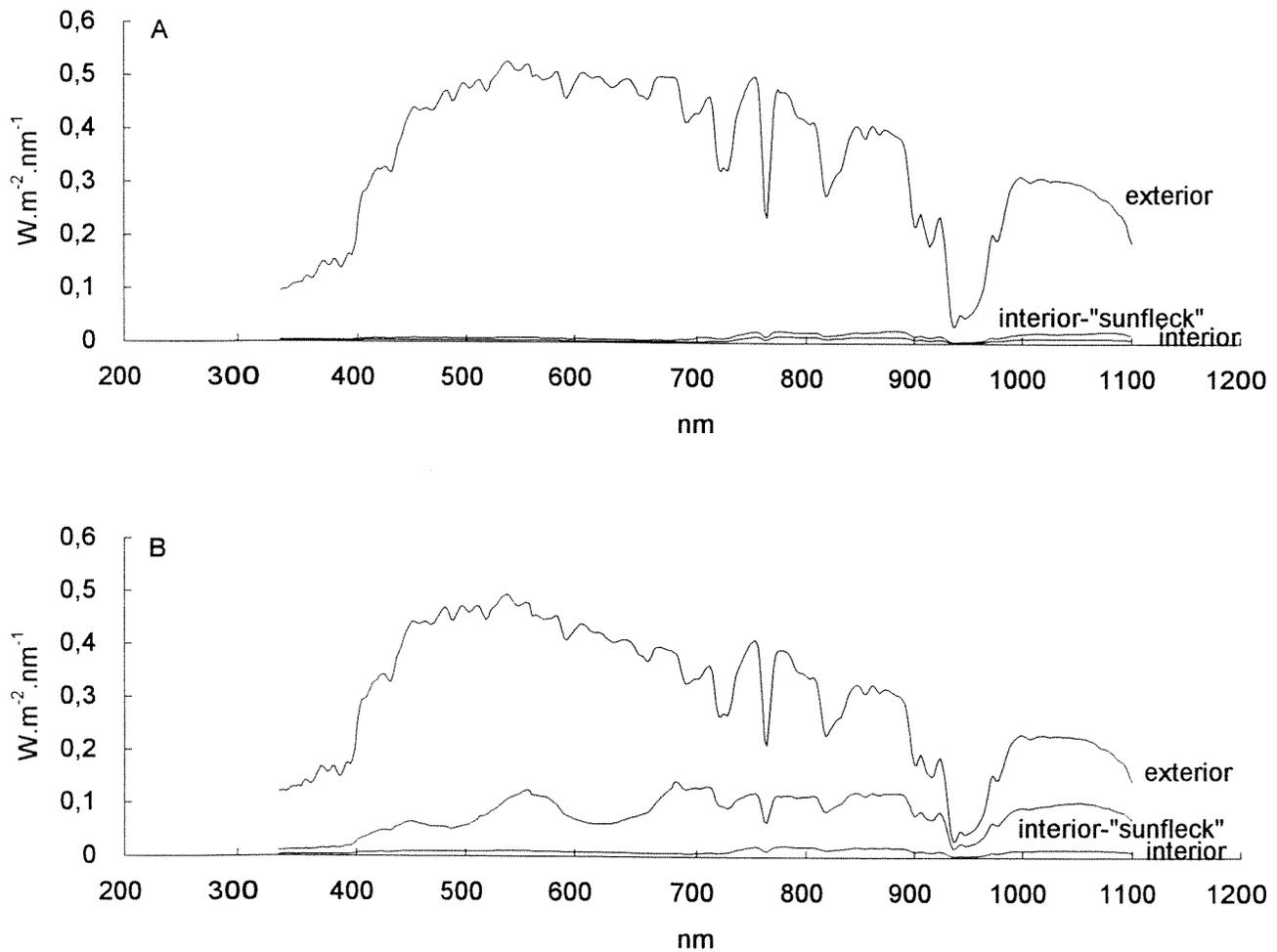


Figura 8.4 - Espectro da radiação solar medido na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP, em data próxima ao equinócio de outono de 1993. Medidas efetuadas no exterior (radiação plena) e interior da mata (sob dossel vegetal) às A) 08:00hs em condição de céu claro e B) 12:00hs em condição de céu parcialmente encoberto por nuvens. Medidas realizadas com espectralradiômetro LI-COR (LI-1800).

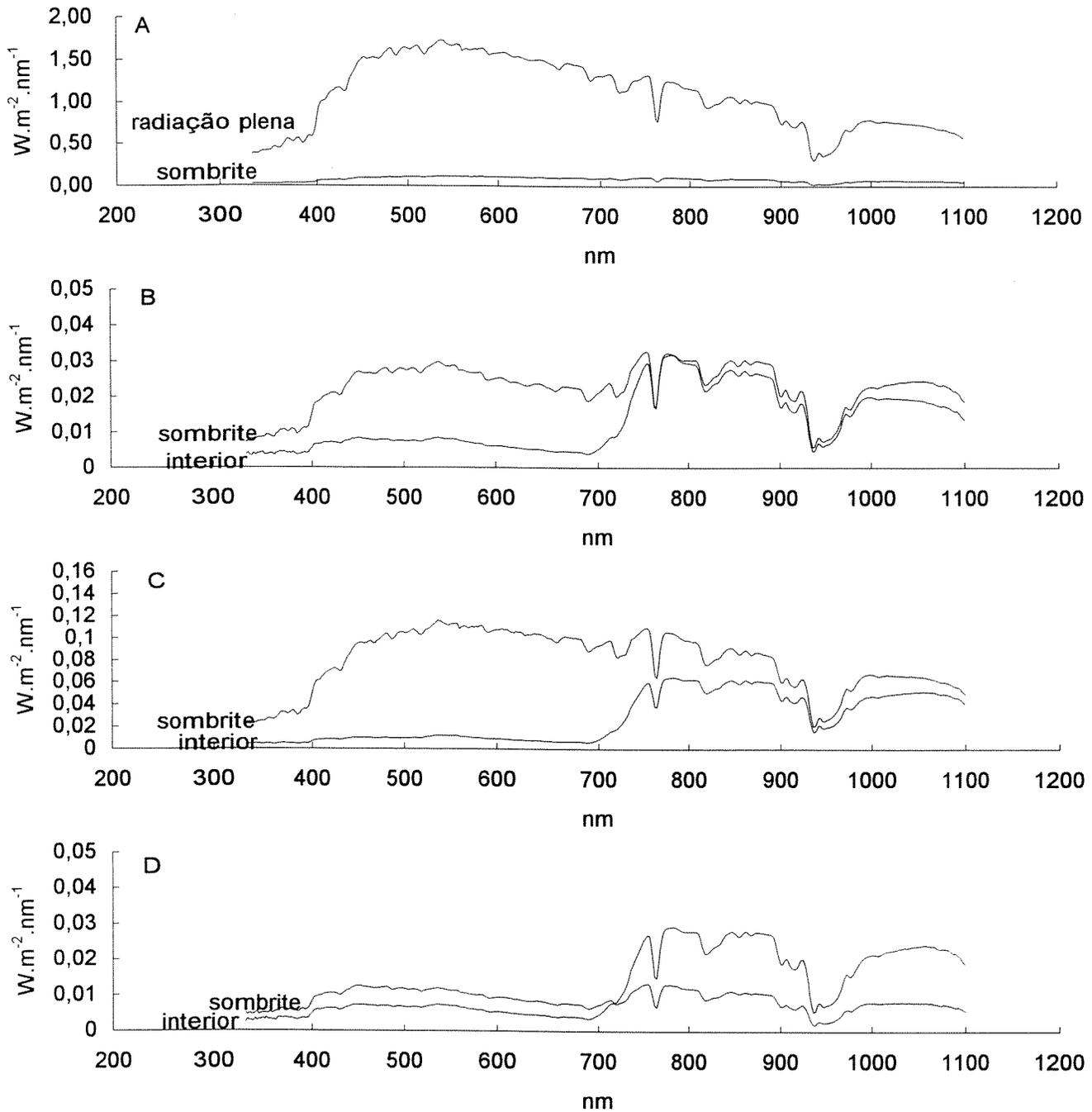


Figura 8.5 - Espectro da radiação solar filtrada por 4 camadas de tela sombrite 50% em comparação A) à radiação plena e B), C), D) à radiação filtrada pela cobertura vegetal no interior da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. A) e C) às 12:00hs; B) às 08:00hs e D) às 16:00hs. Medidas efetuadas em data próxima ao solstício de verão de 1992 com espectrorradiômetro LI-COR (LI-1800).

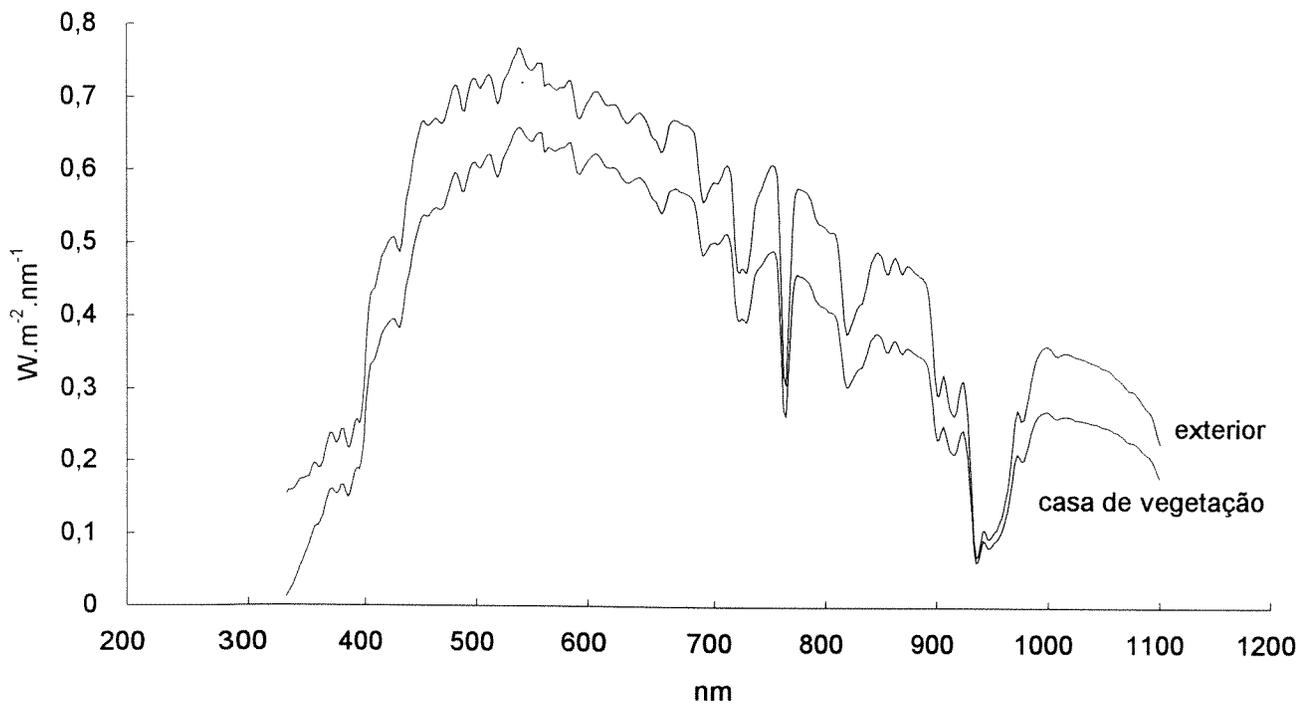


Figura 8.6 - Espectro da radiação solar medido em casa de vegetação no campus da Universidade Estadual de Campinas, SP. Medidas efetuadas com espectrorradiômetro LI-COR (LI-1800).

Tabela 8.2 - Redução da intensidade da radiação solar ocasionada pela cobertura vegetal no interior da Mata de Santa Genebra e por 4 camadas de tela sombrite 50%. Cálculos a partir de medidas efetuadas com espectroradiômetro LI-COR (LI-1800).

		Redução da intensidade da radiação (% em relação à radiação plena)					
Hora	Época do ano ^(*)	400nm	500nm	600nm	700nm		
08:00	Inverno	Interior	98,2	99,0	99,2	99,2	
		Sombrite	-	-	-	-	
	Primavera	Interior	98,6	99,1	99,2	99,2	
		Sombrite	95,9	95,7	95,6	95,5	
	Verão	Interior	98,6	99,1	99,2	99,2	
		Sombrite	96,0	96,5	96,7	96,8	
	Outono	Interior	98,9	99,3	99,4	99,5	
		Sombrite	96,9	97,5	97,8	98,1	
	12:00	Inverno	Interior	99,2	99,5	99,6	99,5
			Sombrite	-	-	-	-
Primavera		Interior	98,3	98,7	98,9	98,9	
		Sombrite	95,7	95,0	94,6	95,0	
Verão		Interior	99,2	99,4	99,4	99,4	
		Sombrite	93,9	93,6	93,2	92,9	
Outono		Interior	97,6	97,9	98,0	98,0	
		Sombrite	-	-	-	-	
16:00/17:00		Inverno	Interior	99,0	98,8	98,8	98,7
			Sombrite	-	-	-	-
	Primavera	Interior	-	-	-	-	
		Sombrite	-	-	-	-	
	Verão	Interior	98,5	99,1	99,3	99,3	
		Sombrite	97,5	98,4	98,7	98,8	
	Outono	Interior	-	-	-	-	
		Sombrite	-	-	-	-	

(*) Medidas realizadas em datas próximas aos solstícios de inverno e verão (1992) e equinócios de primavera (1992) e outono (1993).

Tabela 8.3 - Razão vermelho/vermelho-extremo (V/VE) da radiação solar medida na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP e em casa de vegetação no campus da Universidade Estadual de Campinas, SP. Cálculos a partir de medidas efetuadas com espectroradiômetro LICOR (LI-1800).

Razão V/VE (656 a 664nm / 726 a 734 nm)						
Época do ano ^(*)	Hora	Mata de Santa Genebra			Casa de vegetação	
		Exterior	Exterior sombrite ^(**)	Interior	Interior "sunfleck"	
Inverno	08:00	1,36	-	0,43	-	-
	12:00	1,27	-	0,27	-	-
	17:00	1,44	-	0,53	-	-
Primavera	08:00	1,34	1,31	0,34	1,23	1,36
	12:00	1,31	1,39	0,44	1,13	-
	17:00	-	-	-	-	-
Verão	08:00	1,29	0,97	0,33	0,99	-
	12:00	1,22	1,12	0,23	1,20	-
	16:00	1,24	0,84	0,31	0,77	-
Outono	08:00	1,37	1,12	0,49	0,52	-
	12:00	1,34	-	0,74	0,96	-
	17:00	-	-	-	-	-

(*) Medidas realizadas em datas próximas aos solstícios de inverno e verão (1992) e equinócios de primavera (1992) e outono (1993).

(**) 4 camadas de tela sombrite 50%.

Tabela 8.4 - Temperaturas mínima-máxima semanais junto aos locais de montagem dos experimentos na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP e em casa de vegetação no campus da Universidade Estadual de Campinas, SP.

Temperaturas mínima-máxima semanais (°C)				
Data de leitura	Exterior	Exterior sob sombrite (*)	Interior	Casa de vegetação
07/11/92	13-30	14-28	14-29	-
13/11/92	17-41	17-33	17-28	20-46
20/11/92	16-38	17-28	16-28	20-47
27/11/92	17-37	17-28	17-28	20-44
03/12/92	16-39	16-25	16-26	18-46
12/12/92	15-41	17- -	15-27	14-45
18/12/92	15-40	15-29	16-26	17-45
26/12/92	17-43	16-36	17-28	18-47
31/12/92	12-45	13-37	13-28	16-48
09/01/93	19-46	18-40	19-30	21-48
17/01/93	18-41	18-29	18-26	19-47
22/01/93	18-40	18-34	18-25	20-43
29/01/93	19-41	18-35	19-26	20-46
05/02/93	18-40	18-36	18-27	21-47
13/02/93	17-37	16-33	18-24	18-41
19/02/93	18-38	17-35	18-25	20-45
26/02/93	16-38	16-35	17-25	18-46
07/03/93	17-39	16-36	17-25	17-47
20/03/93	19-35	14-38	18-27	20-47
28/03/93	17-37	17-33	17-24	19-43
05/04/93	17-35	16-36	18-25	20-43
09/04/93	18-36	17-37	18-26	19-43
16/04/93	14-38	14-37	16-25	15-44
01/05/93	13-38	13-37	14-24	18-42
08/05/93	12-37	12-32	15-24	18-41
19/05/93	11-34	11-29	13-23	15-39
22/05/93	10-28	10-29	12-20	14-39
09/06/93	11-31	11-31	13-21	11-39
16/06/93	08-29	10-25	11-22	12-35
28/06/93	05-32	08-30	08-20	10-39
02/07/93	08-31	08-32	11-22	12-38
20/07/93	10-31	09-29	10-23	11-40
09/08/93	02-35	05-35	05-24	-

(*) 4 camadas de tela sombrite 50%.

Tabela 8.5 - Porcentagens de erro médio no cálculo da área foliar total pelo método gravimétrico em comparação ao método de determinação da área através de imagens geradas por “scanner”. Imagens das folhas destacadas de 5 plantas de cada espécie geradas com uso de “scanner” HP-Scanjet Iip. Cálculo da área das imagens feito através do programa Área II, de Carlos Bravo (CALDAS, L.S; BRAVO,C.;PICCOLO,H. & FARIA, C.R.S.M., 1992. Measurement of leaf area with a hand-scanner linked to a microcomputer. Rev. Bras. Fisiol. Veg., 4: 17-20.)

Espécies	% Erro
<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	+5,64
<i>Trema micrantha</i>	-2,43
<i>Cecropia glazioui</i>	+2,55
<i>Croton priscus</i>	-1,36
<i>Bauhinia forficata</i> subsp. <i>pruinosa</i>	+0,33
<i>Senna macranthera</i>	-1,93
<i>Schizolobium parahyba</i>	+12,67
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	-7,39
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	+2,74
<i>Chorisia speciosa</i>	-2,75
<i>Ficus guaranitica</i>	+1,32
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	+1,86
<i>Pachystroma longifolium</i>	-1,28
<i>Myroxylon peruiferum</i>	-1,86
<i>Hymenaea courbaril</i>	+2,74