INFLUÊNCIA DO SOMBREAMENTO SOBRE O CRESCIMENTO DE MUDAS
DE ESSÊNCIAS NATIVAS, CONCENTRAÇÃO DE CLOROFILA
NAS FOLHAS E ASPECTOS DE ANATOMIA

VERA LEX ENGEL

ENGENHEIRA FLORESTAL

Orientador: Prof. Dr. Fabio Poggiani

Dissertação apresentada à Escola Superior de Agricultura
"Luiz de Queiroz", da Universidade de São Paulo,
para obtenção do título de Mestre em Ciências Florestais.

P I R A C I C A B A

ESTADO DE SÃO PAULO - BRASIL

NOVEMBRO - 1989

E57i Engel, Vera Lex
Influência do sombreamento sobre o crescimento de mudas de essências nativas, concentração de clorofila nas folhas e aspectos de anatomia. Piracicaba, 1989.

203p. ilustr.

Diss.(Mestre)- ESALQ

Bibliografia.

1. Árvore florestal nativa - Anatomia 2. Árvore florestal nativa - Clorofila - Concentração 3. Árvore florestal nativa - Efeito do sombreamento 4. Árvore florestal nativa - Muda - Crescimento I. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba

CDD 634.9

INFLUENCIA DO SOMBREAMENTO SOBRE O CRESCIMENTO DE MUDAS
DE ESSÊNCIAS NATIVAS. CONCENTRAÇÃO DE CLOROFILA
NAS FOLHAS E ASPECTOS DE ANATOMIA

VERA LEX ENGEL

Aprovada em: 12.12.1989

Comissão Julgadora:

Prof.Dr. Paulo Roberto Camargo Castro

ESALQ/USP

Prof. Dr. Fabio Poggiani

ESALQ/USP

Prof^a. Dr^a. Marico Meguro

IB/USP

Prof. Dr. Fabio Poggiani
Orientador

"Luz do sol
que a folha traga e traduz
em verde novo, em folha,
em graça, em vida,
em força, em luz"...

CAETANO VELOSO

Dedico este trabalho à memória
de minha mãe, *Aurea*, quem me ensinou
a amar a Ciência e a respeitar a
Natureza.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Prof. Dr. Fabio Poggiani, pela grande dedicação, amizade e incentivo durante todo o desenvolvimento do trabalho e de minha vida acadêmica e profissional.

Aos meus pais, Haroldo e Myriam, por todos estes anos de carinho, amor e compreensão; pelo apoio que nunca faltou, e pela formação necessária para ter cumprido mais esta etapa.

A FAPESP, pela concessão de bolsa para realização do trabalho

Ao Prof. Hilton Thadeu Z. do Couto, pela orientação na coleta de dados e análise dos resultados, e pelas valiosas opiniões.

Aos Profs. Mário Tomazzelo Filho e Antônio Natal Gonçalves pelas contribuições ao trabalho.

Ao IPEF, principalmente a pessoa do Engo. Admir Lopes Mora, pelo apoio à realização do trabalho, e aos demais professores e funcionários do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ/USP, que de uma forma ou de outra colaboraram na realização do trabalho, especialmente Alba Valéria e Maria, nas etapas de laboratório, ao Sr.

José, Sr.Chico e ao Técnico Lindolfo na fase de viveiro.

Às Biólogas Regina Lex Engel Moraes e Gisele M. de Almeida pela colaboração nos estudos anatômicos.

Ao meu irmão, Júlio, e demais amigos e colegas do Curso de Pós-Graduação, principalmente Celina, Mário, Noemi e Arnaldo pela amizade e companheirismo, sem o que não poderia ter chegado até aqui.

Aos colegas da FCA/UNESP pelo apoio e incentivo.

SUMARIO

	Página
LISTA DE FIGURAS.....	v
LISTA DE TABELAS.....	vii
LISTA DE QUADROS.....	x
RESUMO	xi
SUMMARY	xiii
1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	6
3. REVISÃO BIBLIOGRAFICA	6
3.1. A luz como fator no ecossistema florestal.	7
3.2. Outras mudanças microclimáticas associadas à cobertura florestal e a clareiras	12
3.3. Estratégias de adaptação das plantas à in- tensidade luminosa	14
3.4. Validade da utilização de sombreamento artificial para estudos de adaptação das plantas à intensidade luminosa.....	22
3.5. Intensidade luminosa e processo fotossin- tético.....	26
3.6. Clorofilas e absorção da luz	29
3.7. Intensidade luminosa e estrutura anatômica das folhas	37
3.8. Intensidade de luz e o crescimento das plantas	45

4. MATERIAL E METODOS	55
4.1. Espécies	55
4.1.1. <u>Amburana cearensis</u>	55
4.1.2. <u>Zeyhera tuberculosa</u>	57
4.1.3. <u>Tabebuia avellanedae</u>	58
4.1.4. <u>Erythrina speciosa</u>	60
4.2. Níveis de sombreamento	62
4.3. Delineamento estatístico	64
4.4. Localização	72
4.5. Produção das mudas	74
4.5.1. Sementes	74
4.5.2. Substrato	74
4.5.3. Sistema de produção de mudas	76
4.6. Estudos de microclima	79
4.7. Análise do crescimento	80
4.8. Análise da concentração de clorofila nos tecidos foliares e seu espectro de absorção de luz	83
4.9. Estudo de estrutura morfológica das folhas	87
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO	91
5.1. Microclima	91
5.1.1. Intensidade relativa da luz	91
5.1.2. Temperatura e umidade relativa do ar.....	96
5.1.3. Temperatura do solo	100
5.2. Sobrevivência	100

5.3. Crescimento	103
5.3.1. Altura	103
5.3.2. Diâmetro	113
5.3.3. Matéria seca da parte aérea	122
5.3.4. Área foliar	127
5.3.5. Razão de área foliar	131
5.3.6. Coeficiente de resposta à intensi- dade relativa da luz	136
5.3.7. Conteúdo de água da parte aérea	138
5.4. Conteúdo de clorofila nas folhas e seu es- pectro de absorção	143
5.4.1. Análises quantitativas	143
5.4.2. Espectros de absorção	151
5.5. Estrutura morfológica das folhas	157
5.5.1. Cortes transversais do limbo	157
5.5.2. Epiderme foliar	164
5.6. Considerações finais	173
6. CONCLUSOES	180
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	183
APENCIDE.....	198

LISTA DE FIGURAS

	Página
1. Desenho esquemático das armações de tela "sombrite" utilizadas para cada um dos níveis de sombra, mostrando ainda a disposição dos blocos no seu interior	63
2. Detalhe de uma parcela de <u>Amburana cearensis</u> aos 6 meses de idade, do Experimento B (42% de sombra)	65
3. Detalhe de uma parcela de <u>Zeyhera tuberculosa</u> aos 6 meses de idade	66
4. Detalhe de uma parcela de <u>Tabebuia avellanedae</u>	
5. Parcela de <u>Erythrina speciosa</u>	67
6. Esquema de campo do delineamento estatístico utilizado	68
7. Desenho esquemático do ângulo de incidência dos raios solares sobre as coberturas de tela "sombrite" ao longo do dia	94
8. Parâmetros microclimatológicos de canteiros experimentais sob 4 níveis de sombreamento, durante o ano de 1987: 1 - temperaturas médias mensais do ar; 2 - temperaturas máximas absolutas; 3 - temperaturas mínimas absolutas; 4 - umidade relativa do ar	97
9. Curvas de crescimento em altura em plântulas submetidas a diferentes níveis de sombra	107
10. Influência da intensidade relativa de luz na	

altura final no estágio de mudas. Valores estimadas através de análises de regressão ...	112
11. Curvas de crescimento em diâmetro de colo em mudas submetidas a diferentes níveis de sombra	116
12. Variação do diâmetro do colo em função da intensidade relativa de luz	120
13. Variação da matéria seca da parte aérea em função da intensidade relativa da luz	125
14. Variação da área foliar total em função da intensidade relativa de luz	129
15. Variação da razão área foliar (g/cm ²) em função da intensidade luminosa relativa	134
16. Espectros de absorção de luz da clorofila extraída em acetona 80% de folhas de <u>Amburana cearensis</u> (1) e <u>Zeyhera tuberculosa</u> (2)	152
17. Espectros de absorção de luz da clorofila extraída em acetona 80% de folhas de <u>Tabebuia avellanedae</u> (3) e <u>Erythrina speciosa</u> (4)	153
18. Epiderme foliar de <u>Amburana cearensis</u> em diversos níveis de sombra	164
19. Epiderme foliar de <u>Zeyhera tuberculosa</u> em diversos níveis de sombra	165
20. Epiderme foliar de <u>Tabebuia avellanedae</u> , face abaxial	166
21. Epiderme foliar de <u>Erythrina speciosa</u> em diversos níveis de sombra	167

LISTA DE TABELAS

	Página
1. Análise da fertilidade do substrato utilizado para produção de mudas	73
2. Intensidade relativa média de luz (I.R.L.) entre as 10 e 14 horas, observada nos níveis de sombra B, C e D	92
3. Sobrevivência de plantas (%) de <u>Amburana cearensis</u> (1), <u>Zeyhera tuberculosa</u> (2), <u>Tabebuia avellanedae</u> (3) e <u>Erythrina speciosa</u> (4), respectivamente aos 425, 355, 338 e 220 dias após a semeadura	101
4. Análise de regressão simples para o crescimento em altura (cm) das mudas nos diferentes níveis de sombra em função da idade (dias)	104
5. Análises de regressão para a altura (cm) em função da intensidade relativa de luz, para mudas de <u>Amburana cearensis</u> (1); <u>Tabebuia avellanedae</u> (3) e <u>Erythrina speciosa</u> (4)	111
6. Análise de regressão simples para o crescimento em diâmetro do colo (mm) nos diferentes níveis de sombra em função da idade (dias)	115
7. Análise de regressão para diâmetro de colo (mm) em função da intensidade relativa de luz para mudas de <u>Amburana cearensis</u> (1), <u>Zeyhera</u>	

<u>tuberculosa</u> (2), <u>Tabebuia avellanedae</u> (3) e <u>Erythrina speciosa</u> (4)	118
8. Análises de regressão para matéria seca final da parte aérea de mudas de <u>Amburana cearensis</u> (1); <u>Tabebuia avellanedae</u> (3) e <u>Erythrina speciosa</u> (4), em função da intensidade relativa de luz	123
9. Análises de regressão para área foliar total (cm ²) em função da intensidade relativa de luz	128
10. Análises de regressão para razão de área foliar (g/cm ²) de mudas de <u>Amburana cearensis</u> (1); <u>Zeyhera tuberculosa</u> (2) e <u>Erythrina speciosa</u> de luz	133
11. Coeficiente de resposta em crescimento em relação à intensidade relativa de luz	137
12. Análises de correlação linear entre porcentagem de umidade (base matéria seca) e nível de sombra	139
13. Comparação entre médias de umidade % (base matéria seca) da parte aérea das diferentes espécies, em cada nível de sombra	142
14. Comparação entre as médias de concentração de clorofila a e b (mg/g peso fresco) e razão de clorofila a e b de diferentes níveis de sombreamento.....	143
15. Análises de correlação linear simples (Pearson) entre clorofila foliar e nível de sombreamento	145

16. Comparações entre médias de clorofila total e razão clorofila a/b em folhas de <u>Amburana cearensis</u> (1); <u>Zeyhera tuberculosa</u> (2); <u>Tabebuia avellanedae</u> (3) e <u>Erythrina speciosa</u> (4) em diferentes níveis de sombreamento	150
17. Análises de correlação linear simples (Pearson) entre características anatômicas de cortes transversais de folhas e nível de sombreamento	159
18. Comparação entre médias de características anatômicas de cortes transversais de folhas em diversos níveis de sombreamento (Duncan)	162
19. Análise de correlação linear simples (Pearson) entre frequência estomática (número de estômatos/mm ²) e nível de sombra.....	170
20. Comparação entre médias de frequência estomática (nº de estômatos/mm ²) da epiderme inferior das folhas.....	172

LISTA DE QUADROS

Página

1. Esquema geral da análise conjunta de variância
utilizada 71
2. Esquema de desdobramento da análise conjunta
de variância por nível de sombreamento 72

INFLUENCIA DO SOMBREAMENTO SOBRE O CRESCIMENTO DE MUDAS DE
ESSENCIAS NATIVAS, CONCENTRAÇÃO DE CLOROFILA NAS FOLHAS E
ASPECTOS DE ANATOMIA

Autora: VERA LEX ENGEL

Orientador: PROF. DR. FABIO POGGIANI

RESUMO

Estudaram-se as intensidades de luz mais adequadas ao crescimento na fase juvenil de quatro essências florestais que ocorrem no Estado de São Paulo, submetidas a níveis de sombreamento de 0% (pleno sol); 42, 68 e 82% durante a fase de viveiro. As espécies estudadas foram: (1) Amburana cearensis (Fr. All.) A.C. Sm., "cerejeira"; (2) Zeyhera tuberculosa (Vell) Bur, "ipê-felpudo"; (3) Tabebuia avellanedae Lorentz ex Grisebach, "ipê-roxo" e (4) Erythrina speciosa Andr, "suinã". A. cearensis atingiu maiores médias de altura, diâmetro do colo, matéria seca da parte aérea e área foliar sob 82% de sombra; as taxas de crescimento em altura e diâmetro do colo também foram mais altas em níveis acima de 68% de sombra, mas em todos os casos estas foram menores do que das outras espécies. A sobrevivência a pleno sol foi baixa. Z. tuberculosa não respondeu ao sombreamento quanto à altura, peso seco da parte aérea e

taxas de crescimento em altura. O diâmetro do colo e taxas de crescimento em diâmetro foram maiores em até 42% de sombra, e a área foliar apresentou aumento em até 82% de sombra, acompanhada por um aumento na porcentagem de água na parte aérea. T. avellanadae apresentou maiores médias de altura, matéria seca da parte aérea e área foliar a 82% de sombra; as taxas de crescimento em altura foram maiores a 68% de sombra, e as de diâmetro de 0 a 68%; a porcentagem de água da parte aérea diminuiu com o sombreamento e foi a menor entre as espécies. Esta espécie mostrou uma maior plasticidade morfológica em relação à luz. E. speciosa apresentou maiores médias de alturas, diâmetro e matéria seca da parte aérea a pleno sol, e maiores taxas de crescimento em altura e diâmetro em até 42% de sombra; a sua área foliar não se alterou. Em todas as espécies a espessura total da folha, espessura do parênquima paliádico e sua proporção relativa, além da frequência estomática, diminuíram com sombreamento; a concentração de clorofila total aumentou e também a sua capacidade de absorção de luz. A razão entre clorofila a/b aumentou em A. cearensis e E. speciosa. Com o aumento da intensidade de luz estas espécies não formaram folhas típicas, respectivamente, de sol e de sombra. Uma escala crescente de tolerância à sombra pode ser estabelecida na seguinte ordem: E. speciosa < Z. tuberculosa < T. avellanadae < A. cearensis.

INFLUENCE OF SHADING ON NATIVE FOREST TREE SPECIES
SEEDLINGS GROWTH, LEAF CHLOROPHYLL CONCENTRATION
AND ASPECTS OF ANATOMY

Author: VERA LEX ENGEL

Adviser: PROF. Dr. FABIO POGGIANI

SUMMARY

The present paper had the objective to study the most adequate light intensity in the juvenile growth phase of four forest species occurring at São Paulo State, under shading levels of 0% (full light), 42%, 68% and 82% during the nursery phase. The species studied were (1) Amburana cearensis, (Fr. All.) A.C. Sm., "cerejeira"; (2) Zeyhera tuberculosa, (Vell) Bur, "ipê-felpudo"; (3) Tabebuia avellanedae Lorentz ex Griseb, "ipê-roxo" and (4) Erythrina speciosa, Andr., "suinã". A. cearensis reached higher averages of height, diameter, shoot dry weight and leaf area under the shading levels of 82%; the height and diameter growth rates were higher at shading levels over 68%, but in any case lower than the other species. The survival at full light level was low. Z. tuberculosa did not respond in final height, shoot dry weight and growth rates to the shading treatment. The final average diameter and diameter growth rate were higher in shading levels up to

42%, and the leaf area showed an increase at the shading level of 82% besides an increase in the shoot water percentage. T. avellanedae showed higher averages of final height, shoot dry weight and leaf area at 82% of shading. The height growth rate were higher at the shading level of 68%, and the diameter growth rate from full light up to 68%. The shoot water percentage decreased with shading increase and was the lowest one among the species. This species showed a higher morphologic plasticity in response to the light. E. speciosa showed higher averages of height, diameter and shoot dry weight under full light, and the height and diameter growth rates were higher 42% of shading; its leaf area has not changed. In all species the leaf total thickness, the palisade parenchyma thickness and its relative ratio, besides the stomata frequency decreased with increase of shading level. The total chlorophyll concentration increased with increase of shading level as well as its light absorption capacity; the chlorophyll a/b ratio increased in A. cearensis and E. speciosa with increase of light intensity. These last species did not produce typical sun and shade leaves, respectively. An increasing scale of shade tolerance can be established in the following order: E. speciosa < Z. tuberculosa < T. avellanedae < A. cearensis.

1. INTRODUÇÃO

Vivemos em uma época de grande conflito entre o desenvolvimento industrial e a conservação de nossos recursos naturais renováveis. A exploração imediatista, visando a obtenção de recursos a curto prazo, tem levado a uma contínua e progressiva devastação florestal, trazendo graves consequências ao ambiente e ao homem.

A devastação une-se a outras formas de exploração indevida dos recursos naturais e à falta de planejamento territorial, geradora de uma ocupação fundiária desordenada, e provocando um quadro caótico de deterioração ambiental.

Esta situação tem colocado o Brasil numa triste posição de destaque mundial pelas suas altas taxa de desflorestamento e degradação ambiental, e pela ausência de preocupação quanto à conservação.

Deste modo, temos assistido ao desaparecimento quase completo em nosso território de muitas essências florestais de valor econômico e/ou ecológico, o que inclusive começa, num futuro próximo, a ameaçar o

mercado mundial de madeiras tropicais (ERFURTH, 1983; LUNNING, 1987).

No Estado de São Paulo esta situação é particularmente grave, visto que o patrimônio florestal foi destruído quase que por completo pela ação dos colonizadores no passado e pela posterior devastação sistemática com a expansão das fronteiras agrícola e industrial. Neste processo, a grande responsável pela devastação das florestas paulistas foi a lavoura cafeeira, que aliada a outros fatores, causou em pouco mais de 100 anos a redução da cobertura florestal do Estado a apenas 8% do original (VICTOR, 1975).

Atualmente as áreas florestais do Estado encontram-se restritas a regiões de difícil acesso e às unidades de conservação federais ou estaduais, além de fragmentos isolados, que foram conservados em algumas poucas propriedades particulares. O patrimônio florestal encontra-se hoje no seu limite mais crítico e a sua destruição ocorreu mesmo antes que estas florestas tivessem sido bem conhecidas do ponto de vista ecológico e silvicultural.

Os reflorestamentos homogêneos praticados em larga escala, com espécies exóticas de rápido crescimento, surgem como fonte alternativa de madeira principalmente para fins industriais e energéticos, sendo importantes por diminuir a pressão sobre as florestas naturais. Estes

reflorestamentos normalmente demandam espécies de fácil reprodução, pouco exigentes em solos, bom rendimento volumétrico e fácil manejo, o que dificilmente se encontra em espécies nativas.

As florestas homogêneas são uma solução atual e rápida do problema do reflorestamento, mas as espécies de rápido crescimento não se prestam para determinadas funções, e nem sempre sua madeira preenche requisitos básicos de qualidade para fins mais nobres.

A indústria madeireira deve dispor também de "madeiras de lei" nativas, de qualidade superior e alto valor econômico. A garantia do abastecimento futuro com madeiras nobres é uma importante tarefa da geração atual e das entidades governamentais.

É necessário, portanto, que se desenvolvam programas de regeneração de florestas com essências nativas valiosas, antes que elas desapareçam por completo de nossas matas.

Entretanto, o plantio de essências nativas, seja com finalidade econômica ou conservacionista, requer uma série de cuidados que dependem do conhecimento prévio de suas características fisiológicas e exigências ecológicas nas diversas etapas de seu ciclo vital.

A maioria das essências nativas valiosas dependem de certas condições existentes no ambiente natural, como a intensidade, distribuição e qualidade da energia

luminosa, disponibilidade de água e nutrientes e interações com outros organismos, que normalmente não são conhecidos.

Embora uma plasticidade fenotípica relativamente ampla possa ocorrer em muitos casos, a pouca atenção dada ao conhecimento autoecológico das espécies de interesse tem fadado ao insucesso ou à inviabilidade técnica muitos programas voltados à sua utilização. Estudos ecofisiológicos que indiquem a influência dos fatores ambientais na distribuição, sobrevivência e desenvolvimento das espécies florestais, e que auxiliem na compreensão de seu papel no ecossistema, tornam-se portanto fundamentais. Assim, recomendações mais seguras e menos empíricas poderão ser fornecidas para programas de regeneração de florestas, desde a fase da escolha de espécies aptas a determinados sistemas, até na elaboração de técnicas mais adequadas de manejo florestal.

Dentre as essências florestais, a cerejeira, Amburana cearensis (Fr.All.) A.C.Sm. é uma espécie fornecedora de madeira de grande valor comercial, e por isso muito procurada. Entretanto, embora haja alguns estudos botânicos e dendrológicos sobre a espécie, praticamente não se conhecem resultados de pesquisas silviculturais e ecológicas que mostrem seu potencial para programas de regeneração. Sabe-se, entretanto, que esta espécie possui uma distribuição geográfica ampla e ocupa uma grande

variedade de habitats, desde a região do agreste nordestino, até matas pluviais atlânticas e matas mesófilas semidecíduas, ocorrendo também em áreas abertas. O ipê-felpudo, Zeyhera tuberculosa (Vell.) Bur., também fornecedor de madeira de boa qualidade, é mais conhecido do ponto de vista silvicultural, com alguns resultados de pesquisa que indicam seu ótimo potencial para programas de regeneração a céu aberto, pelo seu rápido crescimento e pela sua capacidade de invadir pastagens abertas, formando povoamentos quase puros. Já o ipê-roxo, Tabebuia avellanedae Lorentz ex Grisebach, apesar de ser largamente utilizado em paisagismo e arborização urbana, é pouco estudado do ponto de vista ecológico-silvicultural, a despeito do valor de sua madeira. Sabe-se entretanto que ele cresce lentamente a pleno sol e não se regenera naturalmente em áreas abertas. O suinã, Erythrina speciosa Andr., é uma espécie que nunca mereceu um estudo mais profundo, apesar de também ser bastante utilizada para paisagismo. Conhece-se entretanto seu crescimento rápido e vigoroso em áreas abertas. Esta espécie, apesar de possuir madeira bastante leve, pode ter um bom potencial para produção de biomassa, merecendo ser melhor estudada. Pode também ser utilizada na recuperação de solos degradados em virtude de sua capacidade de estabelecer simbiose com as bactérias do gênero Rhizobium e por apresentar elevados teores de nitrogênio nas folhas.

2. OBJETIVOS

O presente trabalho teve como objetivo estudar a intensidade de luz mais adequada durante a fase juvenil do desenvolvimento de quatro essências florestais que ocorrem no Estado de São Paulo; ou seja: cerejeira, Amburana cearensis (Fr. All.) A.C.Sm., ipê-felpudo; Zeyhera tuberculosa (Vell.) Bur.; ipê-roxo, Tabebuia avellanedae Lorentz ex Grisebach; e suinã, Erythrina speciosa Andr. De acordo com alguns indicativos prévios e com base principalmente no ritmo de crescimento destas espécies admitiu-se inicialmente a hipótese de que a A.cearensis fosse a mais tolerante à sombra e E.speciosa a mais intolerante, sendo as outras duas intermediárias.

Para melhor interpretar a resposta destas plantas à intensidade luminosa, estudou-se ainda a concentração de clorofila nas folhas e sua curva de absorção de luz, bem como alguns aspectos da estrutura anatômica das folhas em resposta aos diferentes níveis de luz.

3. REVISÃO BIBLIOGRAFICA

3.1. A luz como fator no ecossistema florestal

Apesar dos fatores individuais do ambiente não serem forças isoladas que atuam sobre os organismos, a luz é fundamentalmente importante como fonte essencial e direta de energia para o desenvolvimento de todos os vegetais verdes, por sua ligação com a fotossíntese e por correlacionar-se direta ou indiretamente com um grande número de processos ligados ao crescimento vegetal.

A conversão de energia luminosa em energia química através da fotossíntese é o processo básico necessário para o estabelecimento de uma cadeia alimentar. Deste modo, o funcionamento, estrutura e sobrevivência de qualquer ecossistema são fortemente dependentes da luz (WHATLEY & WHATLEY, 1982), pois a radiação solar situada na faixa da luz visível (comprimento de onda entre 400 e 700 nm, aproximadamente) é a mais efetiva para a fotossíntese

(SHIRLEY, 1929; REIFSNYDER LULL, 1965; HALL & RAO, 1980; SPURR & BARNES, 1980), e esta representa cerca de 50% da

radiação global incidente sobre a terra (WARING & SCHLESINGER, 1985).

Embora os fatores primários que determinam o estabelecimento de determinada comunidade vegetal em uma região sejam a precipitação e a temperatura (CLARKE, 1971; WALTER, 1971; ANDRAE, 1978; JACOBS, 1988), a distribuição local das espécies dentro destas comunidades está fortemente influenciada pelas diferenças na disponibilidade de luz. Ou seja, a grande variabilidade entre as diferentes espécies vegetais quanto às suas necessidades de luz durante as etapas do ciclo vital, bem como nos hábitos de crescimento, resulta no desenvolvimento de comunidades estratificadas que proporcionam uma ampla faixa de habitats para outros organismos (WHATLEY & WHATLEY, 1982). Assim, graças às respostas de crescimento à luz, as plantas conseguem explorar condições microclimáticas mais favoráveis, e evitar as desfavoráveis (JACOBS, 1988).

Entretanto, a luz tanto afeta a estrutura das comunidades como é afetada por ela. A luz que atravessa um dossel florestal sofre mudanças consideráveis quanto à sua intensidade, duração e qualidade. A importância destas mudanças para o processo de regeneração e crescimento das florestas (LUGO, 1970; WALTER, 1971; BAZZAZ, 1979; SASAKI &

MORI, 1981; NYGREN & KELLOMAKI, 1983/1984; AMO, 1985) tem levado muitos autores a estudar as condições de luz dentro do dossel florestal e em clareiras.

A quantidade de luz que atinge o solo de uma floresta depende das espécies presentes, propriedades óticas das folhas e densidade das sucessivas camadas abaixo do dossel (REIFSNYDER & LULL, 1965).

Em florestas densas, a redução da luminosidade abaixo do dossel pode ser muito acentuada. Segundo SPURR & BARNES (1980), a iluminação relativa abaixo de um dossel de floresta temperada caducifólia que se encontra desprovida de folhas pode chegar a 50-80%, enquanto um valor de 1 a 5% é comum para estas florestas quando com folhas. REIFSNYDER & LULL (1965) assinalam valores de 2 a 60% de iluminação relativa para florestas de folhosas. Já em coníferas a redução pode ser um pouco maior, principalmente na época de emissão de brotações anuais, chegando a extremos de 0,5-6,7% (Ovington & Madgwick, citados por REIFSNYDER & LULL, 1965). Em florestas tropicais densas, registram-se valores tão baixos quanto 0,2%-1% (JACOBS, 1988).

Entretanto, para se analisar as condições de luz dentro do dossel de florestas tropicais, torna-se conveniente distinguir seus diversos componentes. A luz que se difunde através da folhagem é diferente daquela que

chega ao piso florestal através da penetração quase direta dos raios solares pelas aberturas do dossel.

A luz difusa consiste-se da radiação solar que é refletida e transmitida através dos estratos florestais, ou seja, é a radiação luminosa que compõe a "sombra". De acordo com SASAKI et alli (1981), a luz difusa é relativamente constante, embora a iluminação no aberto sofra mudanças frequentes, e isto ocorre provavelmente porque a radiação difusa que compõe a radiação solar global é mantida sob níveis constantes após o sol atingir uma altura no horizonte acima de 30° C.

A luz que atravessa o dossel florestal sofre alterações sensíveis também na sua qualidade, ou seja, na sua composição espectral.

Segundo SPURR & BARNES (1980) a qualidade de luz que chega ao sub-bosque depende tanto das propriedades óticas das folhas quanto da proporção entre luz solar difusa e luz direta que penetra no dossel.

Sabe-se que a luz solar direta tem sua máxima energia na região espectral do amarelo-verde, quando o sol está alto no céu (próximo à região zenital), e este pico desloca-se para a faixa do vermelho com o sol próximo ao horizonte (REIFSNYDER & LULL, 1965; ANDRAE, 1978). Ao contrário, a radiação solar difusa, ou "luz do céu", tem sua intensidade máxima na região azul-violeta do espectro. Segundo SHIRLEY (1929), dentro da floresta a "luz do céu",

ou radiação solar difusa rica em azul, forma uma porcentagem maior da iluminação total do que a luz solar direta.

Além disso, a folhagem verde do dossel absorve mais luz na faixa do azul e do vermelho do que do verde e amarelo, em consequência dos picos de absorção da clorofila (HALL & RAO, 1980), enquanto transmite e reflete uma maior proporção de luz verde (WHATLEY & WHATLEY, 1982) e de radiação infra vermelha (SASAKI et alii, 1981).

Muitos estudos demonstram ainda que sob o dossel de uma floresta fechada, a razão entre radiação vermelha e vermelha-extrema (infravermelha próxima) geralmente é baixa (AMO, 1985).

Como resultado destas interações, um espectro típico de distribuição da energia radiante em florestas mostra um pico na região de luz azul (450 nm), um decréscimo na região do vermelho (680 nm) e um aumento acentuado na região do infravermelho (acima de 700 nm). De acordo com SASAKI et alii (1981), este padrão tem sido encontrado em vários tipos de florestas densas de clima temperado e tropical.

A qualidade da luz é importante para muitos processos fisiológicos nos vegetais, como fotoperiodismo e fototropismo (EVANS, 1973); alongamento caulinar (SASAKI et alii, 1981; LEE, 1988), dormência e germinação de sementes (WIECHERS & VASQUEZ-YANES, 1979). Entretanto os autores são unânimes em aceitar que as diferenças de luz quanto à sua

intensidade têm, nas condições naturais, efeito mais significativo no crescimento das plantas do que a sua qualidade (SHIRLEY, 1929; CLARKE, 1971; AMO, 1985), principalmente quanto ao acúmulo de matéria seca.

Um argumento a favor desta hipótese é o de que, embora os picos de absorção da clorofila estejam nas faixas da luz azul e vermelha, o espectro da ação para a fotossíntese mostra que a luz verde, que é mais abundante em condições de sombra da floresta, também é efetiva por ser absorvida por pigmentos acessórios, principalmente carotenóides, que transferem a energia adicional à clorofila (WHATLEY & WHATLEY, 1982).

3.2. Outras mudanças microclimáticas associadas à cobertura florestal e a clareiras.

Além das condições de luz, outros fatores ambientais ligados direta ou indiretamente à energia radiante e suas interações com a cobertura florestal podem ser importantes para o crescimento das plantas nas camadas inferiores do perfil vertical da floresta.

Segundo SPURR & BARNES (1980), entre os fatores que estão afetados por uma densa cobertura florestal, destacam-se o teor de umidade, o tipo de humus e microorganismos do solo, o regime de temperaturas,

velocidade do vento e umidade relativa do ar, que se modificam bastante quando comparadas com as condições dos espaços abertos.

Geralmente considera-se que a floresta funciona como um "tampão" em relação às condições microclimáticas, diminuindo sua variação no espaço e no tempo, tanto em climas temperados como em climas tropicais.

Em florestas maduras, as plântulas crescendo no piso florestal geralmente experimentam um ambiente menos extremo e menos variável com relação à temperatura, umidade e velocidade do vento, quando comparadas às condições de áreas abertas. Também as flutuações nas temperaturas e na umidade do solo são menores, e a concentração de CO₂ pode situar-se acima dos níveis ambientais (BAZZAZ, 1979).

Segundo JACOBS (1988), a temperatura dentro das florestas tropicais pode ser até 7-10 °C menor do que fora dela, o que pode ter uma importância biológica grande. As diferenças são maiores durante a estação mais quente. As temperaturas médias do solo nos primeiros 40 cm de profundidade oscilam entre 23 °C durante o dia, enquanto podem chegar a 40 °C em áreas abertas, sujeitas a maiores flutuações diárias. Também o déficit de pressão de vapor dentro da floresta apresenta valores máximos de 25% daqueles observados no aberto, e a umidade relativa do ar obedece a um gradiente crescente do dossel em direção ao piso.

Considerando os contrastes meteorológicos

existentes entre o ambiente florestal e o de áreas abertas, as clareiras que aparecem como decorrência de aberturas no dossel devem provocar alterações nas condições reinantes na floresta.

Segundo MARTINEZ-RAMOS (1985), de uma maneira geral o grau de contrastes microclimáticos entre estas duas situações é tanto maior quanto maior for o tamanho da clareira. Há evidências de que em clareiras maiores do que 400 m², as condições aproximam-se bastante das de áreas abertas (DENSLOW, 1980; HARTSHORN, 1980).

Entretanto, pode-se considerar que o fator que mostra uma maior magnitude de variação com a ocorrência de aberturas no dossel continua sendo a intensidade luminosa (TINOCO & VAZQUEZ-YANES, 1985).

3.3. Estratégias de adaptação das plantas à intensidade luminosa

Desde que o mecanismo da fotossíntese passou a ser melhor compreendido e estudado, as exigências lumínicas das diversas espécies florestais têm merecido atenção por parte de pesquisadores de todo o mundo.

A intensidade de luz tem sido reconhecida como o fator mais importante para os mecanismos de regeneração e crescimento das florestas (SHIRLEY, 1929; KRAMER & DECKER, 1944; LUGO, 1970; ASHTON & TURNER, 1979;

BAZZAZ, 1979; NYGREN & KELLOMAKI, 1983/1984; BELLEFLEUR & LAROCQUE, 1983a; AMO, 1985; KOIKE et alii, 1986). A adaptação das espécies à luz na fase de plântula é especialmente importante porque condiciona mudanças morfogênicas e fisiológicas na sua estrutura e função

(WHATLEY & WHATLEY, 1982) e determina o sucesso ou não da regeneração (INOUE, 1983).

A importância da intensidade luminosa tem levado diversos pesquisadores a tentativas de classificar as espécies florestais em grupos ecológicos distintos de acordo com sua capacidade de se adaptar às condições de baixa ou alta luminosidade do ambiente.

A classificação mais óbvia é aquela que separa as espécies entre plantas "de sol" e "de sombra", com base em certas variáveis de resposta à intensidade luminosa.

Uma abordagem clássica é a de BLACKMAN & WILSON (1951), que definem uma planta de sol como aquela que combina uma alta razão entre área foliar e unidade de peso seco total na unidade de tempo (razão de área foliar-RAF) a pleno sol com pequena mudança neste índice a intensidades de luz mais baixas; ao contrário, as plantas de sombra apresentam uma baixa RAF a pleno sol e um rápido aumento deste índice ao aumento do sombreamento.

Já para BLACKMAN (1968), o critério é a taxa de crescimento relativo (acúmulo de matéria seca na unidade de tempo-TCR): as plantas de sol apresentam TCR máxima a uma intensidade relativa de luz de 100% (pleno sol) ou acima desta; as plantas de sombra apresentam uma TCR máxima abaixo de 100% de iluminação.

BOHNING & BURNSIDE (1956) distinguem os dois grupos de plantas com base no ponto de compensação de luz (PCL) e ponto de saturação lumínica (PSL). Consideram como plantas de sol aquelas que necessitam de intensidades luminosas mais altas tanto para o PCL quanto para PSL em relação às plantas de sombra, embora admitam dificuldade de interpretação do significado ecológico destas respostas.

Entretanto, nem sempre as respostas fotossintéticas isoladas constituem um bom parâmetro de classificação das espécies. Estudos indicam que o ambiente em que as plantas foram cultivadas pode influir nas suas características fotossintéticas (BJORKMAN & HOLMGREN, 1963).

Deste modo, BOARDMAN (1977) salienta que as espécies devem ser classificadas como plantas de sol e de sombra de acordo com sua adaptabilidade a um ambiente selecionado. Este autor apresenta então parâmetros relativos à morfologia foliar, estrutura dos cloroplastos, resistências estomáticas e do mesófilo, enzimas carboxilantes, capacidade de reação dos cloroplastos,

quantidade de componentes do cloroplastos e ocorrência de fotoinibição, além do fator genético, que devem ser considerados juntamente com as características fotossintéticas.

Uma outra abordagem é a que distingue as estratégias de "escape à sombra" e "tolerância à sombra". Diante deste enfoque, existiriam espécies que evitam o déficit de luz, ou seja, apresentam mecanismos de aumentar a quantidade de luz disponível para a fotossíntese (LEVITT, 1972); espécies que toleram a sombra, ou seja, que são capazes de ajustar suas taxas metabólicas para sobreviver a baixas intensidades de luz (GRIME, 1965; LUGO, 1970), e espécies intolerantes, que não sobrevivem à sombra (CLARKE, 1971).

Segundo GRIME (1965) as espécies que escapam à sombra são aquelas cujas plântulas são capazes de penetrar rapidamente através da cobertura vegetal herbáceo-arbustiva, suplantando-a. Este conceito se aplica, portanto, a espécies características de áreas mais abertas e evoluiu mais recentemente para o conceito de plantas competitivas (WALTER, 1971; GRIME, 1977, 1982). Plantas competitivas teriam então a propriedade de maximizar a produção de matéria-seca da parte aérea à sombra, através da modificação do fenótipo, e assim aumentar sua capacidade de competir por luz.

Entretanto, para LEVITT(1972), as

estratégias de escape ao déficit de luz estariam relacionadas à capacidade de diminuir a refletância da superfície foliar e de aumentar a absorção de luz pelos centros fotoquimicamente ativos através de cloroplastos mais superficiais e mais ricos em clorofila. Já os mecanismos de tolerância à sombra são mais complexos e se assemelham em alguns pontos àqueles citados por BOARDMAN (1977) para plantas de sombra.

GRIME (1965) sugere algumas bases fisiológicas da tolerância à sombra, associadas à economia no metabolismo de carboidratos, que diminui a predisposição ao ataque de fungos e possibilita um crescimento lento, mas contínuo; mudanças morfogênicas em relação ao tecido fotossintetizante; metabolismo baseado na conservação de energia, que induz a taxas de respiração e fotossíntese baixas, resultando em taxas de crescimento também baixas. Um baixo ponto de compensação de luz ou de CO_2 é considerado também característico de plantas tolerantes (LEVITT, 1972), além de uma menor atividade da enzima carboxilante (GRIME, 1982). Ao contrário, espécies intolerantes possuem taxas metabólicas mais altas mesmo em ambientes sombreados, associadas a uma maior respiração e conversão contínua de fotossintatos em estrutura. Logo, a tolerância está mais ligada à capacidade de sobrevivência por longos períodos sob sombra profunda do que com a capacidade de maximizar a interceptação de luz e de produzir matéria seca à sombra.

Resulta que espécies tolerantes apresentam uma menor plasticidade fenotípica em relação ao sombreamento do que espécies competitivas (GRIME, 1977; 1982).

Entretanto, Hiroi & Monsi, citados por LUGO (1970) consideram ser uma característica de plantas tolerantes a capacidade de manter uma distribuição favorável de fotossintatos à sombra, maximizando a alocação para tecidos fotossintetizantes em detrimento de tecidos que só respiram.

Um outro mecanismo de tolerância à sombra inclui ainda a dormência meristemática, levando a planta a um estado de latência, sob condições de sombra profunda, que tem sido verificado em plantas juvenis de espécies arbóreas tropicais (AMO & GOMEZ-POMPA, 1979).

Como consequência desta diversidade de mecanismos adaptativos, podemos esperar diferentes espécies sendo capazes de se estabelecer em determinadas comunidades e não em outras. Ou seja, plantas de sol ou espécies intolerantes serão melhor adaptadas a habitats abertos, enquanto plantas de sombra ou tolerantes serão favorecidas em habitats profundamente sombreados. Uma categoria intermediária, representada pelas espécies que escapam à sombra, seria mais favorecida em ambientes também intermediários.

Da mesma maneira, de acordo com suas necessidades de luz, as espécies tendem a se suceder no

tempo, numa sequência onde aquelas mais intolerantes precedem as mais tolerantes, e assim por diante.

Assim, grande parte dos trabalhos sobre sucessão secundária em florestas tem considerado a adaptação à intensidade luminosa como mecanismo chave na determinação da sequência de ocupação do espaço nestas comunidades (BAZZAZ, 1979; BELLEFLEUR & LAROCQUE, 1983). Logo, muitos autores têm tentado dividir as espécies em grupos ecológicos distintos de acordo com sua posição na escala sucessional e seu papel na dinâmica das florestas.

A primeira tentativa deste tipo de classificação para florestas tropicais foi a de BUDOWSKI (1965), que dividiu as espécies arbóreas entre aquelas que dominavam a fase pioneira, secundária inicial, secundária tardia e clímax da sucessão secundária de acordo com várias características do seu ciclo vital, entre elas a tolerância relativa à sombra nas diversas fases do desenvolvimento. Semelhantemente, BAZZAZ(1979) dividiu as espécies florestais entre aquelas de estágios iniciais e tardios da sucessão, e caracterizou-as do ponto de vista ecofisiológico, destacando o papel da luz.

Também com base na capacidade de tolerância relativa à sombra, desenvolvida a partir de processos seletivos ligados à dinâmica de aparecimento de clareiras, as espécies de floresta tropical têm sido divididas entre aquelas que dependem em maior ou menor grau, ou que

independem da ocorrência de aberturas no dossel para sua regeneração (WHITMORE, 1978; 1982; HARTSHORN, 1980), e há evidências de que as espécies que apresentam algum tipo de dependência de aberturas no dossel para completar seu ciclo de vida parecem formar o grupo mais numeroso (HARTSHORN, 1980).

Mais recentemente, MARTINEZ-RAMOS (1985) propôs uma classificação mais abrangente, que também se baseia na dinâmica de ocupação de clareiras nas florestas tropicais, mas guardando alguma relação com a abordagem de GRIME (1977; 1982). Para este autor as espécies arbóreas de florestas tropicais pertencem a três grupos ecológicos primários: "pioneiras"; "nômades" e "tolerantes", podendo haver variações em torno destes tipos básicos. As espécies "pioneiras" só se regeneram e completam seu ciclo de vida em áreas abertas e clareiras grandes, possuindo taxas de crescimento, fotossíntese e respiração mais altas, além de frequentemente acumularem um lenho com alto conteúdo de água, o que significa menor custo energético. As espécies "nômades" são aquelas que se regeneram sob o dossel da mata, mas dependem de aberturas para passar da fase juvenil para a adulta, sendo favorecidas por clareiras pequenas ($< 150 \text{ m}^2$); estas possuem ritmos de fotossíntese, respiração e crescimento intermediários, mas mais parecidos com os das pioneiras do que com os das tolerantes. Já as "tolerantes", no conceito deste autor, não dependem estritamente de

aberturas no dossel nem para regeneração nem para crescimento posterior, chegando a permanecer em condições limitantes de luz durante grande parte de sua vida; estas espécies apresentam baixas taxas metabólicas e de fixação de CO₂, e crescimento lento; podem entretanto aclimatar-se às condições de aumento casual de luminosidade, entrando num processo de aceleração do crescimento. Entretanto, estas últimas nunca alcançam o estrato superior e o das emergentes, que são formados pelas "nômades".

3.4. Validade da utilização de sombreamento artificial para estudos de adaptação das plantas à intensidade luminosa

Diante da importância demonstrada pelo fator luz no crescimento das plantas e das florestas, muitos pesquisadores têm se utilizado do sombreamento artificial para verificar a adaptabilidade destas à intensidade luminosa.

Nestes estudos é normal a utilização de coberturas feitas com telas de "nylon", tecido, filmes plásticos translúcidos, chapas metálicas perfuradas e ripados de bambu, que são colocados sobre as plantas e ajustadas para que interceptem quantidades determinadas de energia luminosa.

Dentre estes estudos incluem-se aqueles

delineados para verificar o efeito da intensidade relativa de luz (% de luz em relação às condições de pleno sol), ou da porcentagem de sombreamento (100% - intensidade relativa de luz) nas propriedades fotossintéticas em plântulas de espécies de clima temperado (GATHERUM et alii, 1963; TSEL'NIKER, 1976; NYGREN & KELLOMAKI, 1983/1984) e tropicais/subtropicais (LUGO, 1970; INOUE, 1978; INOUE et alii, 1979). Outros estudaram a influência da intensidade luminosa (ou sombreamento) no crescimento de plântulas de espécies arbóreas temperadas (CECH et alii, 1976; DREW, 1983; GRACA, 1983, REED et alii, 1983; MANDERS, 1986) e tropicais ou subtropicais (MURRAY & NICHOLS, 1966; FERREIRA, 1977; INOUE & TORRES, 1980; SOUZA, 1981). Através destes estudos frequentemente os autores relacionam os resultados obtidos sobre o grau de tolerância destas espécies com as condições da região de origem, sobrevivência em condições naturais e técnicas silviculturais mais adequadas à sua regeneração.

Entretanto, ao se tentar transportar os resultados para as condições de sombra natural, as considerações devem ser feitas com cautela. Segundo SASAKI et alii (1981), o sombreamento artificial produz condições diferentes daquelas da sombra natural. Em contraste com o dossel florestal, a sombra artificial apresenta uma boa correlação com a luz plena, porque a radiação solar difusa e direta são bloqueadas ao mesmo tempo, transmitindo-se

igualmente todas as faixas de comprimento de ondas, sem alteração da qualidade da luz.

Por outro lado, podemos perceber que o índice normalmente utilizado para expressar a intensidade de luz em termos relativos é mais válido para condições de sombra artificial do que natural, pelo fato de que, como já foi discutido, a sombra do dossel florestal nem sempre apresenta uma relação direta com a intensidade luminosa no aberto (SASAKI et alii, 1981).

Um outro fator que deve ser considerado é que em experimentos de sombreamento artificial normalmente se usam plantas envasadas. Estas condições diferem-se das naturais de maneira acentuada, porque a competição das raízes por água e nutrientes foi eliminada, e esta interação pode ser importante para a sobrevivência e o crescimento das plantas em condições naturais (GATHERUM et alii, 1963; CECH et alii, 1976). Por um outro lado, permitem um maior controle local quando se deseja isolar apenas o efeito da intensidade de luz.

Além disso o sombreamento artificial pode induzir também a uma mudança microclimática associada principalmente à diminuição da quantidade de radiação solar que chega ao solo e da circulação de ar. Entretanto, o que se nota é que são poucos os trabalhos deste tipo onde é feito um monitoramento destas variáveis. Frequentemente nem mesmo a intensidade de luz em unidades absolutas é

fornecida, limitando-se à discussão apenas dos valores em porcentagem em relação a pleno sol, como os trabalhos de MURRAY & NICHOLS (1966) e FERREIRA (1977).

Quando ocorrem estas variações, dependendo de seu grau elas podem ou não estar interagindo no crescimento das plantas estudadas.

GATHERUM et alii (1963), utilizando-se de abrigos temporários feitos de madeira e telas de polietileno com cerca de 3x3x2m, encontraram que a temperatura do solo e a umidade relativa do ar variou entre os tratamentos de sombra.

Todavia, SOUZA (1981), utilizando-se de coberturas de telas sombrite de 1,0 m² de área, proporcionando intensidade de luz de 1,5; 9,0; 25,0; 45,0; 71,0; e 100%, não encontraram diferenças significativas entre os tratamentos com relação à temperatura e umidade relativa do ar.

Diante das evidências, podemos considerar que o sombreamento artificial é um método bastante válido para se estudar as necessidades lumínicas das diferentes espécies em condições de viveiro, apresentando certas vantagens em relação aos estudos em condições naturais: pode-se isolar melhor o efeito da intensidade luminosa e fornecer às parcelas condições uniformes de iluminação; o controle local é mais efetivo e também a operacionalização das práticas culturais torna-se facilitada.

Entretanto, como maneira de simular as condições de sombra em uma floresta tem uma validade limitada, e extrapolações para estas condições devem ser feitas com uma certa cautela.

3.5. Intensidade luminosa e o processo fotossintético

Um grande número de pesquisas ecofisiológicas em plantas tem dado ênfase à fotossíntese, por causa de sua relação direta com a sobrevivência e o crescimento das plantas.

Ao se estudar a capacidade de uma determinada espécie se adaptar a certos níveis de luminosidade ambiental, a fotossíntese tem se mostrado útil, porque uma boa parcela das diferenças de tolerância à sombra entre espécies relaciona-se com a habilidade de seu aparelho fotossintético adaptar-se à intensidade de luz (KRAMER & KOZLOWSKI, 1979).

Geralmente aceita-se que plantas adaptadas a ambientes ensolarados em seu habitat nativo apresentam ponto de saturação lumínica - PSL (intensidade de luz na qual a taxa de fotossíntese líquida ou aparente é máxima) e ponto de compensação de luz - PCL (intensidade de luz na qual a taxa de fotossíntese bruta iguala a taxa de respiração, e consequentemente a fotossíntese líquida é nula) mais altos

do que plantas adaptadas a ambientes sombreados, mesmo quando são cultivadas sob condições idênticas (KRAMER e DECKER, 1944; BOHNING & BURNSIDE, 1956).

Este conceito tem levado muitos pesquisadores a utilizar as respostas das taxa fotossintéticas à intensidade de luz (curvas de fotossíntese líquida por unidade de peso ou área foliar em função da intensidade luminosa) para a obtenção de parâmetros fisiológicos de tolerância das espécies à sombra, e também na tentativa de explicar padrões de seu comportamento ecológico.

Deste modo, LUGO (1970) encontrou altos valores para o PSL e PCL de Cecropia peltata e Anthocephalus cadamba, típicas espécies heliófilas, enquanto estes valores para Sloanea berteriana e Dacryodes excelsa foram até 6-7 vezes menores. A capacidade fotossintética (taxa máxima de fotossíntese líquida) também foi maior para as duas primeiras espécies, bem como a razão entre fotossíntese líquida e respiração (razão P/R).

GALVÃO (1980), estudando Enterolobium contortisiliquum, constatou alto ponto de saturação e compensação de luz no estágio juvenil, o que indica sua adaptação a uma alta intensidade luminosa.

KOIKE & SAKAGAMI (1985) encontraram um ponto de compensação de luz para Betula platyphylla quase duas vezes maior do que o de B. maximowicziana, o que confere à

segunda um maior tolerância à sombra.

Outros estudos indicam que as características fotossintéticas das espécies florestais podem se alterar, dependendo das condições luminicas em que elas foram cultivadas.

Geralmente, a intensidade de luz necessária para a saturação, e também a capacidade fotossintética aumentam com o aumento da intensidade de luz sob a qual as plantas foram cultivadas. Entretanto, as taxas fotossintéticas a baixas intensidades de luz tendem a ser maiores para plantas cultivadas sob sombra do que a pleno sol (BOARDMAN, 1977).

A diminuição da capacidade fotossintética em plantas que foram cultivadas à sombra em relação àquelas cultivadas ao sol pode ser devida a mudanças na estrutura foliar e no conteúdo de clorofila. Em Betula pendula o sombreamento diminuiu a taxa fotossintética máxima e o ponto de saturação luminica, o que foi associado ao aumento da área foliar específica (razão entre área e peso seco foliar), diminuição da espessura do mesófilo e do conteúdo de clorofila por unidade de área foliar (NYGREN & KELLOMAKI, 1983/1984).

Entretanto uma maior capacidade fotossintética de plantas cultivadas à sombra foi constatada para Picea engelmannii (RONCO, 1970). A resultados semelhantes também chegaram INOUE et alii (1979) para

Araucaria angustifolia. Segundo RONCO (1970), isto se deve a injúrias no aparelho fotossintético das plantas crescendo expostas a pleno sol, e não a um aumento da eficiência de carboxilação das plantas na sombra, como se poderia esperar. Injúrias causadas pelo excesso de luz também foram assinaladas por LEVITT (1972) e são devidas, no caso de ecótipos de sombra expostas ao sol, a danos nos fotossistemas (principalmente FSII), ou em algum sítio de reação próximo a eles.

3.6. Clorofilas e absorção de luz

Para que a energia luminosa produza seu efeito, depende de sua absorção por determinadas substâncias, que são os pigmentos vegetais. Os sistemas de pigmentos são moléculas que contêm um grupo cromofórico responsável pelas suas cores, sendo os principais pigmentos vegetais as clorofilas, fitocromos, flavinas, carotenóides e a antocianina. Dentre estes, o grupo das clorofilas é o mais importante, por estar envolvido diretamente na fotossíntese, juntamente com alguns carotenóides em menor escala.

Embora vários tipos de clorofila possam ocorrer no reino vegetal, a clorofila a e b são as únicas importantes para plantas lenhosas (KRAMER & KOZLOWSKI, 1979).

A clorofila a, cuja fórmula é $C(55) H(72) O(5) N(4) Mg$, diferencia-se da clorofila b, de fórmula $C55 H70 O6 N4 Mg$, apenas por um de seus grupos metil, que é convertido em um grupo aldeído, o que altera ligeiramente suas propriedades de absorção, pela mudança na distribuição dos elétrons (WHATLEY & WHATLEY, 1982). Ambas apresentam dois picos de absorção de luz, que são os comprimentos de onda onde a absorção é máxima: 420 e 660 nm para a clorofila a, e 435 e 643 nm para a clorofila b (HALL & RAO, 1980), sendo a absorbância nos picos da esquerda mais alta do que nos da direita.

Segundo LINDER (1974), a clorofila extraída em uma solução de acetona a 80% possui picos de absorção na faixa do vermelho nos comprimentos de onda de 645 e 663 nm, respectivamente para a clorofila a e b. A leitura da absorbância nestes comprimentos de onda pode fornecer estimativas da concentração destes pigmentos, através de equações específicas (WHITHAM et alii, 1971). Para a determinação da clorofila total, utilizam-se leituras a 652 nm, que é o ponto isosbéstico, ou seja, onde as absorbâncias da clorofila a e b são iguais (LINDER, 1974). O espectro característico de absorção da clorofila a mostra ainda uma região entre 450 e 600 nm onde a absorbância é quase nula, enquanto que para a clorofila b esta região está situada entre 490 e 620 nm, aproximadamente (HALL & RAO, 1980). Sabe-se atualmente que existe mais de uma forma espectral de

clorofila a, com picos entre 662 e 686 nm (THORNBUR, 1975).

As moléculas de clorofila atuam agrupadas e são organizadas dentro dos cloroplastos em conjuntos de várias centenas de moléculas, que constituem as unidades fotossintéticas (KRAMER & KOZLOWSKI, 1979; HALL & RAO, 1980). Estas unidades possuem uma "antena" formada por pigmentos coletores de energia luminosa, onde a clorofila a é a principal envolvida, que transferem esta energia para um único centro de reação. Dois tipos de centro de reação podem ser distintos: o P700 e P680, reconhecíveis por apresentarem picos de absorção a 700 e 680 nm, respectivamente, e que constituem dois fotossistemas diferentes, FSI e FSII, respectivamente (KRAMER & KOZLOWSKI, 1979).

Recentemente tem sido demonstrado que a clorofila ocorre sempre associada a moléculas de proteína, formando 2 tipos de complexo proteína-clorofila (THORNBUR, 1975). O complexo "P700-Clorofila a-proteína" associa-se ao FSI, e é formado por clorofila a, b-caroteno, proteínas e P700, e representa de 10-18% da clorofila total nos vegetais superiores. Um outro tipo, o "complexo coletor clorofila a/b-proteína", contém clorofila a, clorofila b, proteína e traços de carotenóides, associando-se principalmente ao FSII, embora possa ser encontrado também no FSI. Representa de 40-60% da clorofila total dos vegetais superiores, e tem a função de coletar energia adicional, não sendo essencial à

ocorrência da fotossíntese.

THORNER (1975) apresenta ainda evidências de que a localização principal do complexo coletor clorofila a/b-proteína são os "grana" dos cloroplastos, enquanto o complexo P700-clorofila a -proteína localiza-se nas lamelas do estroma.

O conteúdo de clorofila nas folhas frequentemente é utilizado por pesquisadores para estimar o potencial fotossintético das plantas, pela sua ligação direta com a absorção e transferência de energia luminosa.

Poder-se-ia supor que uma planta com alta concentração de clorofila seria capaz de atingir taxas fotossintéticas mais altas, pelo seu maior potencial de captação de "quanta" na unidade de tempo. Entretanto, nem sempre esta relação existe, pois a etapa bioquímica da fotossíntese (fase de "escuro") pode limitar o processo (MITCHELL, 1979).

Uma relação positiva entre taxas fotossintéticas e concentração de clorofila de folhas individuais só ocorre a intensidades baixas de luz, ou seja, à intensidade abaixo do ponto de saturação luminica para a espécie; nestas condições a fotossíntese é limitada primariamente pela intensidade luminosa. Por isso, a clorofila é considerada um "fator de luz fraca" (GABRIELSEN, 1948).

São poucos os trabalhos que correlacionam

taxa de fotossíntese com conteúdo de clorofila., Entretanto um resultado ilustrativo foi o obtido para Betula pendula, onde a diminuição da capacidade fotossintética e do ponto de saturação luminica com a diminuição da intensidade luminosa sob a qual as plantas foram cultivadas mostrou uma correlação positiva com a diminuição do conteúdo de clorofila por unidade de área foliar (NYGREN & KELLOMAKI, 1983/1984).

A clorofila pode ser também importante para o aumento da eficiência quântica de uma espécie, ou seja, para a determinação da inclinação inicial da curva de assimilação líquida. Entretanto, GABRIELSEN (1948) demonstrou que a magnitude do efeito do aumento da concentração de clorofila de uma folha na eficiência quântica depende de sua concentração inicial. Logo, quanto menor a concentração inicial de clorofila (e isto significa que esta deve estar abaixo do ótimo) e o nível de luminosidade, maior será a resposta das taxas fotossintéticas ao aumento desta concentração.

Muitos fatores externos e internos afetam a formação da clorofila (KRAMER & KOZLOWSKI, 1979), e por isto o conteúdo nas folhas pode variar bastante. Entre estes fatores, a luz é o principal, porque tem sido demonstrado que esta é essencial para que ocorra a sua síntese (WHATLEY & WHATLEY, 1982).

Pela estreita relação existente entre luz e

síntese de clorofila, e entre esta última e a fotossíntese, muitos autores têm investigado a influência da intensidade luminosa na concentração de clorofila em folhas.

Segundo KRAMER & KOZLOWSKI (1979), a clorofila está sendo constantemente sendo sintetizada e destruída (foto-oxidação) em presença de luz, mas sob intensidades luminosas muito altas ocorre uma decomposição líquida, e o equilíbrio é estabelecido a uma concentração mais baixa. Portanto folhas de sombra possuem uma concentração maior de clorofila do que de folhas de sol.

Entretanto, BOARDMAN (1977) salienta que, quando expressas em termos de unidade de peso ou volume, as folhas de sombra apresentam maiores concentrações de clorofila; por outro lado, se o conteúdo for expresso em termos de unidade de área foliar, as concentrações não menores em folhas de sombra do que em folhas de sol.

Os resultados experimentais que expressam a concentração de clorofila com base no peso fresco ou peso seco são bastante concordantes no que se refere ao aumento desta com a diminuição da intensidade luminosa (SHIRLEY, 1929; BJORKMAN & HOLMGREN, 1963; INOUE, 1978; ABRAMS, 1987; LEE, 1988).

Entretanto, quando expressos em unidade de área foliar os resultados não são tão consistentes. Alguns autores apresentam a ocorrência de uma diminuição na

concentração com o aumento da sombra (GRACA, 1983; NYGREN & KELLOMAKI, 1983/1984; TINOCO & VAZQUEZ-YANES, 1985); outros apresentam respostas diferentes dependendo da espécie (SHIRLEY, 1929; BJORKMAN & HOLMGREN, 1963); outros ainda acusam a não alteração desta com o sombreamento (LEE, 1988).

Provavelmente a maior variedade de resultados para dados de concentração expressos com base na área foliar se prende ao fato de que as respostas das diferentes espécies ao sombreamento com relação à área foliar específica não são uniformes. Entretanto, GABRIELSEN (1948) considera que os dados de teor de clorofila têm uma maior validade quando expressos com base na área foliar, por esta se relacionar com a superfície iluminada.

De uma maneira geral considera-se também que a proporção entre clorofila a e b tende a diminuir com a diminuição da intensidade luminosa (BOARDMAN, 1977; KRAMER & KOZLOWSKI, 1979; COOMBS & HALL, 1982; WHATLEY & WHATLEY, 1982). O aumento da proporção de clorofila b é uma característica importante ambientes sombreados, pois esta última capta energia de outros comprimentos de onda e a transfere para a clorofila a, que é quem efetivamente toma parte das reações fotoquímicas da fotossíntese (WHATLEY & WHATLEY, 1982).

O aumento da quantidade de clorofila b em plantas sombreadas pode ser devido a um aumento da proporção

do complexo coletor clorofila a/b-proteína, em relação ao complexo P-700-clorofila a-proteína, o qual se degrada mais facilmente (THORNER, 1975). Um outro fator pode ser o maior desenvolvimento de "grana" em cloroplastos de folhas de sombra em relação a folhas de sol (COOMBS & HALL, 1982), que é onde se concentra o complexo clorofila a/b-proteína (THORNER, 1975).

Vários autores têm relatado uma diminuição da razão clorofila a/b em folhas submetidas a menores intensidades luminosas (BJORKMAN & HOLMGREN, 1977; GRACA, 1983; TINOCO & VAZQUEZ-YANES, 1985; LEE, 1988), entretanto outros não encontraram diferenças entre estas proporções (INOUE, 1983; GRACA, 1981; NYGREN & KELLOMAKI, 1983/1984).

Um aspecto que tem sido relativamente pouco estudado é a relação existente entre conteúdo de clorofila nas folhas e a sua absorção/transmissão de luz.

Segundo TSEL'NIKER (1976), o coeficiente de extinção (e consequentemente a proporção de luz absorvida) da clorofila em folhas é de 2-2,5 vezes mais baixo do que em soluções moleculares com a mesma concentração. Entretanto, MITCHELL (1979) considera que a absorção de luz verde pela folha intacta é várias vezes maior do que em soluções de clorofila de igual concentração, enquanto que na faixa do violeta-azul e vermelho é apenas levemente inferior.

A proporção da luz incidente que é refletida é maior quando a concentração de pigmentos na folha é baixa,

bem como a absorção inativa. Isto se deve ao aumento da reflexão na superfície interna da folha, onde o parênquima lacunoso apresenta um maior poder de reflexão, pela maior quantidade de ar entre as lacunas. Logo, a luz refletida de uma camada mais interna terá uma menor chance de ser recapturada no seu caminho de volta à superfície quando a concentração de clorofila é baixa. Consequentemente, o aumento da absorção de luz para um dado aumento na concentração de clorofila será tanto menor quanto maior for o seu conteúdo inicial (GABRIELSEN, 1948).

A absorção de luz pelas folhas não dependerá apenas de seu conteúdo de clorofila, mas também de suas propriedades óticas e características anatômicas, que por sua vez também se modificam com a luz.

3.7. Intensidade luminosa e estrutura anatômica da folha

As folhas são os órgãos fotossintetizantes da planta. Justamente por isso, são bastante afetadas pela luminosidade, e sua plasticidade característica tem sido objeto de muitos estudos. A maioria das espécies florestais possuem a faculdade de desenvolver diferentes estruturas anatômicas e morfológicas quando crescem em diferentes situações de luminosidade ambiental; mesmo dentro da mesma planta ocorrem diferenças entre folhas crescendo em

distintas posições na copa, em relação à quantidade de luz que recebem.

Assim, podem ser diferenciados dois tipos básicos de folha quanto à natureza morfológica e estrutura anatômica.

As folhas de sombra possuem uma anatomia e propriedades fisiológicas que as capacitam a utilizar baixas intensidades luminosas com grande eficiência; entretanto estas não podem fazer uso eficiente de altas intensidades de luz, porque os plastídeos podem ser destruídos por processos foto-oxidativos sob luz plena (BJORKMAN & HOLMGREN, 1963; COOMBS & HALL, 1982). Entretanto, a adaptação das folhas de sol às condições de sombra parece ser mais fácil, pela própria situação de que, à medida que a planta se desenvolve, o sombreamento mútuo de suas folhas aumenta.

Considera-se, geralmente, que quanto menor a intensidade de luz, maior a expansão da lâmina foliar (EVANS, 1972; WHATLEY & WHATLEY, 1982). Embora o padrão de organização da lâmina não mude, o sombreamento causa um "espalhamento" da unidade organizacional ao longo de uma área maior. Resulta então em uma menor densidade de venação e maior espaço entre as nervuras secundárias, além de um menor desenvolvimento da nervura principal (EVANS, 1972).

A estrutura interna da lâmina também se altera bastante de acordo com a intensidade de luz.

Geralmente aceita-se que as folhas de sol são menores e mais espessas, com maior desenvolvimento de cutícula. O mesófilo é bem desenvolvido, com parênquima paliçádico e lacunoso bem diferenciados; o número de camadas de células do parênquima paliçádico também é maior, com menores espaços intercelulares e maior área de superfície externa de paredes, além de possuir células mais alongadas em direção perpendicular à superfície foliar. As paredes celulares e a epiderme também são mais espessas (ESAU, 1974; MITCHELL, 1979; WHATLEY & WHATLEY, 1982; COOMBS & HALL, 1982). A proporção entre parênquima paliçádico e lacunoso também aumenta, bem como o desenvolvimento de tecido de sustentação (MEDRI & LLERAS, 1980).

Nestas folhas o principal tecido fotossintetizante é o parênquima lacunoso, e a paliçada funciona como uma camada protetora (COOMBS & HALL, 1980). Os cloroplastos são mais numerosos (BOARDMAN, 1977), menores e com menor conteúdo de clorofila (TSEL'NIKER, 1976), além de possuir um menor desenvolvimento de "grana" (THORNBUR, 1976; COOMBS & HALL, 1982), e maior volume de estroma em relação ao seu volume total (BOARDMAN, 1977).

Segundo EVANS (1972), as células individuais do parênquima paliçádico em folhas de sombra são mais curtas e possuem um formato aproximadamente afunilado, cujas extremidades superiores, contíguas à epiderme, são alargadas em relação às inferiores. Esta característica pode ser

importante para expor uma maior superfície de cloroplastos em contato com a luz de baixa intensidade.

A espessura da folha e do parênquima afetam sobremaneira a sua capacidade de absorção/transmissão de luz. De acordo com GABRIELSEN (1948), em folhas finas as oportunidades para reflexão interna e para o aumento do caminho percorrido pelo feixe luminoso são menores aumentando assim as chances de que a luz as atravesse sem ser absorvidos. Para este autor, todavia, a diferenciação entre parênquima paliádico e lacunoso não afeta o poder de absorção das folhas, desde que a concentração de clorofila não se altere.

TSEL'NIKER (1976) demonstrou que o coeficiente de extinção é maior em folhas de sol, que transmitem 2-13% da luz incidente, em relação a folhas de sombra, que transmitem de 15 a 32%. Estes valores dependem não só da espessura do parênquima paliádico, como também da densidade ótica e tamanho dos cloroplastos.

A espessura do mesófilo pode correlacionar-se também com a sua resistência à difusão do CO_2 da parede celular para os sítios de carboxilação nos cloroplastos. Geralmente as folhas de sol, com um mesófilo mais desenvolvido, possuem uma menor resistência à difusão, que é devida ao grande aumento da relação entre área de superfície celular interna por unidade de área foliar que estas sofrem com a iluminação (BOARDMAN, 1977).

Contrariamente, CHABOT & CHABOT (1977) consideram que o aumento da espessura foliar e densidade do mesófilo podem diminuir a condutância mesofilica de CO_2 .

Mudanças na estrutura foliar associadas a mudanças na intensidade luminosa do ambiente também ocorrem na epiderme da folha.

De acordo com EVANS (1972), a expansão da folha à sombra se deve a um crescimento ativo da epiderme foliar em área. Tanto a epiderme da face adaxial da folha (superior) quanto da abaxial respondem às mudanças na luminosidade, mas em geral a epiderme superior é mais afetada.

Em ambas as faces, as folhas de sombra tendem a ter células epidérmicas maiores do que as folhas de sol, paredes mais finas e mais sinuosas, com maior perímetro superficial; a cutícula também tende a ser menos espessa (MEDRI & LLERAS, 1980). Geralmente, as margens das células da epiderme superior tendem a ser menos sinuosas que as da inferior, mas em ambos os casos o sombreamento aumenta o grau de sinuosidade (EVANS, 1972).

EVANS (1972) explica que as diferenças quanto à sinuosidade das paredes celulares epidérmicas resultam da desuniformidade de atuação dos mecanismos de crescimento sobre a sua superfície em um dado instante. Este fenômeno pode ter também algum significado adaptativo: uma

epiderme constituída por células sinuosas pode resistir melhor a tensões superficiais provocadas pela maior flexibilidade da folha de sombra, que é mais pobre em tecidos de sustentação (MEDRI & LLERAS, 1980).

Também as características dos estômatos sofrem mudanças consideráveis em resposta à luz. Muitos estudos têm constatado que altas intensidades luminosas aumentam a frequência de estômatos por unidade de área superficial de folha (BJORKMAN & HOLMGREN, 1963; EVANS, 1973; BOARDMAN, 1977; ASHTON & TURNER, 1979; MEDRI & LLERAS, 1980), mas as respostas quanto ao seu comprimento ou ao tamanho das células-guarda não são consistentes (BOARDMAN, 1977).

O aumento de frequência estomática em folhas expostas a altas intensidades luminosas pode ser um mecanismo importante de adaptação das plantas às condições ambientais mais xéricas, geralmente associadas a áreas abertas (MEDRI & LLERAS, 1980; ABRAMS, 1987). De acordo com COWAN & MILTHORPE (1968), os estômatos são o meio mais efetivo da planta controlar sua perda de água.

Geralmente o aumento da frequência de estômatos correlaciona-se com uma maior condutância estomática, e logo com uma menor resistência à difusão de gases (BOARDMAN, 1977). Entretanto KRAMER & KOZLOWSKI (1979) consideram que a capacidade de resposta dos estômatos às variáveis ambientais são mais importantes para a

determinação da condutância estomática do que o seu número. Neste ponto, as espécies tolerantes à sombra tem uma maior eficiência estomática, ou seja, uma capacidade de abrir e fechar mais rapidamente os estômatos, o que lhes confere melhor habilidade para aproveitar rápidos raios luminosos que penetram no dossel, o mesmo ocorrendo com folhas de sombra (DAVIES & KOZLOWSKI, 1975; GRIME, 1977). Além disso, a capacidade de resposta estomática pode variar em relação à posição dos estômatos nas folhas. Geralmente a condutância estomática na face adaxial da folha correlaciona-se mais com a frequência de estômatos, ao contrário do que ocorre na face abaxial; o controle estomático é mais eficiente na face abaxial, permitindo respostas mais rápidas (MAGNUSSEN, 1985). Deste modo, espécies tolerantes tendem a ter estômatos apenas na face inferior.

A magnitude das mudanças anatômicas nas folhas das plantas em resposta à intensidade luminosa depende também de seu grau de tolerância à sombra. Geralmente as espécies tolerantes desenvolvem folhas mais próximas às folhas de sombra, quanto às suas características anatômicas, do que espécies intolerantes, cujas folhas se aproximam mais da estrutura de folhas de sol típicas, mesmo quando em um mesmo ambiente (ABRAMS, 1987).

JACKSON (1967), estudando folhas de sol e de sombra de 21 espécies diferentes, constatou que aquelas

espécies consideradas tolerantes apresentavam normalmente folhas de sol mais finas e uma menor redução na sua espessura, quando submetidas a sombra. Além disso, a razão entre espessura do parênquima paliçádico de folhas de sol e de sombra foi de 1,22 para espécies tolerantes, 1,32 para intermediárias e 2,36 para intolerantes ao passo que esta mesma razão para o parênquima lacunoso foi de, respectivamente, 1,9, 1,27 e 1,51 para as mesmas classes de espécies.

Por outro lado, GOULET & BELLEFLEUR (1986) encontraram que espécies intolerantes, representadas por pioneiras e intermediárias, não têm a capacidade de formar folhas típicas de sol e de sombra; apresentam apenas um pequeno ajuste quando levemente sombreadas, mas não são capazes de responder a uma sombra mais densa. Ao contrário as espécies tolerantes tem a capacidade de ajustar melhor suas características morfológicas ao ambiente de luz, formando folhas de sombra e de sol típicas.

Deste modo, constatamos que nem sempre os índices anatômicos isolados são critérios válidos para indicar a atividade fisiológica normal das espécies sob várias condições de luz. Alguns estudos têm procurado correlacionar estes índices com parâmetros fisiológicos, principalmente referentes à fotossíntese (CHABOT & CHABOT, 1977; ASHTON & TURNER, 1979; NYGREN & KELLOMAKI, 1983/1984). Entretanto, muito pouco tem sido feito no sentido de se

utilizarem estudos anatômicos para a elucidação de problemas quantitativos do crescimento das plantas (EVANS, 1972).

3.8. Intensidade de luz e o crescimento das plantas

O crescimento das plantas resulta de correlações internas envolvendo carboidratos, hormônios, água e minerais. Embora a fotossíntese seja considerada o maior processo fisiológico do crescimento (KOZLOWSKI, 1962), por fornecer a matéria prima necessária, o desenvolvimento de uma árvore envolve importantes mecanismos regulatórios de conversão e distribuição de assimilados.

Os impulsos físicos, representados pelos fatores ambientais, constituem o sustentáculo do crescimento; entretanto a regulação biológica define seu padrão de expressão (REIS & MULLER, 1979).

A adaptação das plantas ao ambiente de luz depende do ajuste de seu aparelho fotossintético, de modo que a luminosidade ambiental seja utilizada de maneira mais eficiente possível. As respostas destas adaptações serão refletidas no crescimento global da planta.

Assim, a eficiência do crescimento pode ser relacionada à habilidade de adaptação das plântulas às condições de intensidade luminosa do ambiente; frequentemente as análises do crescimento são utilizadas para predizer o grau de tolerância das diferentes espécies

ao sombreamento.

Assim, postula-se que as espécies tolerantes apresentam caracteristicamente um crescimento mais lento em relação às intolerantes, devido às suas taxas metabólicas mais baixas (GRIME, 1965, 1977), o que acontece também com as espécies características de estágios finais da sucessão em relação às dos estágios iniciais e intermediários (BUDOWSKI, 1965; LUGO, 1970; BAZZAZ, 1977; TINOCO & VAZQUEZ-YANES, 1985, AMO, 1985).

Vários parâmetros têm sido usados para avaliar as respostas de crescimento de plântulas florestais à intensidade luminosa.

Dentre estes, a altura é um dos mais frequentemente utilizados. A capacidade em crescer rapidamente em altura quando sombreadas é um mecanismo importante de adaptação das espécies com estratégias de ciclo vital do tipo "competidoras" (GRIME, 1977) ou ainda das "pioneiras" e "nômades" (TINOCO & VAZQUEZ-YANES, 1985), como forma de escape ao déficit de luz, já que estas não são capazes de tolerar baixas intensidades luminosas através do ajuste de suas taxas metabólicas.

Segundo KOZLOWSKI (1962), existe considerável evidência de que o crescimento em altura de muitas espécies ocorre primariamente às expensas dos carboidratos armazenados. Portanto, espécies que possuem sementes ricas em reservas podem se beneficiar inicialmente

de um rápido crescimento em altura. Entretanto, as respostas posteriores são bastante variáveis.

SHIRLEY (1929) encontrou um crescimento máximo em altura a 20% da luz plena do dia para as 6 espécies estudadas, incluindo agrícolas, típicas de sol, e florestais, tipicamente mais tolerantes, sendo que decréscimos maiores da luminosidade reduziram rapidamente o crescimento. Entretanto, o mesmo autor discute a validade do parâmetro altura utilizado isoladamente, uma vez que nem sempre é acompanhado de aumento de matéria seca, devendo-se apenas a um maior alargamento celular.

Uma maior resposta em altura para Quercus rubra foi encontrada a 30% de intensidade relativa de luz, mas este não correspondeu ao maior peso seco para a espécie (PHARES, 1971). Para Prunus serrotina, o melhor crescimento em altura foi verificado a 100% de iluminação relativa, o que revelou sua intolerância à sombra (CECH *et alii*, 1976). MANDERS (1986) encontrou que Widdringtonia cedarbergensis apresentou uma resposta positiva da altura em relação ao nível de sombreamento, acompanhado de uma tendência não significativa de aumento da biomassa. Entretanto, o autor não verificou sinais de estiolamento nas mudas sombreadas, o que comprova a adaptabilidade da espécie às condições de baixa iluminação. Para Myrica pensylvanica e Eleagnus umbellata, GRACA (1983) encontrou um maior crescimento em

altura e em peso seco a 70% de intensidade luminosa, enquanto para Alnus glutinosa a maior altura foi a 20% de luz, e Eleagnus angustifolia, a pleno sol. Com relação à altura, a Araucaria angustifolia apresentou-se como tolerante à sombra, com maiores valores a 25% de intensidade relativa (INOUE & TORRES, 1980), enquanto para Ilex paraguavensis estes valores foram maiores entre 15 e 50% da luz do dia (INOUE, 1983); para Cedrella fissilis/C. odorata, a 25% da luz plena (INOUE, 1978). SOUZA (1981), confirmou os resultados encontrados para o cedro (C.fissilis), verificando maior crescimento em altura entre 9 e 25% de iluminação relativa.

Em condições de luz natural, AMO (1985) encontrou respostas diferenciadas para plântulas de floresta tropical úmida. Poulsenia armata, Nectandra ambigens e Chamaedora tepejilote tiveram uma maior altura média em zona aberta, enquanto Licaria odorata cresceu mais em altura sob a cobertura da mata, embora o resultado não tenha sido significativo. Todas as espécies apresentaram uma maior taxa de crescimento em altura em zona aberta; entretanto, estas taxas são pequenas, indicando crescimento lento. A autora considerou que todas as espécies estão adaptadas a regenerar-se sob o dossel da mata, mas porém mantendo a capacidade de responder a uma abertura do dossel.

Outro parâmetro bastante utilizado é o diâmetro do colo. O crescimento em diâmetro depende da

atividade cambial, que por sua vez é estimulada a partir de carboidratos produzidos pela fotossíntese corrente e hormônios translocados das regiões apicais (KOZLOWSKI, 1962). Logo, o crescimento em diâmetro é um bom indicador da assimilação líquida, já que depende mais diretamente da fotossíntese corrente.

Muitos autores concordam em relacionar um maior diâmetro do colo a uma maior intensidade luminosa.

Assim, INOUE (1977) e SOUZA (1981) encontraram uma correlação positiva entre diâmetro do colo e intensidade de luz para plântulas de cedro.

FERREIRA (1979) verificou que maiores intensidades de luz favorecem o crescimento em diâmetro do colo do guapuruvú (Schzolobium parahyba) e jatobá (Hymeneae stygnocarpa), mas são indiferentes para a faveira (Peltophorum dubium) e tamboril (Enterolobium contortisiliquum).

Também para plântulas de cacau, uma espécie que é tida como tolerante e que, em condições naturais faz parte dos estratos inferiores da mata, os maiores diâmetros foram obtidos entre 50 e 75% de sombra (MURRAY & NICHOLS, 1966).

Outro parâmetro de crescimento muito importante é a produção de matéria seca. Segundo WALTER (1971), um atributo que define a habilidade competitiva de uma espécie é a quantidade de matéria seca produzida em

relação àquela de outras espécies. A quantidade total de matéria seca fixada pela planta é um reflexo direto da produção fotossintética líquida somada à quantidade de nutrientes minerais absorvidos, o que corresponde a apenas uma pequena parcela daquela (BOURDEAU, 1958). Segundo este autor uma planta de rápido crescimento é aquela capaz de acumular um maior peso seco por unidade de tempo.

Portanto, a maioria dos estudos de crescimento de plântulas envolvendo respostas à intensidade luminosa utilizam o peso seco total como índice de acúmulo de matéria seca.

Em Quercus rubra a redução da intensidade luminosa diminuiu significativamente o peso seco de plântulas sob uma ampla faixa de temperaturas (FARMER JR., 1975), revelando sua relativa intolerância à sombra. Os estudos de FERREIRA (1979) revelaram uma pequena influência do sombreamento no peso seco total de quatro espécies, onde apenas uma entre elas, a faveira, apresentou um menor acúmulo de matéria seca no tratamento de 70% de sombra. SOUZA (1981) encontrou menor desenvolvimento em peso seco para cedro quando a 5 e 1% de luminosidade relativa, atingindo valores máximos a 71 e 100%. Quanto à erva-mate, um maior peso seco foi obtido entre 15 e 50% da luz plena do dia (INOUE, 1983).

Entretanto, não só o peso seco total é

importante, como também a sua distribuição entre sistema radicular e parte aérea, que denotam um maior equilíbrio das plantas. O crescimento do sistema radicular é bastante influenciado pela radiação luminosa, mas o efeito é claramente indireto, apesar das respostas serem rápidas (EVANS, 1973), pois o sistema radicular depende do suprimento de assimilados da parte aérea. Normalmente, já que o crescimento da parte aérea depende das raízes para fornecimento de água, nutrientes, citocininas e giberelinas, as plantas contam com mecanismos que garantam condições mínimas de equilíbrio entre estas duas partes, de modo que uma não limite o desenvolvimento da outra (EVANS, 1973).

O crescimento do sistema radicular deve, entretanto, apresentar uma boa correlação com o diâmetro do colo, pois quanto maior este, maior será a biomassa da zona geradora de raízes secundárias. Foi o que encontrou SOUZA (1981) para plântulas de Cedrela fissilis, que apresentaram uma relação linear entre diâmetro do colo e peso seco de raízes.

A área foliar também é um parâmetro de grande utilidade para se analisar a tolerância à sombra das diferentes espécies, pois ela se correlaciona diretamente com a área de superfície fotossinteticamente útil. O aumento da área foliar com o sombreamento é uma das maneiras da planta aumentar a superfície fotossintetizante rapidamente, assegurando um aproveitamento maior das baixas

intensidades luminosas (LEDIG, 1969), e compensando assim as taxas fotossintéticas por unidade de área mais baixas, que são características de folhas de sombra (BOARDMAN, 1977). Assim, a área foliar de Schyzolobium parahyba aumentou com o nível de sombreamento, atingindo um máximo a 70% de sombra (FERREIRA, 1979), o mesmo ocorrendo com Eleagnus angustifolia, cuja área foliar máxima ocorreu a 20% da luz plena (GRACA, 1981).

Não só a área foliar em termos absolutos é importante para a determinação do potencial de uso mais eficiente da energia luminosa, mas também a proporção relativa entre tecidos fotossintetizantes e tecidos que apenas respiram. Segundo WALTER (1971), quanto menor a proporção de partes não-verdes da planta, menor será a sua necessidade de luz, ou seja, maior a sua tolerância à sombra. Esta proporção normalmente é expressa em termos de razão de área foliar, que é a relação entre área foliar e peso seco total da planta.

Deste modo, Schyzolobium parahyba não só aumentou sua área foliar com o aumento do sombreamento, como também a proporção relativa de biomassa alocada para as folhas em detrimento de outros tecidos não-fotossintetizantes, como constatou FERREIRA (1979).

A análise do conteúdo de água nos tecidos vegetais também pode ser interessante para a interpretação das respostas ao sombreamento. Muitas vezes o acúmulo de

matéria seca é acompanhado pelo aumento do teor de água, mas outras vezes esta relação é inversa (REIS & MULLER, 1979), ou seja, ocorre acúmulo de água sem que ocorra aumento no peso seco. Esta característica pode ser importante para espécies que adotam uma estratégia de "escape" ao déficit lumínico, permitindo um alongamento caulinar rápido e de baixo custo energético (MARTINEZ-RAMOS, 1985). Também é uma característica de plantas estioladas.

O conteúdo de água das plantas pode servir como um índice anatômico, pois relaciona-se com a elasticidade das paredes celulares, e pode refletir mudanças na estrutura foliar, principalmente na extensão da venação, e na proporção de tecido lenhoso do caule (EVANS, 1972).

Segundo EVANS (1972), as diferenças entre a porcentagem de matéria seca da parte aérea de plantas reflete a proporção existente entre tecidos meristemáticos e tecidos completamente diferenciados, além de diferenças quanto ao grau de espessamento de paredes de células individuais maduras, o que leva a um aumento de peso seco sem aumento correspondente de volume de turgor.

A utilização do conteúdo de água para estudos de crescimento tem algumas limitações. Primeiramente, com relação a aspectos metodológicos, já que o conteúdo de água varia com as condições de turgescência celular, e conseqüentemente, com a disponibilidade hídrica no solo, controle estomático, hora do dia, estágio de

desenvolvimento (REIS & MULLER, 1979). Além disso, praticamente inexistem estudos que estabeleçam relações entre conteúdo relativo de água e taxas de processos fisiológicos (COOMBS & HALL, 1982), ou entre conteúdo de água e estado morfológico e anatômico de diversos órgãos.

A despeito da falta de relações entre estes parâmetros e outros processos fisiológicos, REYNOLDS (1965) sugere que possivelmente um maior reservatório interno de água em algumas plantas pode ser uma causa que contribua para o seu maior consumo hídrico e para a ocorrência de taxas de absorção radicular mais baixas, além de um controle estomático mais fraco.

4. MATERIAL E METODOS

4.1. Espécies

A escolha das espécies para o estudo baseou-se na sua importância ecológico-silvicultural, ausência de estudos semelhantes, e em estudos preliminares segundo os quais elas apresentariam características diversas entre si quanto ao seu grau de tolerância à sombra.

As quatro espécies estudadas são descritas a seguir:

4.1.1. Amburana cearensis (Fr. All.) A.C. Sm.

"Cerejeira" ou "Amburana"

Árvore da família Leguminosae-Faboideae (Fabaceae). Possui uma distribuição geográfica ampla, que segundo CORREA (1984) vai desde o Ceará até o Norte da Argentina, ocorrendo ainda nas florestas pluviais do vale do Rio Doce (Minas Gerais e Espírito Santo), e em afloramentos calcários no Mato Grosso e em Goiás (RIZZINI, 1971).

Diante da variedade de habitats que ocupa,

costuma apresentar modificações na sua arquitetura, sendo árvore alta nas matas pluviais (cerca de 20 m.), segundo RIZZINI (1971), e pequena a mediana na caatinga e sertão (DUCKE, 1959).

Sua casca é vermelho-pardacenta, lisa, fina e perfumada, assim como a madeira, que pelo seu odor característico é muito valorizada comercialmente. As folhas são compostas com 7 a 11 folíolos ovalados, membranáceos, glabros ou ligeiramente tomentosos, de 2,5-5,0 x 1,0-2,5 cm de dimensões. As flores são quase sésseis, amarelo-pardacentas, reunindo-se em ráculos com 3-6 cm e estes em panículas de 6-10 cm que se inserem em ramos desfolhados. O fruto é um legume que lembra um bico de pato, quando aberto, de cor preta por fora e amarela por dentro, com 7-9 x 2 cm; as valvas curvam-se para fora ao se abrirem, liberando a semente única que é negra, elipsóide, com asa fina e que mede 5-6 x 1,5-2 cm. Estas últimas exalam também um intenso odor de cumarina (RIZZINI, 1971), semelhante ao da madeira.

A floração ocorre de março a junho e a frutificação de agosto a outubro (RIZZINI, 1971; ENGEL & POGGIANI, 1985), havendo uma certa variação de um local para outro.

A despeito do valor de sua madeira, muito pouco se conhece acerca de seus caracteres ecofisiológicos e silviculturais, predominando ainda como forma de

aproveitamento comercial, a exploração predatória das matas onde ela ocorre.

4.1.2. Zeyhera tuberculosa (Vell) Bur. - "Ipê Felpudo"

Arvore da família Bignoniaceae, alcançando grande porte e com ampla distribuição geográfica, ocorrendo do litoral ao interior, e nos Estados de São Paulo até parte de Pernambuco, chegando também a Goiás e Mato Grosso. Seu habitat varia de florestas pluviais a estacionais semi-decíduas, ocorrendo também em matas secas e de galeria, capoeiras e pastagens em encostas.

LUZ & FERREIRA (1985), citando vários autores, descrevem ainda a espécie como tendo copa colunar quando jovem a cônica e globosa quando adulta, com fuste reto e cilíndrico, atingindo até 30 m de altura e 80 cm de diâmetro. As folhas são dispostas em tufos terminais, sendo compostas penta-digitadas, grandes e com pecíolo longo. Os folíolos são ovalados e com ápice acuminado, superfície rugosa, com nervuras salientes na face inferior, que é revestida de tomentos de cor creme.

Nas plantas jovens (até o segundo ano de idade) ou nos ramos provindos de rebrota de touças é comum a ocorrência de folhas cujo tamanho é muito maior do que as folhas da planta adulta, conhecidas como "folhas

gigantes".

Os ramos jovens, os pecíolos e face inferior da folha são totalmente revestidos de tomentos de cor creme a amarronzada, razão do nome vulgar normalmente dado à espécie.

As flores são pequenas (2 cm), pouco vistosas, marrom-esverdeadas, dispostas em panículas terminais com 20 a 30 cm de comprimento.

O fruto é do tipo cápsula ou siliqua lenhosa grande, com até 20 x 15 cm, oval e achatada, externamente muricada. As sementes são numerosas, de 80 até 150 por fruto, dispostas em linhas marginais imbricadas, aladas e achatadas, com 3-5 cm de diâmetro.

A floração ocorre de novembro a fevereiro, conforme a região, e a frutificação de junho a outubro.

Produz madeira dura e pesada, de excelente qualidade para construção civil e obras rurais.

É uma espécie que tem se destacado pelo seu grande potencial silvicultural, passando a ser objeto de interesse de pesquisadores e proprietários rurais.

4.1.3. Tabebuia avellanedae Lorentz ex Grisebach - "Ipê Roxo"

Árvore alta (25-30 m de altura) da família Bignoniaceae, ocorrendo em matas pluviais e mesófilas do interior desde o Pará e Amazonas até Mato Grosso e Rio

Grande do Sul.

INOUE et alii (1984) apresentam para a espécie a seguinte descrição: tronco mais ou menos reto e cilíndrico; copa larga com folhagem verde-escura, porém esparsa. Folhas compostas digitadas com 5-6 até 7 folíolos oblongos a oval-oblongos, ápice acuminado, base obtusa a arredondada, margens serreadas, cor verde-escura na face superior; pecíolos com 8-10 cm de comprimento, e peciólulos com 1-5 cm; os folíolos do ápice são os maiores, com 9-13 cm de comprimento por 13 cm de largura.

As flores tem de 8-13 cm de comprimento, com cálice pequeno campanulado e corola campanulado-afunilada, cor-de-rosa ou arroxeadas e densamente pubescente; a inflorescência é um tirso multi-floral nascendo em ramos áfilos no lenho adulto. O fruto é uma siliqua com mais de 35 cm de comprimento e ápice acuminado; sementes com 6-7 mm de comprimento x 3,5 mm de largura, membranáceas e com asas esbranquiçadas. A floração ocorre de maio a julho e a frutificação em agosto-setembro.

Produz madeira pesada e muito durável, utilizada em obras expostas, carpintaria e marcenaria, construção civil e naval, além de fornecer corantes para indústria têxtil.

Apesar de ser largamente utilizada para arborização urbana e paisagismo, devido à beleza de sua floração, é muito pouco conhecida do ponto de vista

ecológico e silvicultural, merecendo maiores estudos neste sentido.

4.1.4. Erythrina speciosa Andr. (Erythrina reticulata Presl.) - "Suinã".

Arvore de pequeno porte, decídua, que ocorre no sudeste do Brasil, da Bahia até Santa Catarina, segundo KRUKOFF (1982).

É comum sua ocorrência em solos encharcados, ao longo dos cursos d'água (McCLINTOCK, 1982), e apresenta características que a distinguem facilmente das demais espécies do gênero.

Suas folhas são grandes, compostas por 3 folíolos romboidais, coriáceos, densamente viloso-pubescentes na face inferior, sendo o folíolo terminal deltóide e às vezes mais largo do que longo (14-20 x 15-23 cm). Os peciólulos têm 1,5 cm de comprimento, sendo as ráquis e os folíolos aculeados na face superior e/ou inferior (MATTOS, 1967; KRUKOFF, 1982).

As inflorescências são terminais, de aspecto piramidal, com pedicelos de 1 cm de comprimento. Flores longas (7 cm), vermelhas, com cálice campanulado e calcarado; vexilo reto e estreito, dobrado ao meio e recobrindo as demais peças florais; carena quase igual à

metade do estandarte, que é 3 vezes mais comprido do que as asas, sendo estes últimos caracteres os mais distintos (MATTOS, 1967).

Os legumes raramente apresentam constricções entre as sementes, que são escuras, marcadas de marrom-alaranjado (KRUKOFF, 1982).

Segundo McCLINTOCK (1982), a espécie pode apresentar-se também como uma arvoreta com múltiplos caules, mas provavelmente este aspecto é resultado de sua boa capacidade de rebrota de touças, características do gênero.

Sua madeira é macia e leve, podendo prestar-se a usos menos nobres (caixotaria, tanoaria), ou para celulose. Entretanto, o grande interesse nesta espécie e em outras do mesmo gênero, como já salientara RUSSO (1984), é seu potencial para uso em consórcios agro-silvo-pastoris, e também para recuperação de solos degradados, proteção do solo contra erosão e melhoria de suas propriedades físico-químicas. Merece destaque também seu potencial como planta ornamental pela beleza de sua floração e folhagem.

Apesar de outras do mesmo gênero já serem amplamente utilizadas para estas finalidades, pouco se conhece ainda acerca desta espécie.

4.2. Níveis de Sombreamento

Foram testados 4 níveis de sombra, obtidos pela confecção de armações de madeira em forma de telhado, cobertas com telas de "nylon" preto conhecidas comercialmente como "telas sombrite", respectivamente com 30, 60 e 80% de sombra, conforme especificações do fabricante, além de um nível a pleno sol (0% de sombra).

Cada "telhado" de sombrite, ocupando uma área de 12,25 m², tinha na sua parte central 1,60 m de altura, conforme mostra a Figura 1 abaixo. A parte superior era inclinada (23°, a partir de 1,0 m de altura do solo), visando dar uma maior proteção nas horas em que o sol estava mais alto no céu, e deixando entrar mais luz pela manhã e durante a tarde. A tela sombrite foi fixada no suporte a partir de uma altura de 0,30 m acima do solo, para permitir uma boa circulação do ar e evitar o aparecimento de fungos e outras doenças.

Após a fixação das armações ao solo, cada tela "sombrite" forneceu respectivamente um sombreamento médio de 41, 68 e 82% em relação à luz plena do dia.

Figura 1. Desenho esquemático das armações de tela "sombrite" utilizadas para cada um dos níveis de sombra, mostrando ainda a disposição dos blocos no seu interior.

Deste modo, foram estabelecidos 4 níveis de sombreamento, cada um deles constituindo um experimento individualizado, como se segue:

Experimento A - 0% de sombra

Experimento B - 41% de sombra

Experimento C - 68% de sombra

Experimento D - 82% de sombra

4.3. Delineamento Estatístico

O delineamento estatístico escolhido foi o de Blocos Inteiramente ao Acaso, com Análise Conjunta de Grupos de Experimentos com Tratamentos Comuns.

Cada nível de sombreamento constituiu-se em um experimento individual em blocos ao acaso, onde os tratamentos eram as espécies, a saber:

Tratamento 1: Amburana cearensis (Fr. All) A.C. Sm,
"cerejeira" ou "amburana". Fam. Fabaceae.

Tratamento 2: Zeyhera tuberculosa (Vell.) Bur., "ipê-felpudo". Fam. Bignoniaceae.

Tratamento 3: Tabebuia avellanedae Lorentz ex Grisebach,
"ipê roxo". Fam. Bignoniaceae.

Tratamento 4: Erythrina speciosa Andr., "suinã". Fam. Bignoniaceae.

As Figuras de 2 a 5 a seguir mostram o aspecto geral de plântulas das espécies estudadas.

Figura 2. Detalhe de uma parcela de Amburana cearensis aos 06 meses de idade, do experimento B (42% de sombra). Grande parte das plantas perderam as folhas durante o inverno, tendo rebrotado em seguida na primavera.

Figura 3. Detalhe de uma parcela de Zeyhera tuberculosa aos 6 meses de idade onde podem-se notar as folhas primárias, simples, e as folhas compostas ternadas começando a se diferenciar.

Figura 4. Detalhe de uma parcela de Tabebuia avellanedae, onde pode-se observar o aspecto geral das plantas e a desuniformidade do material, a despeito da seleção prévia.

Figura 5. Parcela de Erythrina speciosa, mostrando a arquitetura geral das plantas e a presença de acúleos no caule, ramos e nervuras.

Foram feitas três repetições (blocos), com parcelas de 9 plantas e sem bordadura. Dentro das parcelas, as plantas foram sendo afastadas uma das outras à medida que cresciam, para que uma não influísse no crescimento da outra. Assim, o problema da falta de bordadura foi contornado, uma vez que o número de mudas produzidas, devido à dificuldade de obtenção de sementes e à germinação desuniforme, não era suficiente para se aumentar o tamanho das parcelas experimentais.

Os 4 experimentos receberam cada um uma letra de A a D, respectivamente, de acordo com a ordem crescente de intensidade de sombreamento, ou seja, de 0% a 82%.

Cada planta recebeu uma etiqueta de alumínio contendo um anagrama de 4 dígitos: uma letra (A, B, C, ou D), correspondente ao experimento; um algarismo romano (I, II ou III) correspondente ao bloco; um algarismo arábico (1, 2, 3 ou 4), correspondente ao tratamento (espécie), e outro correspondente à posição da planta dentro da parcela (1 a 9). As posições das plantas dentro das parcelas eram sempre as mesmas para todos os tratamentos e blocos.

A Figura 6 a seguir mostra o croqui dos canteiros e das parcelas do experimento.

Figura 6. Esquema de campo do delineamento estatístico utilizado.

Como o interesse maior estava na interação espécie x nível de sombra, os 4 experimentos foram estudados conjuntamente, de acordo com o esquema para análise de variância mostrado nos Quadros 1 e 2.

Quadro 1. Esquema geral da análise conjunta de variância utilizada

Fonte de Variação	GL	SQ	F
Nível de sombreamento	N-1	SQ1	$F1 = SQ1/SQ4$
Espécies/nível de sombra	$(E-1)N$	SQ2	$F2 = SQ2/SQ4$
Blocos/nível de sombra	$(B-1)N$	SQ3	$F3 = SQ3/SQ4$
Resíduo	$T-EN-BN-N+1$	SQ4	
Total (T)	$T = (N \times E \times B \times P)1$		

N = número de sombreamento

E = número de espécies

B = número de blocos

P = número de observações

Quando o valor de F2 era significativo, procedeu-se ao desdobramento da análise por nível de sombreamento, segundo o esquema:

Quadro 2. Esquema do desdobramento da análise conjunta de variância por nível de sombreamento.

Fonte de Variação	GL	SQ	F
Espécie	E-1	SQ1	SQ1/SQ3
Bloco	B-1	SQ2	SQ2/SQ3
Resíduo	T-E-B+2	SQ4	
Total (T)	$T = (P \times E \times B) - 1$		

Os dados obtidos foram estudados também por análises de correlação linear e regressão simples. Os modelos de regressão testados foram:

$$Y = a + bx \quad (1)$$

$$Y = a + bx + cx^2 \quad (2)$$

$$Y = a + b \cdot \ln(x) \quad (3)$$

$$\ln(Y) = a + b \cdot \ln(x) \quad (4)$$

4.4. Localização

Os experimentos foram instalados no viveiro do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ-USP, em Piracicaba-SP, que tem como coordenadas geográficas: Latitude 22 42 30 S; Longitude 47 38 00 W e 546 metros de altitude.

Os parâmetros meteorológicos da região, descritos a seguir, foram obtidos por OMETTO (1989).

A insolação média mensal é de 201,9 horas, com o máximo valor em agosto (233,1 horas) e mínimo em janeiro (184,0 horas).

A radiação solar global média anual é de 436 cal/cm². dia, com valor máximo em janeiro (496 cal/cm². dia) e mínimo em junho (317 cal/cm². dia). A radiação líquida disponível média é de 218 cal/cm². dia, com máximo valor em janeiro (302 cal/cm². dia) e mínimo em junho (105 cal/cm². dia).

A temperatura mínima média mensal é de 14,3 C e a máxima, 27,8 C. A temperatura média mensal é de 21,1 C, sendo a média do mês mais frio de 16, 8 C (junho) e do mês mais quente, 24, 0 C (janeiro).

A velocidade do vento média anual é de 2,2 m/s. A umidade relativa do ar média anual é de 74%, sendo o mês mais seco o de setembro, com 63%, e o mais úmido o de dezembro, com 80%.

A precipitação anual é de 1247 mm, sendo o mês mais chuvoso o de dezembro, com 200 mm de chuva, em média, e o menos chuvoso o de julho, com 26 mm.

A evaporação média anual é de 4,0 mm de evaporação equivalente e a evapotranspiração potencial média, de 3,6 mm anuais.

4.5. Produção das mudas

4.5.1. Sementes

Um fator que influenciou também na escolha das espécies a serem estudadas foi a disponibilidade de sementes, sua qualidade e vigor, e as características de germinação (uniformidade e rapidez), determinadas de acordo com testes prévios de laboratório.

As sementes de A. cearensis foram colhidas em outubro/86 em árvores plantadas no Parque da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", ESALQ/USP, em Piracicaba-SP. As sementes de Z. tuberculosa foram colhidas em julho de 1986, no município de Lagoa Santa-MG. As de T. avellanadae foram também colhidas no Parque da ESALQ/USP, em setembro de 1986, e as de E. speciosa, em dezembro de 1985, procedentes do Horto Florestal de São Paulo, município de São Paulo - SP.

4.5.2. Substrato

O substrato utilizado para a produção das mudas constituiu-se de uma mistura de 4 partes de terra argilosa de subsolo (Latosol Vermelho Escuro) + 1 parte de terra arenosa + 1 parte de composto orgânico curtido (esterco bovino + bagacilho de cana). Procurou-se com esta mistura, fornecer os elementos essenciais ao crescimento das plantas em quantidade suficiente, de maneira que estes

não fossem fatores limitantes.

A análise química de fertilidade do substrato, realizada em julho/87 em uma amostra composta obtida de recipientes de mudas não utilizadas no experimento, evidenciou os seguintes resultados:

Tabela 1. Análise de fertilidade do substrato utilizado para produção de mudas

Análise	Teores	Classificação
Fósforo residual	23,9 ppm	médio
Mat. orgânica	2,38%	médio
pH CaCl	5,05	médio
K	0,23 meq/100 cm ³	médio
Ca	1,18 meq/100 cm ³	médio
Mg	0,32 meq/100 cm ³	baixo
H + Al	2,63 meq/100 cm ³	baixo
Soma de bases	1,7 meq/100 cm ³	médio
Capac. troca cátions	4,40 meq/100 cm ³	baixo
Saturação em bases	39,7%	baixo
N	0,29%	rico
Cu	0,81 ppm	
Fe	0,75 ppm	
Mn	14,3 ppm	
Zn	1,08 ppm	

Como se observa, de uma maneira geral as condições de fertilidade podem ser consideradas como médias e semelhantes às da maioria dos solos florestais do Estado de São Paulo.

Destaca-se sua riqueza em nitrogênio, propiciada pela utilização de composto orgânico de bagacilho e esterco bovino, e também seus teores de fósforo, de potássio, que para espécies florestais situam-se em níveis adequados.

Embora a análise tenha revelado uma baixa Capacidade de Troca de Cátions e Saturação em Bases, por se tratarem de espécies florestais acredita-se que os teores tenham sido adequados.

Como não se observaram sintomas de deficiências ou toxidez nas plantinhas, nenhum outro tipo de correção foi feito posteriormente.

4.5.3. Sistema de produção das mudas

A produção das mudas foi feita por semeadura direta nos recipientes, em sacos de polietileno com 10 cm de diâmetro e 20 cm de profundidade.

A semeadura foi feita em condições de pleno sol para todas as espécies. No caso de E. speciosa (suinã), como suas sementes apresentassem dormência, estas foram previamente imersas em ácido sulfúrico concentrado durante 20 minutos, segundo prática usual de laboratório.

Foi colocada sobre todos os recipientes uma camada de 1 cm de palha de arroz para proteção, após a semeadura, e cada recipiente recebeu 3 sementes.

A época de semeadura foi diferente para cada espécie, pelas diferentes velocidades de germinação, de acordo com testes prévios de laboratório, sendo na seguinte sequência: A. cearensis; E. speciosa; T. avellanadae; Z. tuberculosa. A semeadura, bem como operações de desbastes ou raleios e de repicagem para recipientes onde não houve germinação, ocorreram de janeiro a abril de 1987.

Quando as mudinhas tinham cerca de 40-50 dias foram submetidas aos tratamentos de sombreamento, e incorporadas aos experimentos.

A demarcação das parcelas no viveiro para cada experimento foi feita com bússola, de modo a dispor o maior comprimento dos canteiros e os blocos na direção norte-sul. Desde modo, permitiu-se uma insolação mais uniforme ao longo do dia dentro dos blocos.

As plantinhas constituintes das parcelas foram cuidadosamente pré-selecionadas, de acordo com seu vigor, procurando-se um máximo de uniformidade dentro de cada parcela experimental.

Foi colocado um pouco de terra entre os recipientes, para firmá-los e reter melhor a umidade.

As armações de "sombrite" foram colocadas sobre os canteiros B, C e D em março de 1987. Cada

canteiro recebeu na sua parte central um mini-abrigo meteorológico feito em madeira contendo um termômetro de máximas e mínimas, situado a cerca de 50 cm da superfície do solo.

As plântulas foram em seguida etiquetadas com placas de alumínio contendo seu anagrama de identificação.

Os canteiros foram submetidos a regas diárias regulares. Uma vez ao mês ou sempre que se mostrava necessário, era feita uma capina manual entre as parcelas e retirada das ervas invasoras que nasciam dentro dos recipientes, uma vez que não foi feita desinfestação do substrato.

Foi feito controle periódico de pragas, principalmente de grilos, através de pulverizações com solução de defensivos químicos.

Por ocasião do aparecimento de ferrugem nas folhas de E. speciosa, foram feitas aplicações intercaladas de fungicidas à base de cobre de 3 em 3 dias, durante o mês de março e abril, o que controlou o problema.

Não foi notada necessidade de fertilização mineral, em vista do crescimento vigoroso de todas as espécies, o que parece ter sido suprido apenas pela incorporação ao substrato de adubo orgânico.

As regas foram feitas procurando-se manter o solo sempre com água disponível para as plantas em todos os níveis de sombreamento.

4.6. Estudos de Microclima

A temperatura máxima e mínima do ar foi medida quase diariamente, desde abril até dezembro de 1987, por meio de termômetros de máxima e mínima instalados em mini-abrigos no centro de cada canteiro, a cerca de 50 cm acima do nível do solo. A umidade relativa do ar foi medida de 3 em 3 dias, às 10:00, 12:00 e 16:00 horas, aproximadamente, por intermédio de um psicrômetro manual simples, no período de abril a dezembro de 1987. Estas medições também foram efetuadas no centro de cada canteiro e a 10 cm acima do nível das copas das plântulas.

A intensidade relativa de luz (relação entre iluminação abaixo do sombrite e iluminação acima do sombrite) foi medida periodicamente de abril até dezembro de 1987, por intermédio de um luxímetro. As medições da intensidade luminosa abaixo do sombrite foram feitas em 5 pontos distintos dentro dos canteiros, dispostos em diagonal, dos quais se calculava a média, que era comparada com o valor obtido da média de duas leituras feitas no ponto externo ao canteiro. Foram feitas medições em condições de céu limpo, utilizando-se a seguinte relação:

$$\text{IRL\%} = \frac{\text{intensidade luminosa dentro dos canteiros}}{\text{intensidade luminosa fora dos canteiros}} \times 100 \quad (5)$$

A temperatura do substrato foi amostrada de abril a agosto de 1987, com leitura 5 vezes ao dia, das quais calculou-se a média para cada nível de sombreamento e registrou-se o máximo valor. Foi utilizado um termômetro comum de laboratório que era introduzido no substrato de um recipiente em um ponto central do canteiro, até uma profundidade de 10 cm.

4.7. Análise do Crescimento

Foram estudados os seguintes parâmetros: altura total, diâmetro do colo, conteúdo de água da parte aérea, peso seco da parte aérea, área foliar, razão de área foliar e porcentagem de falhas. Não foi estudado o sistema radicular, uma vez que no momento das medições finais algumas raízes já haviam saído para fora dos recipientes, o que prejudicou as análises.

As variáveis altura total e diâmetro do colo foram medidas periodicamente a partir de abril de 1987. A altura foi medida com uma régua graduada com precisão de 0,5 mm até o ponto de inserção da gema mais alta, e o diâmetro com um paquímetro com precisão de 0,01 mm, na altura do colo da planta.

Inicialmente fez-se uma medição de calibragem no momento em que as plantas começaram a receber os tratamentos de sombra, em 22/03/87 para A. cearensis, T. avellanadae e E. speciosa, e em 22/04/87 para

Z. tuberculosa. A partir daí, as medições se efetuaram mensalmente em todas as plantas por parcela e simultaneamente nas 4 espécies, até o momento do corte final para avaliação das demais características, o que dependeu da taxa de crescimento de cada uma delas. Para a espécie 1 (A. cearensis), as últimas medições se deram aos 425 dias de idade; para a espécie 2 (Z. tuberculosa) aos 355 dias; para a espécie 3 (T. avellanadae), aos 339 dias, e para a espécie 4 (E. speciosa) aos 220 dias. No momento da última medição, 4 das 9 plantas por parcela foram cortadas na altura do colo para se estimar a matéria seca e área foliar. Para A. cearensis, pela ocorrência de falhas (mortalidade), principalmente a nível de pleno sol, houve casos de se amostrar menos de 4 plantas por parcela. Nesta amostragem eliminou-se sempre a planta central das parcelas, para evitar um possível efeito da bordadura sobre esta.

A parte aérea de cada planta foi identificada e acondicionada em sacos plásticos. As plantas foram pesadas em balança com precisão de 0,01 g e as folhas foram separadas. Todas as folhas de cada planta foram xerocopiadas para posterior estimativa da área foliar total por planta (com exceção das folhas de A. cearensis).

Em seguida as plantas, já com caules, folhas e ramos cortados, foram acondicionadas em sacos de papel,

identificadas e colocadas para secar. A secagem se deu em estufas com ventilação forçada, reguladas para temperaturas em torno de 60 C, por cerca de 7 dias. Após a secagem até peso constante, as plantas foram pesadas novamente, para estimativa da produção de matéria seca total da parte aérea, e do conteúdo de água da parte aérea.

A área foliar total por planta, para A. cearensis foi estimada retirando-se das folhas de cada planta após pesagem (peso fresco), 30 discos de área conhecida, que foram secos e novamente pesados em balança analítica de precisão de 0,001 g. Assim, foi estabelecida uma relação área/peso de folhas para cada planta, e este fator multiplicado pelo seu peso seco total de folhas. Este procedimento foi escolhido pela dificuldade da utilização de outros métodos para folhas compostas com folíolos pequenos, como é o caso de A. cearensis.

Para Z. tuberculosa, as folhas foram previamente xerocopiadas em papel e a área foi estimada planimetricamente, através de um planímetro eletrônico acoplado a um microcomputador Unitron Apple II.

Para T. avellanadae e E. speciosa as folhas foram xerocopiadas em papel e depois recortadas. foram retirados discos no papel coberto com a tinta de xerox, com área conhecida, e estabelecida uma relação área/peso para as xerocópias das folhas. Estas foram pesadas e a área foliar então estimada por regra de três simples.

A razão de área foliar foi obtida pela relação entre o peso seco da parte aérea e a área foliar total por planta. Deve-se ressaltar que a razão de área foliar normalmente citada na literatura é obtida pela relação entre área foliar total e peso seco total das plantas (incluindo sistema radicular).

A porcentagem de falhas foi analisada ao final do ensaio.

Os resultados foram analisados através de estudos de regressões e análise de variância conjunta, para grupos de experimentos.

Os dados de altura e diâmetro do colo foram também estudados através de curvas de crescimento.

4.8. Análise da Concentração de Clorofila nos Tecidos Foliares e seu Espectro de Absorção de Luz

Das plantas remanescentes no viveiro, foram retiradas amostras de folhas maduras da parte mediana da copa, de 3 plantas por parcela e por espécie, em cada nível de sombreamento, para extração e análise de teor de clorofila, segundo LINDER (1974) e WITHAM et alii (1983).

As amostras de folhas (4 a 5 por planta) foram retiradas aos 304, 352, 368 e 421 dias após a semeadura, respectivamente para E. speciosa; T. avellanadae; Z. tuberculosa e A. cearensis, sendo acondicionadas em sacos plásticos identificados, e

guardadas em congelador. Para E. speciosa, T. avellanedae e Z. tuberculosa, todas portando folhas compostas digitadas, foi retirada uma faixa de aproximadamente 3 cm de largura em toda a extensão da parte mais larga do folíolo central de cada folha. No caso de A. cearensis, com folhas compostas imparipenadas de folíolos pequenos, aqueles da parte mediana da folha foram retirados inteiros.

Foram então eliminadas as nervuras mais grossas e os fragmentos de folha foram picados em minúsculos pedaços. Sub-amostras de 0,5 g (peso fresco) por planta foram então pesadas, transferidas para frascos de vidro com tampa, previamente forrados externamente com papel alumínio e identificados, recebendo cerca de 15 ml de acetona 80% em volume. Os frascos foram então colocados em geladeira durante 24 horas, para solubilização da clorofila.

Posteriormente, a solução acetona-clorofila foi filtrada a vácuo em papel de filtro WHATMANN no. 1, sobre funil de porcelana acoplado a um quitassato de 100 ml, também previamente forrado com papel alumínio.

O material vegetal remanescente no fundo do frasco foi transferido para cadinho de porcelana e macerado com bastão de vidro até se obter uma polpa fina, sendo lavado várias vezes com acetona 80% até que toda a clorofila tivesse sido extraída e filtrada. As paredes do funil e do quitassato foram lavadas com acetona 80% e o

volume final completado a 50 ml, também com acetona 80%.

Os extratos assim obtidos foram novamente transferidos para frascos fechados e forrados com papel alumínio e guardados em geladeira até o momento de se efetuarem as leituras, por um prazo de até uma semana, no máximo. Todos estes cuidados na extração e armazenamento da solução visaram evitar ao máximo a degradação da clorofila, principalmente pela luz, e a evaporação da acetona, o que mudaria a diluição das soluções.

A quantificação da clorofila a e b e total foi feita por espectrofotometria. Aliquotas das soluções foram transferidas para uma cubeta de vidro de 4 cm³, tomando-se leituras de absorbância (%) para os comprimentos de onda de 645, 652 e 663 nm, e utilizando-se na cubeta de "fundo" do espectrofotômetro, apenas acetona 80%.

Os cálculos de mg de clorofila por g de peso fresco de tecido foliar foram feitos utilizando-se as equações (6), (7) e (8), de acordo com WITHAM et alii (1983).

$$\text{clorofila a} = (12,7 \times A_{663} - 2,69 \times A_{645}) \times \frac{V}{1000W} \quad (6)$$

$$\text{clorofila b} = (22,9 \times A_{645} - 4,68 \times A_{663}) \times \frac{V}{1000W} \quad (7)$$

$$\text{clorofila total} = \frac{A_{652} \times 1000}{34,5} \times \frac{V}{1000W} \quad (8)$$

onde:

A = absorbância no comprimento de onda determinado

V = volume final do extrato clorofila - acetona

W = peso fresco em gramas do material vegetal utilizado

Para a determinação do espectro da absorção da clorofila extraída, para cada nível de sombreamento e cada espécie foi feita uma amostra composta, retirando-se uma alíquota de 5 ml do extrato de cada planta utilizada para as determinações quantitativas. Da solução assim obtida, procedeu-se à leitura da absorbância, em intervalos de 10 em 10 nm, em uma faixa de 370 até 700 nm (luz visível), usando-se um espectrofotômetro Perkin-Elmer Hitachi 200. Nos intervalos próximos aos picos de absorção foram tiradas leituras adicionais de 5 em 5 nm. Foram feitas leituras apenas na faixa de radiação da luz visível, por ser esta a mais importante para a fotossíntese.

No caso de T. avellaneda houve a necessidade de diluir as soluções obtidas após a extração da clorofila para metade da concentração original, e a diluição utilizada foi a mesma para os 4 níveis de sombreamento. Isso ocorreu porque, por ter uma alta concentração de clorofila, em algumas faixas de comprimento de onda a capacidade de leitura do aparelho foi superada.

Com os resultados das leituras, foram elaborados gráficos plotando-se a absorbância lida em cada

um dos comprimentos de onda dentro da faixa de luz visível no eixo y, e os respectivos comprimentos no eixo x.

4.9. Estudo de Estrutura Morfológica das Folhas

A estrutura morfológica das folhas foi estudada através da análise da espessura do parênquima paliçádico, espessura total e da epiderme, razão parênquima paliçádico/espessura total, e frequência de estômatos/mm² na epiderme superior e inferior.

Foram retiradas 4-5 folhas maduras na parte mediana da copa das mudas, em 3 plantas por parcela. Do folíolo terminal de cada folha de E. speciosa, T. avellanadae e Z. tuberculosa foi retirado um retângulo em sua parte mais larga, do lado direito e englobando a nervura central. Da folha de A. cearensis foram retirados os folíolos de sua região mediana.

As amostras de folhas foram colocadas em frascos de vidro com tampa, identificadas e imersas em solução fixadora "A.F.A.", composta pela seguinte fórmula: 85% de álcool 70%; 10% de formaldeído 40%; e 5% de ácido acético glacial, segundo JOHANSEN (1940).

As coletas foram feitas aos 317, 383, 368 e 421 dias após a semeadura, respectivamente para E. speciosa, T. avellanadae, Z. tuberculosa e A. cearensis, tendo as mesmas ficado armazenadas em "A.F.A." por um período médio de 8 meses até a montagem das lâminas.

Foram então montadas lâminas semi-permanentes de cortes transversais do limbo foliar, tirados na porção mediana entre a nervura central e o bordo direito, nas amostras de folhas previamente coletadas. Amostraram-se 4 plantas por espécie e por nível de sombreamento, e foram montados 3 cortes diferentes de cada planta amostrada. Deste modo, foram analisadas 12 lâminas por espécie e por nível de sombreamento, totalizando-se 192 lâminas.

Os cortes anatômicos foram preparados, corados e montados de acordo com JOHANSEN, (1940).

Os cortes foram feitos manualmente, utilizando-se uma lâmina "Gillette" bem afiada. Após clarificação em hipoclorito de sódio a 30% durante 20 minutos e lavagem com água acética 1% por 3 vezes, os cortes receberam dupla coloração com verde iodo-acético e vermelho congo. As lâminas eram então montadas com gelatina glicerizada, composta por 10 g de gelatina em folhas derretida, 45 ml de glicerina, 44 ml de água destilada e 1 g de timol, e que era fundida em banho-maria no momento da montagem.

Este método de montagem foi escolhido por ser o mais rápido e prático, devido ao grande número de lâminas a serem preparadas, e por não haver necessidade de se ter lâminas permanentes.

Mediu-se então a espessura total da lâmina foliar, espessura do parênquima paliçádico e espessura da

epiderme. As medições foram feitas em microscópio Bausch & Lomb, utilizando-se aumento de 10 vezes e ocular micrométrica com fator de correção igual a 100 (escala de Tamboa). Procedeu-se à análise conjunta de grupos de experimentos inteiramente casualizados (nos estudos anatômicos os blocos foram eliminados) com tratamentos comuns, além de estudos de correlação linear simples para estas variáveis e também a relação entre espessura do parênquima paliçádico e espessura total da lâmina.

Para os estudos de frequência estomática nas folhas a epiderme superior e inferior das amostras de folhas de 4 plantas por espécie e por nível de sombra foi separada, após dissociação dos tecidos do mesófilo por imersão em mistura de "Jeffrey" (50% de ácido crômico 10% e 50% de ácido nítrico 10%) por um período que variou de 2 dias a 2 semanas, dependendo da espécie. As epidermes superior e inferior, já separadas, foram lavadas várias vezes com água destilada e coradas com solução aquosa de safranina, sendo as lâminas montadas com gelatina glicerizada. Foram montadas no mínimo 4 lâminas de epiderme superior e 4 de inferior, provindas de 4 plantas diferentes, para cada espécie e para cada nível de sombreamento, ou seja, um total de 128 lâminas.

A contagem de frequência estomática na epiderme superior e inferior foi feita por campo de visão em microscópio Carl Zeiss, utilizando-se objetiva com

aumento de 10 vezes, e com 5 repetições em cada lâmina. A área do campo de visão em mm² foi calculada medindo-se seu diâmetro com uma lâmina micrométrica Carl Zeiss com escala de 0,1 mm, e deste modo calculando-se a frequência de estômatos por mm². Para estes dados foram feitos estudos de correlação linear simples por espécie, além das análises conjuntas de variância de grupos de experimentos inteiramente casualizados com tratamentos comuns.

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1. Microclima

5.1.1. Intensidade relativa de luz

A intensidade luminosa registrada durante o período de março a novembro, a plena luz do sol e sob condições de céu limpo revelou valores médios de 44.960 lux. Estes valores variaram ao redor de 12.000 lux às 7:30 até cerca de 4.000 lux às 17:30 horas, oscilando sempre entre 40.000 e 50.000 lux durante o período de maior luminosidade, entre 10 e 14 horas. A intensidade luminosa máxima observada foi de 92.000 lux, num dia claro no mês de maio, às 12:00 horas, mas este valor situa-se fora do padrão normal, e as outras medições variaram pouco em relação à época do ano.

Os valores médios da intensidade relativa de luz observada em cada um dos canteiros de sombra durante o período resumem-se na Tabela 2 a seguir.

Tabela 2. Intensidade relativa média de luz (IRL) entre as 10 e 14 horas observada nos níveis de sombra B, C e D. Valores em porcentagem em relação à luminosidade total.

Período	Nível da Sombra	B	C	D
Março - Maio		58,09	30,20	16,43
Junho - Agosto		59,75	33,00	19,70
Setembro - Novembro		58,07	33,24	17,71
Médias		58,64	32,15	17,95

A porcentagem de sombreamento média foi então de, respectivamente, 41, 68 e 82% para os canteiros B, C e D.

Os valores da Tabela 2 correspondem às médias obtidas entre as 10 e 14 horas, por ser o período do dia de máxima radiação solar, além de durante este período ocorrer uma menor variação da intensidade luminosa ao decorrer das horas e ao largo do ano.

Em cada momento de medição, as leituras feitas nos 5 pontos dentro dos canteiros mostraram que os valores eram praticamente iguais, revelando uma iluminação bastante uniforme em toda a área das parcelas, e principalmente dentro dos blocos.

Entretanto, os valores de intensidade

relativa de luz em cada um dos níveis de sombra sofreram variações ao longo do dia. Houve uma tendência de que a iluminação relativa abaixo do "sombrite" em cada canteiro fosse de 6 a 9% maior por volta das 12:00 horas, em comparação com os valores obtidos no início da manhã e no final da tarde. Estes resultados discordam de SASAKI et alii (1981), que consideram existir uma boa correlação linear direta entre a luminosidade no aberto e intensidade luminosa (em termos absolutos) abaixo do "sombrite", pressupondo então uma porcentagem de sombreamento (ou intensidade relativa de luz) aproximadamente constante, qualquer que seja a iluminância instantânea da plena luz do dia. A situação encontrada também é diferente daquela que ocorreria na floresta, segundo os mesmos autores, onde teoricamente a radiação difusa chegando ao piso florestal tenderia a manter-se em níveis relativamente constantes, após atingir um certo "patamar", e de maneira independente à variação da intensidade luminosa externa. Deste modo, na floresta ocorreria exatamente o inverso: durante as horas de maior intensidade luminosa do dia, a porcentagem de sombreamento abaixo do dossel florestal tenderia a ser maior do que nas horas em que o sol está mais baixo, e não menor como ocorreu com as coberturas de "sombrite". Estas observações podem ser devidas a diferenças no ângulo de incidência dos raios solares sobre a superfície perfurada de tela "sombrite", como se observa pela Figura 7. As laterais

das coberturas de "sombrite", sendo relativamente altas em proporção à altura total das estruturas, fez com que os raios solares, durante boa parte da manhã e da tarde, incidissem formando um ângulo oblíquo com a superfície perfurada da malha de "sombrite", ao passo que no meio do dia este ângulo era quase perpendicular. Assim, pela manhã e à tarde entrava uma menor quantidade relativa de luz do que ao meio dia. Provavelmente se as coberturas tivessem uma estrutura arredondada, formando uma abóbada desde o chão, a iluminação relativa no seu interior seria mais uniforme ao longo do dia.

Figura 7. Desenho esquemático do ângulo de incidência dos raios solares sobre as coberturas de tela "sombrite" ao longo do dia.

Embora estes resultados sejam diferentes dos que ocorreriam em uma mata densa, de dossel fechado, poderíamos imaginar que em uma mata mais aberta, de dossel descontínuo e sub-bosque mais rico, situação típica das florestas mesófilas semidecíduas do interior paulista, o padrão diário de interceptação da radiação luminosa poderia assemelhar-se mais àquele encontrado nas condições experimentais, pois nestas matas deve haver uma contribuição maior da radiação luminosa direta nas horas de sol mais alto, causando assim um aumento relativo da luminosidade abaixo do dossel durante estas horas, e uma menor alteração na sua qualidade.

Uma outra observação importante é que os níveis de intensidade relativa de luz encontrados no experimento são muito superiores àqueles reportados para florestas tropicais (REIFSNYDER & LULL, 1965; JACOBS, 1988). Entretanto, em termos de intensidade luminosa, poderíamos comparar cada um dos níveis do experimento a clareiras de diferentes tamanhos ocorrendo em matas. O nível A (pleno sol) corresponderia a uma clareira grande, de mais de 400 m² (DENSLOW, 1980; HARTSHORN, 1980), suficiente para assemelhar-se a áreas abertas; e os demais a clareiras de tamanhos decrescentes, ou a matas com diferentes graus de abertura ou intervenção.

Deve-se ressaltar entretanto, que estas são apenas indicações. A ausência de dados a respeito de

intensidade luminosa em florestas, principalmente com respeito a matas mesófilas semidecíduas, não permitem uma comparação mais precisa. Além disso, para um estudo mais apropriado seriam necessárias observações mais frequentes e detalhadas sobre as condições de luminosidade no experimento, o que foge ds objetivos deste trabalho.

5.1.2. Temperatura e umidade relativa do ar

As temperaturas médias praticamente não apresentaram diferenças entre os quatro canteiros, de abril a agosto. A partir de setembro houve uma tendência de que a média nos canteiros sombreados fosse levemente superior à média do canteiro a pleno sol, que se acentuou somente durante o mês de novembro, principalmente para os maiores níveis de sombra (Figura 8). Mesmo assim, a diferença máxima foi de 4 C, e somente para este mês. Como os valores para o mês de novembro situam-se dentro da escala fisiológica normal para as plantas, aceita-se que mesmo neste caso ela teve pouco ou nenhum efeito na fotossíntese, e conseqüentemente, no crescimento destas plantas. Segundo MEYER et alii (1970), a temperatura, quando a níveis normais, tem pouco efeito na taxa fotossintética das plantas crescendo sob sombreamento, ou expostas a baixas intensidades luminosas em dias nebulosos, porque nestas condições a luz é sempre o fator limitante.

Figura 8. Parâmetros microclimatológicos de canteiros experimentais sob 4 níveis de sombreamento, durante o ano de 1987: 1- temperaturas médias mensais do ar; 2- temperaturas máximas absolutas; 3- temperaturas mínimas absolutas; 4- umidade relativa do ar.

O aumento das temperaturas médias nos canteiros sob cobertura, durante os meses de setembro a novembro, deveu-se provavelmente mais a uma redução nas temperaturas mínimas diárias do que propriamente a uma elevação das temperaturas máximas, o que seria um sintoma de que as estruturas de "sombrite" estariam dificultando a circulação de ar e provocando assim um super-aquecimento. Ao contrário, pode-se observar pela Figura 8 que, sistematicamente, os canteiros sombreados apresentam máximas absolutas mensais mais baixas do que o canteiro sob condições de céu aberto. As mínimas absolutas também foram atenuadas, levando a condições microclimatológicas menos extremas e de menor amplitude térmica diária, semelhantemente ao que ocorreria em uma floresta (JACOBS, 1988), embora em um menor grau. Todavia, podemos considerar que as diferenças destas temperaturas entre os tratamentos não deve ter influido de maneira significativa no crescimento das plantas, já que, segundo LEVITT (1972), apenas períodos prolongados de temperatura abaixo de 0 °C e acima de 45 °C poderiam causar prejuízos diretos a elas.

Devemos assinalar ainda que as temperaturas médias observadas em todos os tratamentos foram sempre (1 - 2 °C) superiores às registradas para o mesmo período no Posto Agrometeorológico da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" (OMETTO, 1989), situado próximo do viveiro

onde foi instalado o experimento. Provavelmente estas diferenças se devem às diferenças quanto à face de exposição do terreno, e principalmente porque aquelas se referem a medições feitas a 1,5 m acima do solo enquanto estas, a 0,5 m. Normalmente a camada de ar mais próxima do solo fica sujeita a uma maior aquecimento por condução.

Quanto à umidade relativa do ar, esta sofreu pequenas alterações na sua magnitude entre os diferentes tratamentos, o que também não devem ter sido significativo para alterar o crescimento das plantas. O déficit de pressão de vapor atmosférico é proporcional à umidade relativa do ar e à temperatura. Sob temperaturas moderadas, é necessária uma grande variação na umidade relativa (cerca de 20%) para se alterar de maneira significativa o déficit de pressão de vapor atmosférico, e consequentemente, a sua demanda evaporativa (JACOBS, 1988). Além disso, como se assegurou um suprimento adequado de água às plantas em todos os tratamentos, considera-se que mesmo que a umidade tivesse se modificado sensivelmente as plantas, bem supridas de água para transpiração, não seriam limitadas quanto ao seu crescimento.

A pequena variação da UR% entre os tratamentos é também sinal de que a cobertura dos canteiros não prejudicou a sua adequada ventilação.

5.1.3. Temperatura do solo

A temperatura do solo, de acordo com 5 amostragens feitas entre abril e agosto, revelou médias de 26 , 23 , 24 e 24,15 C, respectivamente nos canteiros a pleno sol, e nos níveis de sombreamento de 41, 68 e 82%. Em média, a redução em relação ao canteiro a pleno sol foi de 11,54, 7,7 e 7,11%, respectivamente para os níveis de 82, 68 e 41% de sombra. Estas diferenças são bem menores do que as diferenças máximas registradas em uma floresta tropical fechada em relação a uma área aberta, que podem ser de até 60% (JACOBS, 1989), mas situam-se relativamente próximas às diferenças entre esta mesma floresta e uma clareira pequena, que é de cerca de 16%.

Considera-se, entretanto, que estes resultados têm apenas um valor indicativo. Devido ao limitado número de observações realizadas não se pode estabelecer um padrão bem definido de redução relativa da temperatura do solo pelo sombreamento, mesmo porque durante o verão estas diferenças podem ser mais acentuadas.

5.2. Sobrevivência

As espécies T. avellanadae e E. speciosa tiveram uma excelente sobrevivência em todos os níveis de sombreamento, não apresentando, ao final da etapa de viveiro, nenhuma falha.

Com relação à Z. tuberculosa, apresentou uma pequena mortalidade em todos os níveis, com exceção do experimento B (42% de sombra). Entretanto, a sobrevivência desta espécie não parece ter tido relação com o nível de sombra, conforme a Tabela 3, e a mortalidade observada deve ter sido causada por outros fatores.

Tabela 3. Sobrevivência de plantas (%) de Amburana cearensis (1), Zeyhera tuberculosa (2), Tabebuia avellanedae (3) e Erythrina speciosa (4), respectivamente aos 425, 355, 338 e 220 dias após a semeadura.

Espécie	Nível da Sombra	0%	42%	68%	82%
1		29,6	85,2	96,3	96,3
2		96,3	100,0	96,3	96,3
3		100,0	100,0	100,0	100,0
4		100,0	100,0	100,0	100,0

As mudas de A. cearensis, ao contrário, apresentaram uma alta mortalidade a pleno sol, de cerca de 70%, e que diminuiu sensivelmente nos outros níveis de sombra. Este é o primeiro indicativo da inadaptabilidade da espécie às condições de pleno sol: as plântulas apresentavam um desenvolvimento inicial bom, mas cerca de 3 meses após já mostravam sinais de debilidade, com um fraco

desenvolvimento e folhas cloróticas, evidenciando condições de estresse.

As mudas crescendo a pleno sol, visivelmente mais estressadas que nos outros níveis, ficaram susceptíveis à podridão de colo, o que as levou a uma mortalidade quase generalizada. Nos demais tratamentos a incidência de podridão de colo foi muito menor, principalmente sob 68 e 82 % de sombra, onde estas, bem mais vigorosas, praticamente não foram susceptíveis à doença, havendo apenas 1 caso entre 27, em cada um dos níveis.

Um outro fenômeno interessante e que dificilmente é observado em espécies arbóreas na fase juvenil foi a queda das folhas das plantas de Amburana cearensis durante a estação mais fria, de maneira praticamente generalizada em todos os níveis de sombra. Entretanto, as mudas crescendo a pleno sol perderam as folhas antes e permaneceram desfolhadas durante um período maior de tempo, (de maio a setembro), enquanto no nível de 42% de sombra a queda de folhas começou a ocorrer no final de junho, e em julho nos demais níveis. Nos dois sombreamentos mais intensos, inclusive, várias plantas mantiveram suas folhas. A caducifolia das mudas desta espécie pode estar relacionada a uma termoperiodicidade, pois havia água disponível no solo, o que era assegurado pelas regas constantes, e a umidade relativa do ar era praticamente a mesma em todos os tratamentos.

5.3. Crescimento

5.3.1. Altura

O crescimento em altura das diferentes espécies nos 4 níveis de sombra foi estudado através de análises de regressão simples, e a partir destas, foram plotadas curvas de crescimento em função da idade.

Para todas as espécies o modelo que melhor explicou o crescimento em altura em função da idade em todos os níveis de sombra foi o monolog, representado pela equação (3).

$$\ln(y) = a + b(x) \quad (3)$$

Este modelo indica que o logaritmo neperiano da altura apresenta uma relação linear positiva com a idade, ou de maneira inversa, que a altura cresce exponencialmente com a idade.

A análise de variância da regressão mostrou valores de F altamente significativos e um bom ajuste das curvas, a não ser para A. cearensis, onde houve um maior número de falhas e uma maior variabilidade dos valores observados, conforme a tabela 4.

As estimativas dos parâmetros a e b das curvas de cada uma das 4 espécies foram comparadas duas a duas para verificar se os valores diferiam estatisticamente entre si. Foi aplicado o Teste "t" para comparação

envolvendo 2 médias amostrais com número de observações e variâncias diferentes, segundo STEEL & TORRIE (1960). Deste modo pode-se verificar se as curvas de diferentes níveis de sombra de uma mesma espécie eram diferentes. Os resultados encontram-se na Tabela 4.

Tabela 4. Análise de regressão simples para o crescimento em altura (cm) das mudas nos diferentes níveis de sombra em função da idade (dias). Modelo: $\ln(y) = a + b(x)$. Espécies: 1- A. cearensis; 2- Z. tuberculosa; 3- T. avellanadae; 4- E. speciosa

Espécie	Nível de Sombra(%)	2 N	1 Parâmetro a	1 Parâmetro b	r ²	3 F
1	0	203	2.559900 A	0.001182 a	0.3938	129.939**
	41	256	2.511571 A	0.001790 b	0.5229	276.206**
	68	267	2.420535 B	0.002854 c	0.6182	429.057**
	82	267	2.420544 B	0.002783 c	0.5232	290.802**
2	0	187	1.500571 A	0.004105 a	0.7567	573.375**
	41	188	1.653185 B	0.004243 a	0.8311	915.569**
	68	188	1.527931 A	0.003987 a	0.7465	547.585**
	82	187	1.442460 A	0.004502 a	0.7366	517.229**
3	0	217	1.290517 A	0.007302 a	0.8645	1371.246**
	41	216	1.259327 AC	0.008216 b	0.8667	1391.072**
	68	216	1.166164 BC	0.009012 c	0.8653	1375.035**
	82	215	1.184623 C	0.008459 b	0.8549	1255.143**
4	0	189	1.808333 AC	0.008016 a	0.7513	565.012**
	41	189	1.802725 A	0.007912 a	0.8765	1327.464**
	68	189	1.988976 B	0.005678 b	0.7776	653.933**
	82	189	1.815035 C	0.007675 a	0.7790	659.222**

1 Parâmetros de uma mesma espécie cujos valores são seguidos por letras iguais não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade.

2 N = número de observações.

3 Valores de F da análise de regressão significativos a 1% de probabilidade

Matematicamente falando, o parâmetro a das curvas refere-se ao ponto de intersecção da curva com o eixo y , e relaciona-se biologicamente com a média estimada das alturas da espécie em questão no início do experimento, ou seja, no momento em que começaram a ser aplicados os tratamentos de sombra, que foi quando as mudas tinham entre 30 e 40 dias de idade. Através da Tabela 4 pode-se perceber que, embora tivesse sido tomado o cuidado de fazer uma pré-seleção das mudas, de modo a uniformizar ao máximo a altura inicial, esta em média foi diferente entre os diversos níveis de sombra para cada espécie. As variações iniciais de altura devem ter sido causadas por diferenças genéticas e, principalmente, pela quantidade de reservas e tamanho das sementes utilizadas, já que as condições de germinação e estabelecimento inicial das plântulas foram as mesmas para todas elas.

Poderíamos imaginar que a altura inicial tivesse uma influência no crescimento posterior em altura, já que, segundo KOZLOWSKI (1962) o crescimento em altura depende de fotossintatos armazenados e a tendência seria de que plântulas maiores tivessem maiores reservas de assimilados. Entretanto isto não ocorreu, como mostra a Tabela 4, onde os parâmetros de a e b para a mesma espécie mostraram uma variação independente; ou seja, um maior valor de a não implicou em maior valor de b em nenhum dos casos.

Já o parâmetro b , matematicamente relaciona-se com a inclinação da reta que tangencia a curva de

regressão num determinado ponto, e portanto, biologicamente estando ligado à taxa ou velocidade exponencial de crescimento em altura neste período.

Percebemos então pela Figura 9 que A. cearensis teve um crescimento mais rápido nos níveis de 68 e 82%, enquanto T. avellanadae cresceu melhor sob 68% de sombra. Quanto à altura, A. cearensis comportou-se tipicamente como uma espécie tolerante, com indícios de que manteve um balanço mais favorável das atividades metabólicas acima de 68% de sombra. Embora T. avellanadae também possa responder favoravelmente ao sombreamento, a capacidade de resposta de A. cearensis é mais rápida (aclimatação mais rápida), conforme pode-se observar na Figura 9.

A Figura 9 mostra as curvas de crescimento com valores estimados através das regressões e transportados para altura, resultando funções exponenciais e não logarítmicas. As médias observadas não foram plotadas pelo grande número de observações, mas encontram-se no Apêndice. Pelo exame da Figura 9.1 e 9.3 verificamos que a partir dos 100 dias de idade as plântulas de A. cearensis sob 68 e 82% de sombra já se diferenciaram bastante das demais, enquanto as de T. avellanadae crescendo sob 68% de sombra só começaram a se diferenciar dos demais níveis a partir dos 200 dias de idade. Isto mostra uma maior capacidade de resposta de A. cearensis em relação à T. avellanadae.

Figura 9. Curvas de crescimento em altura em plântulas submetidas a diferentes níveis de sombra. 1- *Amburana cearensis*; 2- *Zeyhera tuberculosa*; 3- *Tabebuia avellanedae*; 4- *Erythrina speciosa*. Valores estimados por regressão. As médias observadas são mostradas no Apêndice.

As mudas de Z. tuberculosa, entretanto, não apresentaram resposta ao sombreamento quanto ao crescimento em altura, como se verifica pela Tabela 4, onde o parâmetro b para esta espécie não se diferiu entre os níveis de sombra, e também pela figura 9.2, que mostra curvas com o mesmo formato, embora com diferente ponto de partida para o nível de sombra de 41%. Isto indica uma capacidade de manter seus níveis metabólicos com balanços favoráveis numa ampla faixa de intensidades luminosas. Entretanto, a estratégia "oportunist" desta espécie faz com que, por outro lado, ela não consiga manter altas taxas de crescimento em altura, como ocorre com T. avellanadae e E. speciosa. Em termos de taxas de crescimento em altura, esta espécie estaria em vantagem apenas em relação à A. cearensis.

Quanto à E. speciosa, esta apresentou um comportamento de certa forma difícil de explicar, onde as taxas de crescimento foram iguais em todos os níveis de sombra, com exceção do nível C, de 68%, onde ela mostrou um decréscimo no valor do parâmetro b, resultando em crescimento mais lento em altura, conforme Tabela 4 e Figura 9.4. Este comportamento não parece se correlacionar com nenhuma variável ambiental, nem com a intensidade luminosa, pois não se explicaria um novo aumento na taxa de crescimento no sombreamento ainda maior. Um fato que talvez possa explicar estes resultados é de que, examinando a Tabela 4, notamos que justamente neste nível de sombra, as plantas eram inicialmente mais altas que as dos demais

níveis. Pode ser então que, com uma maior biomassa inicial, esta espécie tivesse que gastar uma maior proporção dos carboidratos sintetizados em respiração de manutenção, (que segundo LEDIG, 1976, é proporcional à quantidade de biomassa acumulada, em detrimento da respiração de construção, que é a que permite o crescimento, e cuja taxa é proporcional não à biomassa cumulada mas à taxa de acúmulo na unidade de tempo. Assim, nesta espécie, que tem taxas de crescimento bastante altas em relação às demais, e que deve ter também que manter altas taxas respiratórias para poder crescer rápido, qualquer desbalanceamento metabólico poderia prejudicar o crescimento. No caso da combinação de taxas respiratórias mais altas (pelo aumento da respiração) com taxas fotossintéticas líquidas menores pela baixa intensidade luminosa, resultaria em uma menor eficiência, e conseqüentemente, em um crescimento mais lento. No sombreamento de 82%, apesar de uma menor intensidade luminosa, as plantas conseguiriam um melhor equilíbrio entre fotossíntese e respiração.

Os dados de altura final das plântulas, ao término do período de viveiro, foram estudados também através de análises de regressão, para verificar sua relação com a intensidade luminosa. Os valores de altura utilizados nesta etapa de estudos correspondem às observações feitas aos 425, 355, 339 e 220 dias após a semeadura, respectivamente para A. cearensis, Z. tuberculosa, T.

avellanedae e E. speciosa. Assumiu-se que o fator de maior influência no crescimento das plântulas cultivadas sob os diferentes níveis de sombra foi a intensidade relativa de luz, ou seja, sua proporção em relação à luz plena do dia.

A altura final das plântulas de A. cearensis e T. avellanedae mostrou uma relação linear negativa com a intensidade relativa de luz, enquanto o logaritmo neperiano da altura das plântulas de E. speciosa mostrou uma relação linear positiva com esta variável. A altura final das plântulas de Z. tuberculosa, entretanto, não mostrou nenhuma regressão estatisticamente significativa em função da intensidade relativa de luz, como era de se esperar.

A Tabela 5 e a Figura 10 mostram estas regressões.

Apesar da análise de variância das regressões ter acusado valores de F altamente significativos, nota-se que os valores de r^2 são muito baixos, indicando uma alta dispersão dos dados observados em relação àqueles estimados pelos modelos.

Isto resulta de uma alta variabilidade observada nos dados originais (conforme APENDICE), e também provavelmente da utilização de poucos valores de intensidade luminosa para a estimativa de curvas. Talvez se tivesse sido utilizado no experimento um maior número de níveis de sombra o ajuste dos dados à curva estimada seria mais perfeito. De qualquer maneira, estas curvas ilustram

bem o padrão de comportamento diferencial das quatro espécies em termos de altura, com relação à intensidade luminosa. A figura 10 mostra apenas os dados estimados; os valores reais não foram plotados pelo grande número de observações e encontram-se no Apêndice. Foram traçadas apenas as regressões significativas.

Tabela 5. Análises de regressão para altura (cm) em função da intensidade relativa de luz, para mudas de Amburana cearensis (1); Tabebuia avellanedae (3) e Erythrina speciosa (4). N = número de observações; r^2 = coeficiente de determinação.

Espécie	² N	Variável dependente	Parâmetro a	Parâmetro b	Variável independente	r^2	¹ F
1	76	y	56.767117	-39.156559	x	0.1506	13.297**
3	108	y	86.090765	-40.021728	x	0.2713	39.470**
4	108	ln(y)	3.305739	+0.347145	x	0.0997	11.743**

¹ Valores de F significativos a 1% de probabilidade.

Figura 10. Influência da intensidade relativa de luz na altura final no estágio de mudas. Valores estimados através de análises de regressão. As médias observadas são apresentadas no Apêndice.

Os padrões observados para *A. cearensis*, *Z. tuberculosa* e *E. speciosa* refletem o seu comportamento, já evidenciado pelas curvas de crescimento. Entretanto, embora as mudas de *E. speciosa* dos níveis de maior intensidade relativa de luz não tivessem apresentado diferenças significativas nas suas taxas de crescimento em altura entre os níveis A, B e D, aqui verifica-se uma nítida tendência do crescimento em altura ser favorecido por intensidades luminosas elevadas. Esta resposta não parece ser efeito da

altura inicial das plantas, pois esta era menor nos níveis de maior iluminação relativa. Pode ser resultado, entretanto, do fato de o ajuste das curvas de crescimento dos valores observados não ser perfeita. Assim, os valores estimados de altura para a espécie sob 0 e 82% diferem entre si, em média, em apenas 2cm aos 220 dias de idade, enquanto a diferença real entre as médias dos valores observados nestes mesmos níveis e à mesma idade (medição final) é de 5cm, o que, estatisticamente, já pode ser diferente.

5.3.2. Diâmetro

O crescimento em diâmetro do colo (em mm) em função da idade foi estudado nas diferentes espécies e níveis de sombreamento através de análises de regressão. O modelo que melhor explicou o crescimento em diâmetro em função da idade foi o bilogaritmico, representado pela equação (4).

$$\ln(y) = a + b [\ln(x)] \quad (4)$$

Para todas as curvas o teste F da análise de variância da regressão foi altamente significativo, e o r^2 acusou um bom ajuste dos valores observados às curvas, com exceção da A. cearensis, que pela alta porcentagem de falhas, resultou em r^2 mais baixos, de acordo com a Tabela 6.

A Tabela 6 nos mostra que, como para altura, as plântulas, no início do experimento, não eram uniformes quanto ao seu diâmetro do colo, mas que o diâmetro inicial não influenciou nas taxas de crescimento posteriores, já que parâmetros *a* e *b* variaram independentemente.

As maiores taxas de crescimento em diâmetro ocorreram, para *A. cearensis*, nas plântulas sombreadas de 41 a 82% de sombra, mostrando que mesmo o menor nível de sombra foi suficiente para estimular o crescimento nesta espécie. Notamos inclusive que, a pleno sol, estas plantas praticamente não cresceram no período estudado em termos de diâmetro, como percebemos pelo baixo valor de *b*, o que fica visível na Figura 11.1. As mudas de *T. avellanadae* apresentaram um crescimento mais rápido em diâmetro do colo nos níveis de sombra maiores (68 a 82%), sendo o de 41% intermediário. Ao contrário, as mudas de *Z. tuberculosa* e *E. speciosa* apresentaram uma maior rapidez de crescimento em diâmetro sob intensidades de luz mais fortes, até 41% de sombra, conforme a Tabela 6 e a Figura 11 a seguir. Na Figura 11 apenas os valores estimados foram plotados, devido ao grande número de observações originais. As médias observadas são apresentadas no Apêndice.

Tabela 6. Análise de regressão simples para o crescimento em diâmetro do colo (mm) nos diferentes níveis de sombra em função da idade (dias). Modelo: $\ln(y) = a + b [\ln(x)]$. Espécies: 1- Amburana cearensis; 2- Zeyhera tuberculosa; 3- Tabebuia avellanedae; 4- Erythrina speciosa.

Espécie	Nível de Sombra(%)	2 N	1 Parâmetro a	1 Parâmetro b	r2	3 F
1	0	203	1.427546 A	0.000991 a	0.3551	110.131**
	41	256	0.628904 A	0.201791 b	0.4097	174.932**
	68	267	0.283966 B	0.273134 b	0.4840	248.530**
	82	267	0.256482 B	0.260861 b	0.4179	190.218**
2	0	187	-1.287410 A	0.574276 a	0.8250	872.026**
	41	188	-1.327876 A	0.604313 a	0.8744	1294.319**
	68	188	-1.136813 AC	0.541643 b	0.7946	733.110**
	82	187	-0.978666 BC	0.484704 b	0.6640	365.525**
3	0	217	-1.914141 A	0.731163 a	0.8633	1357.960**
	41	216	-2.230548 AB	0.803854 ab	0.5235	235.135**
	68	216	-2.443489 B	0.834767 b	0.8715	1451.679**
	82	215	-2.461923 B	0.810323 b	0.8734	1468.930**
4	0	189	-1.707000 A	0.912246 a	0.9268	2366.640**
	41	189	-1.614327 AB	0.904875 a	0.9022	1724.324**
	68	189	-1.607989 AB	0.869525 ab	0.8959	1609.670**
	82	189	-1.406013 B	0.807184 b	0.8540	1094.149**

1
Parâmetros de uma mesma espécie cujos valores são seguidos por letras iguais não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade.

2
N = número de observações.

3
Valores de F da análise de regressão significativos a 1% de probabilidade.

Figura 11. Curvas de crescimento em diâmetro de colo em mudas submetidas a diferentes níveis de sombra. 1- *Amburana cearensis*; 2- *Zeyhera tuberculosa*; 3- *Tabebuia avellanedae*; 4- *Erythrina speciosa*. Valores estimados por regressão. Médias observadas encontram-se no Apêndice.

Notamos ainda que a espécie com taxas de crescimento em diâmetro mais altas é a *E. speciosa*, seguida de *T. avellanedae*, *Z. tuberculosa* e *A. cearensis*. Estas respostas devem estar associadas às suas taxas de

fotossíntese líquida, já que, segundo KOZLOWSKI (1962), o crescimento em diâmetro guarda uma relação mais direta com a fotossíntese corrente do que o crescimento em altura, que depende mais de carboidratos acumulados e de um balanço favorável entre fotossíntese líquida e respiração. Assim, também para esta variável, constatamos um grau de tolerância à sombra crescente da E. speciosa para A. cearensis, na mesma ordem, confirmando as respostas de crescimento em altura.

O diâmetro de colo final das plantas de A. cearensis, Z. tuberculosa, T. avellanadae e E. speciosa, respectivamente aos 425, 355, 339 e 220 dias de idade foi também estudado através de análises de regressão, para tentar explicar sua variação em função da intensidade relativa de luz (IRL%), ou seja, da proporção de luz plena do dia contida em cada nível de sombra.

A variação do diâmetro de mudas de A. cearensis em função da intensidade luminosa foi melhor explicado pelo modelo logarítmico, eq. (3); para Z. tuberculosa e E. speciosa o melhor modelo foi o bilogarítmico, eq. (4), e para T. avellanadae, a função logarítmica, eq. (2), conforme a Tabela 7 a seguir.

Tabela 7. Análise de regressão para diâmetro de colo (mm) em função da intensidade relativa de luz, para plântulas de Amburana cearensis (1), Zeyhera tuberculosa (2), Tabebuia avellanedae (3) e Erythrina speciosa (4).

Especie	1		Variavel dependente	Parametro a	Parametro b	Parametro c	Variavel independente	r ²	2	
	N								F	
1	77	ln(y)	2.225684	-1.010114	-	x	0.1554	13.803**		
2	104	ln(y)	2.274740	+0.110476	-	ln(x)	0.0740	8.149**		
3	108	y	9.776835	+8.174579	-7.836538	x ²	0.0722	4.084**		
4	108	ln(y)	3.267053	+0.169483	-	ln(x)	0.2279	31.289**		

¹ Número de observações.

² Valores de F da análise de regressão significativos a 1% de probabilidade.

Da mesma maneira que para a altura, os valores de r² foram muito baixos, indicando um fraco ajuste dos valores observados à curva estimada pela alta variabilidade de dados, conforme Apêndice. Além disso, o

pequeno número de níveis de sombra do experimento deve também ter colaborado para que o ajuste não fosse bom. Entretanto, a tendência é altamente significativa em todos os casos, mostrando claramente um comportamento diferencial destas espécies em relação à intensidade luminosa quanto ao diâmetro do colo. Estas diferenças podem ser melhor visualizadas através da Figura 12, cujas curvas foram traçadas com valores estimados por regressão. Os dados reais não foram plotados devido ao grande número de observações e são mostrados no Apêndice.

Amburana cearensis apresenta um aumento exponencial do seu diâmetro com a diminuição da intensidade relativa de luz, ou seja, com o aumento do sombreamento, atingindo um diâmetro máximo a baixas intensidades luminosas. Como suas taxas de crescimento em diâmetro e os valores de altura são também mais altos sob baixos valores de IRL, supõe-se que esta espécie estaria em vantagem em relação às demais, sob condições de sombra intensa do dossel florestal, tendo condições de, apesar de suas taxas metabólicas mais baixas, aos poucos suplantar a vegetação concorrente. Entretanto, outros parâmetros devem ser também analisados.

Quanto a Z. tuberculosa, esta espécie apresenta um comportamento inverso ao de A. cearensis, com maior diâmetro ocorrendo a plena luz do dia, que decresce exponencialmente com a diminuição da intensidade de luz.

uma maior atividade cambial a plena luz, mas sim pelo aumento da espessura da casca, ligada a uma maior atividade do felogênio. As relações fisiológicas envolvidas no aumento da produção de casca em função do aumento da intensidade luminosa ainda não estão bem claras. Há evidências de que a taxa de produção de periderme esteja ligada à taxa de produção de células de floema, e portanto, indiretamente, à atividade cambial (OLDEMAN, 1986). Assim, como a taxa de produção de floema depende de uma baixa razão auxinas/giberelinas, e a síntese de auxinas é favorecida por altas taxas fotossintéticas (KOZLOWSKI, 1962), o aumento da produção de casca sob altas intensidades luminosas pode ter sido resultado de aumento nas taxas fotossintéticas.

Figura 12. Variação do diâmetro do colo em função da intensidade relativa de luz. Valores estimados por regressão. Médias observadas no Apêndice.

As plântulas de T. avellanadae, entretanto, sofrem um aumento do seu diâmetro com a diminuição da intensidade relativa de luz de 100 até cerca de 55%, atingindo um máximo valor entre 55 e 40%, e depois tornando a cair. Estas respostas concordam com o padrão de aumento das taxas de crescimento diamétrico em função do aumento da sombra, conforme Tabela 6. O decréscimo do diâmetro sob níveis de sombra mais altos deve ser decorrente de uma diminuição da disponibilidade de carboidratos e auxinas translocáveis, pela diminuição das taxas de fotossíntese aparente.

Dentre as quatro espécies, a que mostra uma resposta mais acentuada do diâmetro de colo em função da intensidade relativa de luz é E. speciosa, que embora apresente o mesmo padrão de variação que Z. tuberculosa, sofrendo decréscimo do diâmetro com a diminuição da luminosidade e alcançando valor máximo a plena luz, o valor de h é maior, e logo, a diferença entre os valores extremos também é maior. A influência da intensidade luminosa no diâmetro desta espécie repete pois o padrão observado com relação à sua altura, o que confirma sua relativa intolerância à sombra, ou melhor, sua maior afinidade por luz. Provavelmente E. speciosa apresente uma mais alta atividade de enzimas carboxilantes, que faz com que seu aparelho fotossintético não se sature sob altas intensidades luminosas.

5.3.3. Matéria seca da parte aérea

A matéria seca total de uma planta é um índice muito importante ao se estudar o seu crescimento, por relacionar-se diretamente com a produtividade primária líquida. Portanto, o crescimento em altura ou diâmetro, quando não acompanhado de aumento de peso seco, pode ser resultado apenas de um maior alargamento das células pelo aumento da sua turgescência, e não da quantidade de biomassa produzida.

Como os resultados referentes à matéria seca de raízes não puderam ser avaliados, apenas os valores da parte aérea estão sendo considerados neste trabalho.

O estudo da variação da quantidade de de matéria seca final da parte aérea de mudas das 4 espécies em função do sombreamento foi feito através de análises de regressão matéria seca x intensidade relativa de luz.

A Tabela 8 mostra os resultados das análises de regressão. Para todas as espécies, o modelo que melhor explicou a variação da matéria seca em função da intensidade relativa da luz, foi o logarítmico, dado pela eq. (3). Entretanto, em Z. tuberculosa as regressões não foram significativas, indicando que a intensidade de luz não influenciou na produção de matéria seca desta espécie.

Tabela 8. Análises de regressão para matéria seca final da parte aérea de mudas de Amburana cearensis (1); Tabebuia avellanedae (3) e Erythrina speciosa (4), em função da intensidade relativa de luz.

Espécie	1	Variável	Parâmetro	Parâmetro	Variável	r ²	2
	n	dependente	a	b	independente		F
1	36	ln(y)	3.214096	-2.696483	x	0.5578	42.885**
3	42	ln(y)	3.940343	-1.042997	x	0.5730	53.668**
4	47	ln(y)	3.214096	-0.798112	x	0.2746	17.034**

1
Número de observações.

2
Valores de F da análise de regressão altamente significativos.

Todas as 4 espécies apresentam um mesmo padrão de comportamento em relação à intensidade luminosa quando se consideram os parâmetros altura, diâmetro e matéria seca da parte aérea, o que evidencia ainda mais o comportamento diferencial de cada uma quato à sombra.

A. cearensis mostra uma sensível diminuição da matéria seca aérea com o aumento da intensidade relativa de luz, e uma resposta mais intensa entre 5 e 40% de IRL, como pode-se observar através da Figura 13. Entre 100 e 70% de intensidade relativa de luz, o peso seco praticamente não varia muito, provavelmente porque um balanço metabólico mais favorável só começa a ocorrer a intensidades mais baixas. Resposta semelhante apresenta T. avellanadae, mas com uma menor amplitude relativa de variação (menor valor de b), indicando uma menor resposta plástica. O peso seco de E. speciosa, entretanto, varia de maneira inversa, sendo que o valor máximo é atingido a pleno sol, e decai exponencialmente com o decréscimo da intensidade relativa de luz.

Através da Figura 13 observamos ainda que uma intensidade de cerca de 60% de luz é um ponto crítico que determina a capacidade relativa de competição entre T. avellanadae e E. speciosa. Intensidades menores favorecem a primeira, e maiores a segunda. Sob intensidades de luz baixas, como as que encontraríamos em condições de mata, mesmo A. cearensis, que apresenta uma estratégia de ciclo vital pouco competitiva, poderia apresentar vantagem sobre E. speciosa em termos de matéria seca acumulada, e também em relação à Z. tuberculosa, que apresenta uma estratégia oportunista, crescendo igualmente bem numa ampla faixa de intensidades luminosas, mas mantendo um peso seco médio

final em torno de 10g em todos os níveis de sombra.

A Figura 13 apresenta apenas as curvas estimadas pelas regressões significativas. Os valores reais não foram plotados pelo grande número de observações e são mostrados no Apêndice.

Figura 13. Variação da matéria seca da parte aérea em função da intensidade relativa da luz. Valores estimados por regressão.

Devemos destacar também que, embora os valores de r^2 tenham sido um pouco maiores em relação às outras análises de regressão, ainda são considerados baixos, o que é resultado dos mesmos motivos já mencionados.

Importante ainda é ressaltar que, embora a matéria seca de raízes não tenha sido incluída, considera-se que a variação da biomassa radicular com a intensidade luminosa deve seguir os mesmos padrões observados para diâmetro de colo, já que existe uma relação entre estas duas variáveis, conforme os resultados de SOUZA (1981), e que o crescimento radicular é um reflexo da capacidade fotossintética da planta sob determinada intensidade de luz (KOZLOWSKI, 1962). Embora existam casos em que o crescimento do sistema radicular é prejudicado pela diminuição da intensidade relativa de luz (SHIRLEY, 1929; WALTER, 1971; FERREIRA, 1979; INOUE & TORRES, 1980), normalmente isto ocorre quando a produção de matéria seca da parte aérea também o é (plantas mais intolerantes), ou então quando a razão entre sistema radicular e a parte aérea diminui não pela diminuição do crescimento radicular, mas sim pelo maior aumento relativo do crescimento aéreo (MANDERS, 1986). Casos de haver uma correlação negativa entre estes dois parâmetros em uma mesma espécie não são conhecidos, e são fisiologicamente inconcebíveis, já que crescimento aéreo e radicular são interdependentes, e que as plantas contam com mecanismos que garantam condições mínimas de equilíbrio entre as duas partes (EVANS, 1973). Portanto, dentro do objetivo de utilizar parâmetros de crescimento como indicativos da adaptabilidade destas espécies às condições de maior ou menor grau de sombra, acreditamos que apenas a

matéria seca da parte aérea seja suficiente; a matéria seca radicular, entretanto, seria um índice imprescindível se tivéssemos o intuito de estudar a tolerância não só à sombra, mas também à seca e déficits nutricionais (KRAMER & DECKER, 1944; GATHERUM et alii, 1963; MURRAY & NICHOLS, 1966; PHARES, 1971; DREW, 1983).

5.3.4. Área foliar

Através de análises de regressão, o modelo que melhor explicou a variação da área foliar total por planta em função da intensidade relativa de luz foi o logarítmico da eq. (3), ou seja, esta variável respondeu exponencialmente à intensidade luminosa, conforme a Tabela 9.

Todas as espécies mostraram haver uma relação negativa entre área foliar e intensidade luminosa, com exceção de *E. speciosa*, que não apresentou alteração neste parâmetro nos diversos níveis de sombra, e portanto, não produzindo regressões significativas.

Notável é a grande plasticidade fenotípica de *A. cearensis*, capaz de aumentar sua área foliar em até 18 vezes quando cultivada sob intensidades luminosas mais baixas (28%) em relação ao tamanho da superfície fotossintetizante de plantas expostas a pleno sol, de acordo com valores estimados pela regressão, como se observa pela Figura 14.

Tabela 9. Análises de regressão para área foliar total (cm²) em função da intensidade relativa de luz. Espécies: Amburana cearensis (1); Zeyhera tuberculosa (2) e Tabebuia avellanedae (3).

Espécie	1		Variável dependente	Parâmetro a	Parâmetro b	Variável independente	r ²	2	
	N							F	
1	36	ln(y)		6.795017	-3.635704	x	0.6504	63.258**	
2	47	ln(y)		7.512767	-0.739735	x	0.1187	6.059*	
3	42	ln(y)		8.588369	-1.008445	x	0.4619	34.331**	

1
Número de observações.

2
Valores de F significativos a 5% de probabilidade.

Apesar dos valores do parâmetro a para as 3 espécies consideradas não serem muito diferentes, os valores de b são cerca de 3 a 5 vezes menores, respectivamente em T. avellanedae e Z. tuberculosa, em relação àqueles de A. cearensis. Principalmente a intensidades relativas menores

do que 50%. A. cearensis responde de modo acentuado ao sombreamento, aumentando o tamanho do seu aparelho fotossintético para ajustá-lo de maneira a captar mais eficientemente as baixas intensidades luminosas. Esta adaptação também ocorre de maneira acentuada em T. avellanedae, ao passo que em Z. tuberculosa o ajuste é menos pronunciado, conforme pode-se observar pela Figura 14.

Na Figura 14 estão representadas apenas as curvas estimadas das regressões significativas. Os valores reais não foram plotados pelo grande número de observações, cujas médias são apresentadas no Apêndice.

Figura 14. Variação da área foliar total em função da intensidade relativa de luz. Valores estimados por regressão.

Comparando-se as curvas de regressão para matéria seca e área foliar de T. avellanadae e A. cearensis (Figuras 13 e 14), podemos constatar que elas apresentam um mesmo formato aproximado, o que leva a crer que o aumento do matéria seca da parte aérea nestas espécies apresenta uma relação com o aumento da área foliar. Como a densidade foliar específica (relação entre peso e área de folhas) tende a ser menor em folhas de sombra do que em folhas de sol (BOARDMAN, 1977), o aumento da matéria seca total não se deve somente a um aumento de biomassa de folhas, mas também a uma maior quantidade de matéria seca total assimilada pelas folhas e que é distribuída para crescimento do caule e ramos.

Por outro lado, embora a área foliar de E. speciosa não tenha mostrado relação com a intensidade luminosa, a quantidade de matéria seca da parte aérea diminuiu com a diminuição da intensidade relativa de luz. Isto pode ser resultado ou da diminuição da eficiência de fixação e distribuição de carboidratos por unidade de área foliar, ou da formação de biomassa com maior proporção de água, ou simplesmente de uma diminuição da densidade foliar específica sem alterações das demais variáveis. Esta última hipótese ocorrendo isolada é a menos provável, pois verificou-se também uma diminuição do crescimento em altura e diâmetro desta espécie com a diminuição da luminosidade (Figuras 10 e 12).

No caso de Z. tuberculosa ocorreu o contrário: a área foliar aumentou com a diminuição da IRL%, enquanto o peso seco da parte aérea não se alterou, o que sugere que a diminuição da densidade foliar específica deve ter compensado, em termos de biomassa total, o aumento da área foliar.

5.3.5. Razão de área foliar

A relação entre a matéria seca da parte aérea (g) a área foliar da planta (cm²) num determinado instante e sob um determinado nível de sombreamento é tratada aqui como razão de área foliar (RAF). Destaca-se, porém, que esta mesma denominação é usada, na análise quantitativa clássica do crescimento (BLACKMAN & WILSON, 1951; BALCKMAN, 1968; EVANS, 1972), para denominar a taxa de acréscimo de área foliar por unidade de matéria seca total e na unidade de tempo. O mesmo nome também tem sido dado para a razão entre área foliar e matéria seca total (FERREIRA, 1977).

O índice de BLACKMAN & WILSON (1951) é de grande utilidade na análise das respostas aos fatores de crescimento, dentre eles a luz, sendo inclusive a sua variação um parâmetro para expressar a tolerância relativa de uma determinada espécie.

No nosso caso, como não trabalhamos com a variação dos parâmetros na unidade de tempo, a não ser para

altura e diâmetro do colo, o índice chamado razão de área foliar tem sua utilidade apenas como relação alométrica, para se comparar o padrão de distribuição dos assimilados entre os diversos órgãos; no caso, dando uma idéia da quantidade relativa de matéria seca da parte aérea da planta, que cada cm² de folha é capaz de assimilar. Pode ser interpretada também como um índice de eficiência da área foliar.

Os resultados experimentais foram estudados através de análises de regressão em função da intensidade luminosa relativa como os demais, e encontram-se resumidos na Tabela 10 e Figura 15 a seguir, que representam apenas as regressões estatisticamente significativas.

Pelos resultados observa-se que a quantidade de matéria seca fixada por cada cm² de folhas tende a diminuir com a diminuição da intensidade relativa de luz, mesmo para espécies de comportamento tão antagônico como são A. cearensis e E. speciosa. Isto só não ocorreu em T. avellanedae, que embora tivesse aumentado tanto a sua área foliar quanto a matéria seca da parte aérea em condições de menor iluminação relativa, os incrementos devem ter sido proporcionais, de modo a manter sua razão constante em toda a faixa de intensidades relativas estudadas. Isto sugere que as altas taxas de crescimento de T. avellanedae, contrário ao que tem sido encontrado para a espécie (CARVALHO, 1982) relacionam-se mais à sua capacidade de manter uma

distribuição favorável de fotossintatos sob condições de sombra do que propriamente a um aumento das taxas fotossintéticas líquidas por unidade de folhas.

Tabela 10. Análises de regressão para razão de área foliar (g/cm²) de mudas de Amburana cearensis (1); Zeyhera tuberculosa (2) e Erythrina speciosa (4) em função da intensidade relativa de luz.

Espécie	1	Variável	Parâmetro	Parâmetro	Variável	r ²	2
	N	depen- dente	a	b	indepem- dente		F
1	36	ln(y)	-3.580921	+0.939221	x	0.4493	27.744**
2	47	ln(y)	-4.503205	+0.448383	ln(x)	0.3043	19.687**
4	47	ln(y)	-4.520275	+0.238308	ln(x)	0.1891	10.491**

1
Número de observações.

2
Valores de F significativos a 5% de probabilidade.

A Figura 15 a seguir mostra as curvas estimadas pelas regressões significativas. AS médias observadas são apresentadas no Apêndice.

Figura 15. Variação da razão de área foliar (g/cm²) em função da intensidade luminosa relativa. Valores estimados por regressão.

Em *Z. tuberculosa* houve também um aumento significativo da área foliar em função do aumento do sombreamento, embora não tenha havido aumento da produção de matéria seca da parte aérea, o que provocou a diminuição na razão de área foliar. Isto pode ser um indicativo de que esta espécie, embora bastante plástica, mostra-se mais eficiente em termos de quantidade de matéria seca produzida por unidade de superfície fotossintetizante sob níveis de sombra de no máximo 30-40% da luz plena, acima dos quais precisa investir muita biomassa em aumento de folhas em detrimento do crescimento em diâmetro (atividade cambial), conforme mostra a Figura 15.

Para A. cearensis a superfície foliar começou a aumentar sensivelmente somente a partir de 40% de sombra. No entanto, embora em valores absolutos seja a espécie que desenvolve uma menor área foliar, em termos relativos é aquela que apresenta uma maior resposta em função do sombreamento, e também um decréscimo mais acentuado na razão de área foliar. Isto indica que o acréscimo de matéria seca com o aumento do sombreamento pode estar relacionado com o aumento da superfície de folhas. Assim como a área foliar, a matéria seca sofre uma multiplicação por mais de 10 vezes de um extremo ao outro de intensidade de luz, enquanto o diâmetro do colo e altura aumentam pouco mais de 2 vezes. Nota-se que A. cearensis é uma espécie que investe muita energia na produção de folhas, em detrimento do crescimento em altura e diâmetro. Apesar de se mostrar melhor adaptada à sombra, merece uma maior investigação a respeito de suas relações alométricas a fim de se determinar o grau de sombreamento ideal para favorecer um crescimento mais rápido.

Em E. speciosa, por outro lado, a capacidade de aumento da superfície fotossintetizante em plântulas sombreadas é limitada, e a sua área foliar não é capaz de se ajustar ao nível de sombra de modo a compensar a diminuição das taxas fotossintéticas. Deste modo, a diminuição da razão de área foliar (ou quantidade de matéria seca produzida por

principalmente da diminuição na atividade de enzimas carboxilantes, desbalanceamento entre taxas de fotossíntese e respiração, ou ainda diminuição na condutância mesofilica ao CO_2 .

2

Deve-se ressaltar, entretanto, que se tivesse sido considerada a matéria seca radicular nas análises de razão de área foliar, a magnitude dos resultados poderia ser diferente, por um possível efeito "tampão" das raízes, aumentando o peso seco total em relação à superfície de folhas, e podendo até mudar o padrão de variação em relação à luz. Contudo, o índice utilizado atende aos objetivos do trabalho.

5.3.6. Coeficientes de resposta à intensidade relativa de luz

Com o intuito de comparar a plasticidade relativa das espécies em responder à variação na intensidade de luz ambiental quanto ao seu crescimento, procurou-se algum índice que pudesse, ao mesmo tempo, fornecer informações acerca da variação dos parâmetros, dentro e entre as espécies, nos diferentes níveis de sombra.

Os coeficientes de resposta aqui apresentados correspondem ao coeficiente b das regressões lineares simples significativas da variável considerada em relação a IRL%. Mede, portanto, a inclinação da reta das regressões, correspondendo então à razão entre a diferença

de 2 valores quaisquer da variável em questão e a diferença das intensidades relativas de luz correspondentes. Os resultados resumem-se na Tabela 11 a seguir.

Tabela 11. Coeficientes de resposta em crescimento em relação à intensidade relativa de luz. Espécies: Amburana cearensis (1); Zeyhera tuberculosa (2); Tabebuia avellanedae(3) e Erythrina speciosa(4).

Especie	Altura final (cm)	Diametro do colo (mm)	Mat. Seca p.aerea (g)	Area foliar (cm ²)	Razao de area foliar (g/cm ²)
1	-39.15655	-3.013579	-19.852775	-626.541637	+0.056860
2	n.s.	n.s.	n.s.	-939.304150	+0.008227
3	-40.021728	n.s.	-32.13989	-3329,458049	n.s.
4	+10.688000	+7.008121	+27.42562	n.s.	+0.005068

Pelo que se observa, o ipê-roxo (Tabebuia avellanedae), é a espécie com um mais alto grau de plasticidade fenotípica, apresentando uma grande diferenciação morfológica em relação à intensidade luminosa. Se considerarmos que as espécies tolerantes são aquelas que apresentam modificações mais a nível bioquímico do que morfológico, de acordo com GRIME (1977) e TINOCO & VAZQUEZ-YANES (1985), relacionadas mais com a sobrevivência durante um longo período de tempo sob intensidades limitantes do que

com a sua habilidade em competir por luz, então não podemos considerar esta espécie como sendo tolerante. Ela seria melhor designada como "nômade" (TINOCO & VAZQUEZ-YANES, 1985), ou "competidora" (GRIME, 1977, 1982), e que se favorecem de aberturas pequenas no dossel. E. speciosa, por outro lado, apresentou uma plasticidade maior com relação à matéria seca e foi incapaz de alterar sua área foliar com o sombreamento, o que a coloca mais próxima de espécies intolerantes conforme o conceito de BLACKMAN & WILSON (1951) ou pioneiras A. cearensis, embora com uma grande plasticidade fenotípica, quase equivalente à de T. avellanadae, possui também alta mortalidade a pleno sol e baixos ritmos metabólicos, o que a caracteriza mais como uma espécie tolerante típica. Z. tuberculosa, com baixa plasticidade morfológica e capaz de crescer bem em um amplo grau de variações na intensidade luminosa, comporta-se como uma espécie nômade, mas favorecida por uma maior quantidade de luz do que T. avellanadae, ocupando posição intermediária entre esta última e E. speciosa.

5.3.7. Conteúdo de água da parte aérea

O conteúdo de água dos tecidos da parte aérea das plântulas foi expresso através da porcentagem de unidade com base na matéria seca, isto é:

$$\%U = \frac{Pu - Ps}{Ps} \times 100 \quad (9)$$

Onde : Pu = peso úmido

Ps = peso seco

Os resultados, estudados através de análises de correlação linear simples com os níveis de sombreamento, apresentam-se na Tabela 12.

Tabela 12. Análises de correlação linear simples entre porcentagem de umidade (base peso seco) e nível de sombra. Espécies: Amburana cearensis (1); Zeyhera tuberculosa (2); Tabebuia avellanedae (3) e Erythrina speciosa (4).

Espécie	¹	r ²	F	²
	N			Significância
1	40	0,06798	0,6768	n.s.
2	47	0,47226	0,0008	* *
3	48	-0,48138	0,0005	* *
4	24	0,14104	0,5110	n.s.

¹
Número de observações

Apenas Z. tuberculosa mostrou correlação positiva entre conteúdo de água e nível de sombra. O aumento da U% em plantas sombreadas sem alteração concomitante da matéria seca pode indicar, neste caso, uma situação mais favorável de turgescência celular com o aumento da sombra, o que é de se esperar pelas condições menos propícias para o desenvolvimento de déficits hídricos. Este aumento pode estar relacionado também a mudanças na estrutura foliar, principalmente ligadas à densidade de venação e elasticidade das paredes celulares (EVANS, 1972).

Por outro lado, a correlação negativa apresentada por T. avellanadae entre U% e sombreamento indica que realmente o maior crescimento desta espécie sob condições de sombra deve-se a um maior acúmulo de matéria seca, maior grau de espessamento de paredes celulares e diminuição do lúmen celular. Interessante notar que normalmente condições favoráveis para um maior espessamento de paredes ocorrem sob condições de crescimento lento, e menor disponibilidade de auxinas (KOZLOWSKI, 1962), o que não corresponde às condições observadas. Provavelmente deve estar havendo um balanço mais favorável de taxas metabólicas sob condições de sombra, o que aumenta a disponibilidade de carboidratos.

A comparação de médias entre as diferentes espécies em cada nível de sombra, através do Teste de Duncan

T. avellanedae foi a que teve menores valores para U%. A espécie com maior armazenamento interno de água em todos os níveis foi E. speciosa (Tabela 13). Interessante notar que esta espécie inclusive possui os ramos jovens ocos e cheios d'água. O armazenamento interno elevado pode estar ligado à estratégia de desenvolvimento inicial muito rápido, característico de seu comportamento competitivo de escape à sombra, que possibilita a planta crescer com um baixo custo energético (TINOCO & VAZQUEZ-YANES, 1985) pelo menor gasto respiratório de manutenção (LEDIG, 1976). Além disso, o maior armazenamento interno relaciona-se a um alto consumo de água e ineficiente controle estomático (REYNOLDS, 1965), o que pode condicionar seu frequente aparecimento em matas ciliares (McCLINTOC, 1982), a despeito de seu aspecto xeromorfo.

Tabela 13. Comparação entre médias de Umidade% (base matéria seca) da parte aérea de diferentes espécies em cada nível de sombra. Dados transformados em $y = x\%/100$. Espécies: Amburana cearensis(1); Zeyhera tuberculosa (2); Tabebuia avellanedae (3) e Erythrina speciosa (4). Valores de um mesmo nível de sombra seguidos pela mesma letra não diferem entre si ao nível de 5% de probabilidade.

Nível de Sombra	Espécie	Umidade ¹	U% ²
0%	4	2,1725 a	471,97
	2	1,4713 b	216,47
	1	1,4646 b	214,50
	3	1,3199 b	171,61
41%	4	2,2648 a	512,93
	2	1,5239 b	232,23
	1	1,4942 b	223,26
	3	1,2561 c	157,78
68%	4	2,2823 a	520,89
	2	1,6131 b	260,02
	1	1,5174 b	230,25
	3	1,1868 c	140,85
82%	4	2,2985 a	528,31
	2	1,7353 b	301,13
	1	1,5152 c	229,58
	3	1,1261 d	1268,10

¹ Médias transformadas.

² Médias originais.

5.4. Conteúdo de clorofila nas folhas e seu espectro de absorção

5.4.1. Análises quantitativas

As determinações quantitativas de clorofila por unidade de peso fresco de folhas revelam que, em uma análise global entre os níveis de sombra, o sombreamento provocou um aumento na concentração de clorofila a e b, e uma leve tendência de diminuição da razão clorofila a/b, ao se considerar todas as espécies conjuntamente, conforme se observa pela Tabela 14 abaixo.

Tabela 14. Comparação entre as médias de concentração de clorofila a e b (mg/g peso fresco) e razão de clorofila a/b de diferentes níveis de sombreamento. A - 0% ; B - 41% ; C - 68% e D - 82%. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo Teste Duncan.

Clorofila a		Clorofila b		Razão a/b	
Nível de Sombra	Médias	Nível de Sombra	Médias	Nível de Sombra	Médias
D	1,977 a	D	0,979 a	C	2,416 a
C	1,685 b	C	0,773 b	B	2,374 a
B	1,211 c	B	0,525 c	A	2,316 ab
A	1,003 d	A	0,435 c	D	2,089 b

Um sombreamento de 41% foi suficiente para alterar a concentração de clorofila *a* nas folhas, enquanto a clorofila *b* mudou somente com sombreamento de 68% ou mais. Isto confirma uma maior sensibilidade da clorofila *a* à intensidade luminosa do que da clorofila *b*, e deve relacionar-se à instabilidade maior do complexo P-700 clorofila *a*-proteína em relação à luz, de acordo com THORNBUR (1975). Além de maior desenvolvimento de "grana" e lamelas do estroma nos cloroplastos, e condições mais favoráveis para a síntese dos complexos clorofila-proteína. Provavelmente níveis mais extremos de sombra predomine o complexo clorofila *a/b*-proteína, por ser este mais plástico em relação à luz, fazendo então baixar a razão clorofila *a/b*.

Ao examinarmos as respostas das diferentes espécies ao sombreamento mostradas nas Tabelas 15 e 16, com relação à clorofila *a*, *b* e total, verificamos que o padrão é parecido e concorda com os resultados encontrados na literatura (SHIRLEY, 1929; BJORKMAN & HOLMGREN, 1963; INOUE, 1978; ABRAMS, 1987; LEE, 1988) para valores expressos com base no peso fresco de tecido foliar. As análises de correlação entre concentração de clorofila e nível de sombra são mostradas na Tabela 15, e os testes de comparação de médias entre as espécies em cada nível de sombra, na Tabela 16. Para todas as espécies houve uma correlação positiva

entre concentração de clorofila e nível de sombreamento, conforme se observa pela Tabela 15.

Tabela 15. Análises de correlação linear simples (Pearson) entre clorofila foliar e nível de sombreamento.

		Nível de sombra	Clorof. a	Clorof. b	Clorof. Total
<u>A. cearensis</u>	Clorof.a	r ² P>F N	0,84678 0,0001 26	- - -	- - -
	Clorof.b	r ² P>F N	0,85816 0,0001 26	0,92091 0,0001 26	- - -
	Clorof. Total	r ² P>F N	0,62501 0,0006 26	0,78395 0,0001 26	0,73836 0,0001 26
	Razão a:b	r ² P>F N	0,74288 0,0001 26	-0,65564 0,0003 26	-0,84285 0,0001 26
<u>Z. tuberculosa</u>	Clorof.a	r ² P>F N	0,78022 0,001 36	- - -	- - -
	Clorof.b	r ² P>F N	0,78124 0,0001 36	0,97419 0,0001 36	- - -
	Clorof. Total	r ² P>F N	0,75425 0,0001 36	0,98955 0,0001 36	0,98604 0,001 36
	Razão a:b	r ² P>F N	0,28287 0,0946 36	-0,41332 0,0122 36	-0,53229 0,0003 36

Tabela 15. Análises de correlação linear simples (Pearson)
entre clorofila foliar e nível de sombreamento
(Continuação).

T. avellanedae	Clorof.a	r ²	0,85384			
		P>F	0,0001	-	-	-
		N	35			
	Clorof.b	r ²	0,65208	0,77735		
		P>F	0,001	0,0001	-	-
		N	35	35		
	Clorof.	r ²	0,81559	0,97192	-0,87514	
		P>F	0,0001	0,0001	0,0001	-
	Total	N	35	35	35	
	Razão	r ²	0,16004	0,14845	-0,47786	-0,01978
	a:b	P>F	0,3584	0,3947	0,0037	0,9102
		N	35	35	35	35
E. speciosa	Clorof.a	r ²	0,69020			
		P>F	0,0001	-	-	-
		N	36			
	Clorof.b	r ²	0,77255	0,93110		
		P>F	0,0001	0,0001	-	-
		N	36	36		
	Clorof.	r ²	0,74054	0,98363	0,97558	
		P>F	0,009	0,0001	0,0001	-
	Total	N	36	36	36	
	Razão	r ²	0,79790	-0,79617	-0,92320	-0,85703
	a:b	P>F	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001
		N	36	36	36	36

1 Amburana 2 Zeyhera 3 Tabebuia
avellanedae; cearensis; tuberculosa;
4 Erythrina speciosa

Em todas as espécies a clorofila *b* se correlacionou melhor com o nível de sombreamento do que a clorofila *a* (a não ser para *T. avellanadae*), provavelmente porque a clorofila *a* está presente nos dois tipos de complexo, que variam diferentemente em relação à luz (THORNER, 1975) e também por situar-se tanto nos "grana" quanto nas lamelas dos cloroplastos (HALL & RAO, 1980), enquanto a clorofila *b* situa-se apenas em um dos complexos e somente nos "grana", o que faz com que sua resposta seja mais definida. Provavelmente no caso de *T. avellanadae*, esta espécie tenha pouca capacidade de aumentar o desenvolvimento de "grana" à sombra (TSEL'NIKER, 1976), o que lhe confere uma correlação mais fraca para a clorofila *b*. Para esta espécie a correlação entre a clorofila *a* e *b* também foi mais fraca do que nas demais, bem como a contribuição relativa da clorofila *b* para a clorofila total, conforme se verifica pela Tabela 15.

A razão clorofila *a/b* correlacionou-se com o nível de sombra de maneira significativa apenas para as espécies *A. cearensis* e *E. speciosa*, em ambas negativamente. Nas outras espécies não houve correlação significativa. Em *A. cearensis* e *E. speciosa* houve uma correlação mais alta da razão *a/b* com a clorofila *b* do que com a clorofila *a*. Como a clorofila *b* se degrada mais dificilmente, pode-se explicar o seu aumento relativo em relação à clorofila *a*. Da mesma forma, um aumento

praticamente em uma mesma proporção das clorofilas a e b fez com que a razão entre elas não se alterasse com o sombreamento, para Z. tuberculosa. No caso de T. avellanadae, as relações não são bem claras, pois a razão clorofila a/b mostrou correlação significativa apenas com a concentração de clorofila b, ao contrário das outras espécies. Isto pode indicar que um outro fator morfológico e não bioquímico atue na determinação desta razão nos diferentes níveis de sombra, provavelmente ligado à estrutura interna dos cloroplastos. Para A. cearensis e E. speciosa, uma maior proporção de clorofila b em relação à clorofila a pode ser vantajosa em condições de sombra, já que a clorofila b permite uma maior eficiência de absorção da luz menos intensa (WHATLEY & WHATLEY, 1982), e uma ampliação do espectro de ação da fotossíntese (MITCHELL, 1979).

Ao compararmos as diferentes espécies dentro de um mesmo nível de sombra quanto à sua concentração de clorofila total, verificamos que em todos os níveis de sombra Erythrina speciosa apresentou valores mais elevados que nas demais espécies, sendo igualada por T. avellanadae apenas sob 82% de sombra, conforme a Tabela 16. Zeyhera tuberculosa, por outro lado, foi a espécie com o menor concentração total de clorofila em todos os níveis, sendo T. avellanadae e A. cearensis intermediárias. Estas diferenças podem ser importantes sob baixas intensidades luminosas,

acima de 41% de sombra, pois nestas condições a taxa de fotossíntese é proporcional à concentração de clorofila (GABRIELSEN, 1948). Portanto, sob condições de sombra, E. speciosa e T. avellanadae teriam condições de atingir taxas de fotossíntese mais altas do que as demais, por apresentarem fotossistemas maiores e mais numerosos; é o que indicam também suas altas taxas de crescimento, mesmo à sombra sendo superiores às das outras espécies.

A alta concentração de clorofila nas folhas de E. speciosa pode estar ligada a um maior teor de nitrogênio, decorrente da capacidade de fixação simbiótica deste elemento que a espécie apresenta. Esta espécie se beneficia ainda por apresentar uma razão clorofila a:b mais alta à plena luz, mas com capacidade de diminuí-la em condições de sombra, de modo a manter um balanço mais favorável entre pigmentos "antena" e receptadores dos centros de reação; assim ela pode aproveitar de maneira eficiente tanto luz plena quanto intensidades menores de luz. Entretanto, como esta espécie é desfavorecida em termos de crescimento sob condições de sombra, podemos supor que nesta situação algum outro mecanismo possa estar interagindo, principalmente na etapa bioquímica da fotossíntese, ou que algum outro processo de distribuição ou de duração do período de assimilação esteja operando de maneira desfavorável. Além disso, de acordo com GABRIELSEN (1948), o efeito da concentração da clorofila sobre as taxas fotossintéticas só são sensíveis se a concentração inicial

for baixa e estiver abaixo do ótimo.

Tabela 16. Comparação entre as médias de clorofila total e razão clorofila a/b em folhas de Amburana cearensis (1); Zeyhera tuberculosa (2); Tabebuia avellanedae (3) e Erythrina speciosa (4) em diferentes níveis de sombreamento.

Nível ¹ de Sombra	Clorofila total (a+b) mg/g peso fresco		Razão a/b	
	Espécies	Médias	Espécies	Médias
0%	4	2,321 a	4	2,794 a
	3	1,320 b	2	2,492 a
	2	0,860 c	3	1,663 b
41%	4	2,96 a	1	3,00 a
	3	1,828 b	4	2,573 b
	1	1,369 bc	2	2,179 c
	2	1,063 c	3	1,815 d
68%	4	4,397 a	3	2,800 a
	3	2,474 b	2	2,654 a
	1	2,171 bc	1	2,192 a
	2	1,666 c	4	2,018 a
91%	4	4,061 a	2	2,277 a
	3	3,667 a	1	2,126 a
	1	2,715 b	4	2,00 a
	2	2,351 b	3	1,954 a

1 - As médias da espécie (1) no nível de sombra de 0% não foram consideradas pela impossibilidade de análise.

Assim, apesar das folhas de A. cearensis e Z. tuberculosa apresentarem sempre uma menor concentração de clorofila, o efeito do aumento desta provocado pela sombra pode estar sendo mais decisivo para as taxas de fotossíntese e conseqüentemente para o seu crescimento. Neste caso A. cearensis se beneficia também da capacidade de manter um balanço mais favorável entre clorofila a e b.

Em resumo podemos considerar que E. speciosa e T. avellanadae podem absorver luz de maneira eficiente sob um amplo espectro de intensidades luminosas, e assim manter altas taxas de fotossíntese desde que não haja limitações bioquímicas. Entretanto, A. cearensis e Z. tuberculosa se beneficiam mais do aumento da concentração inicial pelo efeito do sombreamento do que as duas primeiras, podendo assim conseguir uma maior variação na sua capacidade fotossintética (maior eficiência quântica, segundo GABRIELSEN, 1948) em condições de sombra do que as demais, por apresentar à plena luz concentrações muito menores e provavelmente abaixo do ótimo.

5.4.2. Espectros de absorção

O espectro de absorção de luz da clorofila extraída em acetona a 80%, para as quatro espécies e nos diferentes níveis de sombreamento é mostrado nas Figuras 16 e 17 a seguir.

Figura 16. Espectros de absorção de luz da clorofila extraída em acetona 80% de folhas de Amburana cearensis (1) e Zeyhera tuberculosa (2).

Figura 17. Espectro de absorção de luz da clorofila extraída em acetona 80% de folhas de *Tabebuia avellanedae* (3) e *Erythrina speciosa* (4).

Em todas as espécies a capacidade de absorção de luz nos diversos comprimentos de onda do espectro aumentou consideravelmente com o aumento do grau de sombreamento. O aumento mais sensível ocorreu nas regiões dos picos, ou seja, nos comprimentos de ondas onde a absorção é máxima. De uma maneira geral, os comprimentos correspondentes aos picos de absorção não mudaram entre os níveis de sombra, embora a quantidade de luz absorvida nestes pontos tenha se alterado.

A mudança nas absorbâncias em cada comprimento de onda é reflexo da concentração da solução, que por outro lado se relaciona com o conteúdo na folha. A proporção relativa entre os diversos pigmentos também influi na determinação do espectro, já que cada tipo de clorofila tem seu pico de absorção em comprimentos de onda distintos.

Em A. cearensis, a região do pico sofreu um deslocamento na direção da luz violeta, nos sombreamentos de 41, 68 e 81%, em relação ao pico observado à plena luz. Porém, deve-se considerar que a curva obtida para condições de plena luz deve ser examinada com ressalvas, uma vez que o extrato foi obtido de amostras de apenas duas plantas, por falta de material devido à alta mortalidade das mudas, ao contrário dos demais níveis, e que estas podem não representar a população real. Esta espécie, em comparação às outras, absorve uma maior quantidade de luz na faixa do azul e esta capacidade é consideravelmente ampliada em condições

e esta capacidade é consideravelmente ampliada em condições de sombra mais profunda, como se observa pela Figura 16.1.

Esta característica pode ser correlacionada a uma maior proporção de clorofila *b* em relação à clorofila *a*, o que deve ter ocasionado uma aumento da absorbância na faixa do amarelo-laranja (entre 570 e 610 nm) e vermelho próximo (entre 610 e 640 nm), já que os dois picos de absorção da clorofila *b* aproximam-se mais destas regiões, ou seja, são mais "interiores" em relação aos picos de clorofila *a* (HALL & RAO, 1980). O aumento da absorbância na região do azul pode estar relacionado também à presença de carotenóides, cujos picos de absorção situam-se nesta região (MITCHELL, 1979), embora nas análises quantitativas estes pigmentos não tivessem sido estudados. Poderíamos considerar então que, em condições de sombra natural, esta espécie poderia adaptar seu aparelho fotossintético para absorver de maneira bastante eficiente a luz azul, que é abundante nestas condições (SHIRLEY, 1929). Seu espectro de ação poderia também ser ampliado para aproveitar de maneira mais efetiva outras faixas de comprimento de onda, o que poderia de certa forma compensar a menor disponibilidade de luz vermelha.

O espectro de *Z. tuberculosa* mostra que os picos de absorção não se alteraram de posição, assim como no caso de *T. avellanadae*, o que era de se esperar pelo fato da razão clorofila *a/b* nestas condições não ter se

correlacionado com o sombreamento. Mas na curva de 68% de sombra para T. avellanedae, nota-se um deslocamento do pico da região azul para a esquerda (Figura 17.3), o que coincide com uma razão clorofila a/b bem mais alta neste nível de sombra em relação aos demais (Tabela 16), fazendo com que o ponto de máxima absorção se aproxime mais do pico da clorofila a (HALL & RAO, 1980).

Em Z. tuberculosa e T. avellanedae o formato das curvas de espectro é parecido, bem como as faixas espectrais onde a absorbância é mais incrementada com o aumento do sombreamento. O grau de diferenciação das absorbâncias das curvas de níveis de sombra extremos, pela Figura 17.3, é contudo menor em T. avellanedae. Isto indica um menor efeito do aumento da concentração de clorofila sobre a absorbância, por causa do teor inicial já ser alto. Destaca-se portanto a maior importância relativa do aumento do conteúdo de clorofila para Z. tuberculosa por causa de sua baixa concentração inicial, levando a absorbâncias muito baixas em todo o espectro. O aumento do conteúdo de clorofila aumenta a eficiência de absorção em todos os comprimentos, mas principalmente nos picos e quase não tendo efeito na região de luz verde.

Em E. speciosa, apesar da concentração de clorofila a pleno sol ser bastante alta em relação às demais, a sua capacidade de absorção com o aumento desta foi sensivelmente aumentada. As curvas interrompidas aos níveis

de 68 e 81% de sombra são devidas a valores perdidos. Uma maior absorbância na faixa do vermelho para a curva de 68% corresponde à maior concentração de clorofila total neste nível em relação aos demais. Embora para esta espécie a razão clorofila a/b também tenha se alterado, o efeito desta alteração no espectro de absorção não pode ser delimitado com clareza pela falta de alguns dados justamente nas curvas correspondentes às modificações.

De uma maneira geral poderíamos considerar então que as quatro espécies estudadas possuem a capacidade de alterar seus fotossistemas em termos de quantidade e composição relativa de pigmentos, de modo a proporcionar uma maior eficiência de absorção de luz não só vermelha mas também de outras regiões do espectro, o que pode ser muito importante sob baixas intensidades luminosas e, principalmente, sob condições de sombra natural. Entretanto, a importância que estes resultados terão para a fotossíntese dependerá ainda das propriedades óticas das folhas e da eficiência da etapa bioquímica da fotossíntese, principalmente em termos de atividade enzimática.

5.5. Estrutura morfológica das folhas

5.5.1. Cortes transversais do limbo

A espessura do parênquima paliádico se correlacionou negativamente com o nível de sombra em todas as espécies, assim como a espessura total, que apenas não mostrou correlação significativa com sombreamento para *Z.*

tuberculosa. Nesta última, embora a espessura total não tivesse variado, a proporção relativa de tecido fotossintetizante, ou seja, de parênquima paliçádico, diminuiu com o aumento do sombreamento, conforme a Tabela 17.

Em A. cearensis a espessura do parênquima paliçádico e a espessura total diminuíram com o aumento do nível de sombra; entretanto, a proporção relativa entre a paliçada e a espessura total da folha não se alterou, ao contrário de MEDRI & LLERAS (1980), que preconizam um maior desenvolvimento relativo de parênquima paliçádico em folhas de sol. A espessura da epiderme também não variou nesta espécie.

As folhas de Z. tuberculosa também apresentaram pequena modificação estrutural em relação ao sombreamento, e esta foi apenas no tecido paliçádico. Estas duas espécies parecem, portanto, desenvolver uma menor plasticidade morfológica das folhas pelo efeito da intensidade luminosa, o que seria uma evidência de sua maior tolerância à sombra (GRIME, 1982).

Tabela 17. Análises de correlação linear simples (Pearson) entre características anatômicas de cortes transversais de folhas e nível de sombreamento. Amburana cearensis (1); Zeyhera tuberculosa (2); Tabebuia avellanadae (3) e Erythrina speciosa (4). Dados originais transformados em $\ln(x)$.

apresentaram um alto grau de diferenciação, sendo as que tiveram uma correlação mais alta entre nível de sombra e espessura total e do parênquima paliçádico. Entretanto, a proporção relativa de parênquima paliçádico não se alterou, indicando um menor grau de diferenciação do mesófilo.

As comparações entre espécies quanto à médias de características anatômicas em cada nível de sombreamento, realizadas através do desdobramento da análise conjunta de variância apresenta-se na Tabela 18. As médias apresentadas referem-se aos dados originais, embora as comparações tenham sido feitas entre médias transformadas em $\ln(x)$.

Através da Tabela 18 constatamos que a E. speciosa destaca-se das demais espécies por apresentar valores mais altos de espessura de parênquima paliçádico e total, e maior proporção relativa de parênquima em todos os níveis de sombra. Estas características, aliadas à sua alta concentração de clorofila total em todos os níveis de sombra (Tabela 16), são favoráveis para que possa ocorrer uma alta capacidade de absorção de luz pela folha, de acordo com GABRIELSEN (1948), THORNBUR (1975) e TSEL'NIKER (1976). A maior espessura da epiderme verificada a pleno sol pode ser um mecanismo de proteção dos cloroplastos contra altas intensidades luminosas, e também para a diminuição da perda de água. Esta espécie, por outro lado, apresenta uma menor capacidade de formar folhas de sombra típicas; mesmo na

intensidade relativa de luz mais baixa experimentada, a espessura das folhas ainda é maior do que das folhas de sol de *A. cearensis* e *Z. tuberculosa*. A ausência de folhas de sombra pode ser responsável pela diminuição da eficiência quântica e aumento da resistência mesofilica à difusão de CO₂ sob intensidades de luz menores, levando a uma diminuição das taxas fotossintéticas, e conseqüentemente, do crescimento.

Em outro extremo destaca-se *Z. tuberculosa*, apresentando menores médias para espessura de parênquima paliçádico e espessura total. Nesta espécie a proporção relativa de parênquima paliçádico também é menor nos níveis de maior sombreamento. Associadas a uma baixa concentração de clorofila em todos os níveis, estas características denotam uma capacidade limitada de absorção de luz pelas folhas da espécie, o que pode estar ligado também às suas taxas de crescimento relativamente lentas. As folhas de *Z. tuberculosa* apresentam então características que favorecem mais a transmissão do que a absorção de luz. Esta limitada capacidade absorptiva pode ser um dos fatores que determinam um maior sucesso competitivo da espécie sob condições naturais em áreas abertas ou em clareiras, apesar de no presente ensaio experimental ela ter apresentado um crescimento igualmente satisfatório em todos os níveis de sombra, em relação aos parâmetros estudados.

Tabela 18. Comparação entre médias de características anatômicas de cortes transversais de folhas em diversos níveis de sombreamento (Duncan). Amburana cearensis (1); Zeyhera tuberculosa (2); Tabebuia avellanedae (3); Erythrina speciosa (4). Médias de um mesmo nível de sombra seguidas de letras iguais não diferem entre si ao nível de 5% de probabilidade.

Nível de sombra	Espessura do Parenquima Palicádico (Ep)	Espessura da Epiderme (Eep)	Espessura Total (Et)	Razao Ep/Et
	Especie Media	Especie Media	Especie Media	Especie Media
0%	4 102,27 a	4 25,43 a	4 220,21 a	4 0,46 a
	3 72,89 b	3 20,37 b	3 172,22 b	2 0,42 a
	1 61,37 b	2 18,77 b	1 154,30 b	3 0,40 ab
	2 51,78 c	1 17,24 b	2 105,93 c	1 0,49 b
41%	4 90,02 a	1 21,43 a	4 183,26 a	4 0,49 a
	3 65,83 b	3 20,01 ab	3 157,40 b	3 0,42 ab
	1 51,16 c	4 18,73 ab	1 135,06 c	2 0,38 b
	2 37,75 d	2 16,43 b	2 85,16 d	1 0,44 b
68%	4 81,04 a	2 23,06 a	4 166,98 a	4 0,49 a
	3 55,92 b	4 19,38 a	3 145,90 b	3 0,38 b
	1 43,82 c	1 17,37 ab	1 111,66 c	1 0,39 b
	2 39,96 c	3 16,63 b	2 102,73 c	2 0,39 b
82%	4 73,48 a	4 20,55 a	4 155,70 a	4 0,47 a
	3 48,72 b	2 18,99 a	3 128,19 b	1 0,38 b
	1 42,82 b	1 18,27 a	1 106,12 c	3 0,40 b
	2 34,67 c	3 16,41 a	2 91,55 c	2 0,38 b

As características das folhas de T. avellanedae aproximam-se mais de E. speciosa, indicando também uma situação favorável a uma absorção de luz mais eficiente. Além disso, esta espécie possui uma maior capacidade de formar folhas de sombra e de sol típicas, inclusive aumentando a proporção entre parênquima paliçádico e espessura total, o que lhe confere uma caráter de maior plasticidade, típico de espécies intermediárias quanto ao seu grau de tolerância à sombra.

Com relação a A. cearensis, a pequena espessura de suas folhas em todos os níveis de sombra, aliada a um limitado grau de resposta à intensidade luminosa e à falta de capacidade para aumentar sua proporção relativa de parênquima paliçádico, sugere situação desfavorável a uma maior absorção de luz. A capacidade de formação de folhas de sol e de sombra típicas é limitada, uma vez que elas se assemelham mais a folhas de sombra mesmo à plena luz. Entretanto, o aumento na concentração de clorofila sob sombra pode favorecer a absorção, compensando a menor espessura. Além disso, uma menor resistência à difusão de CO_2 , associada a uma menor espessura de parênquima paliçádico² pode estar também relacionada a uma maior eficiência quântica das folhas de plantas sombreadas, e ao melhor desempenho geral da espécie em condições de sombra.

5.5.2. Epiderme foliar

O aspecto geral da epiderme foliar das espécies estudadas nos diversos níveis de sombreamento pode ser observado através das Figuras 18, 19, 20 e 21

Figura 18. Epiderme foliar de Amburana cearensis em diversos níveis de sombra. A, B, C e D - Face abaxial a 0, 41, 68 e 82% de sombra; a e d - face adaxial a 0 e 82% de sombra. Aumento de 400x.

Figura 19. Epiderme foliar de Zeyhera tuberculosa em diversos níveis de sombra. A, B, C e D - face abaxial a 0, 41, 68 e 82% de sombra; e e f - face adaxial a 0 e 82% de sombra. Aumento de 400x.

Figura 20. Epiderme foliar de Tabebuia avellanedae, face abaxial. A - 0%; B - 41%; C - 68% e D - 82% de sombra. Aumento de 400x.

Figura 21. Epiderme foliar de Erythrina speciosa em diversos níveis de sombra. A, B, C e D - face abaxial a 0, 41, 68 e 82% de sombra; a - face adaxial, 0% de sombra. Aumento de 400x.

A epiderme da face abaxial (inferior) das folhas de A. cearensis apresenta células irregulares, cujo tamanho e grau de sinuosidade das paredes tendem a aumentar com a elevação do grau de sombreamento. Os estômatos são do tipo anomocítico, sem células subsidiárias. Na face adaxial os estômatos são praticamente ausentes. As células epidérmicas da face abaxial são mais regulares quanto à sua forma, e também tendem a diminuir de tamanho e aumentar o grau de sinuosidade das paredes, conforme a Figura 18.

Em T. avellanadae a epiderme abaxial apresenta características muito semelhantes às da espécie anterior, tanto em termos de forma e tamanho de células quanto em tipo de estômatos, conforme Figura 20. A face adaxial apresenta o mesmo padrão de células epidérmicas que a abaxial, mas os estômatos estão praticamente ausentes. Na face adaxial não ocorrem também diferenciações nas células epidérmicas em relação aos diferentes níveis de sombra.

A epiderme foliar de Z. tuberculosa é a que apresenta um maior grau de diferenciação entre os níveis de sombra, conforme Figura 19. A face abaxial apresenta células bastante alongadas e irregulares à plena luz, que vão diminuindo de tamanho e aumentando a sinuosidade das paredes à medida que o sombreamento aumenta. Os estômatos são do tipo anomocítico e também estão praticamente ausentes na face superior. A epiderme superior possui células de formato mais regular e menores, e praticamente não ocorrem mudanças

em decorrência do sombreamento.

As células da epiderme abaxial de E. speciosa tendem a aumentar levemente de tamanho com o sombreamento, mas suas paredes praticamente não mudam quanto à sinuosidade, conforme a Figura 21. Os estômatos estão presentes nas duas faces, sendo mais numerosos na inferior e do tipo paracítico (com células subsidiárias envolvendo-os paralelamente ao seu eixo longitudinal). A epiderme da face adaxial praticamente não muda nos diversos níveis de sombra, a não ser pelo número de estômatos.

O aumento do tamanho das células epidérmicas da face abaxial em A. cearensis, T. avellanadae e E. speciosa parece estar ligado ao aumento da área foliar com o nível de sombra. A sinuosidade das paredes, de acordo com MEDRI & LLERAS (1982), parece mesmo relacionar-se à necessidade de maior ligação entre as células, como forma de proteção mecânica em folhas com menor quantidade de tecido de sustentação, e portanto mais flexíveis. Esta característica é bastante evidente em Z. tuberculosa.

A frequência estomática, expressa em número de estômatos por mm² de superfície foliar, apresentou uma correlação linear negativa com o nível de sombra, para todas as espécies, na epiderme abaxial. A epiderme adaxial de E. speciosa apresentou também uma correlação negativa entre frequência estomática e nível de sombra, embora mais fraca,

conforme se observa pela Tabela 19. Estes resultados concordam com aqueles obtidos por BJORKMAN & HOLMGREN (1963) e ASHTON & TURNER (1979).

Tabela 19. Análise de correlação linear simples (Pearson) entre frequência estomática (número de estômatos /mm²) e nível de sombra para Amburana cearensis (1); Zeyhera tuberculosa (2); Tabebuia avellanedae (3) e Erythrina speciosa (4).

Espécie		Epiderme Inferior	Epiderme Superior
1	2		
	r	-0,73235	
	P>F	0,0001	---
	N	69	
2	2		
	r	-0,6250	
	P>F	0,0001	---
	N	80	
3	2		
	r	-0,62819	
	P>F	0,0001	---
	N	79	
4	2		
	r	-0,71206	-0,67532
	P>F	0,0001	0,0001
	N	74	77

O aumento da frequência estomática pode influir na condutividade de CO₂ para o interior da folha, segundo BOARDMAN (1977). Logo, uma maior frequência

estomática a pleno sol pode estar ligada a uma maior difusão de CO₂ para os sítios de carboxilação, o que, associado à alta absorbância de luz pela folha, pode condicionar maiores taxas fotossintéticas, se as condições forem favoráveis.

A comparação entre frequências estomáticas médias da epiderme inferior das diferentes espécies em cada nível de sombra é resumida na Tabela 20.

Em todos os níveis de sombra, Z. tuberculosa apresentou uma maior frequência estomática que as demais, sendo esta equiparada pela E. speciosa nos níveis de 0 e 68% de sombra. Esta característica pode ser extremamente favorável por possibilitar, além de uma maior condutância de CO₂, também um controle mais eficiente de perdas d'água. Contudo, E. speciosa, possuindo estômatos também na epiderme superior, pode estar sujeita a maiores déficits hídricos, já que o controle estomático da face adaxial geralmente é menor que na face abaxial. Soma-se a isto o alto conteúdo de água na parte aérea desta espécie, que, conforme já discutido, pode levar a um controle estomático menos eficiente.

A menor frequência estomática de T. avellanadae e A. cearensis em todos os níveis pode ser um indicativo de sua menor adaptabilidade a altas intensidades luminosas. A derrubada de folhas durante o inverno (estação seca) e a alta mortalidade de mudas a pleno sol podem estar ligadas a um menor controle estomático em A. cearensis.

Tabela 20. Comparação entre médias de frequência estomática (número de estômatos/mm²) da epiderme inferior de folhas de Amburana cearensis (1); Zeyhera tuberculosa (2); Tabebuia avellanadae (3) e Erythrina speciosa (4) em diferentes níveis de sombra. Médias em um mesmo nível de sombra seguidas por letras iguais não diferem entre si ao nível de 5% de propabilidade. Valores transformados em $\ln(x/100)$.

Nível de Sombra	Espécies	Médias Transformadas	Médias Originais
0%	2	0,5116 a	278,21
	4	0,5086 a	276,65
	3	0,4450 b	243,52
	1	0,4382 b	240,22
42%	2	0,4768 a	259,50
	4	0,4382 b	240,22
	1	0,3853 c	216,11
	3	0,3833 c	215,24
68%	2	0,4382 a	240,22
	4	0,4025 a	223,67
	3	0,3160 b	188,14
	1	0,3017 b	182,83
82%	2	0,3942 a	219,99
	4	0,3160 b	188,14
	3	0,3160 b	188,14
	1	0,2465 c	163,72

5.6. Considerações Finais

A cerejeira, Amburana cearensis, nas condições do experimento, demonstrou ser uma espécie que não apenas possui a capacidade de tolerar a sombra, mas nitidamente é favorecida por ela, pelo menos durante sua fase inicial de crescimento, inclusive não sendo capaz de se adaptar às condições de plena luz de maneira satisfatória.

Poderíamos supor, então, que em condições naturais, ela apresentaria melhores chances de regeneração sob a cobertura da mata, tolerando inclusive intensidades luminosas bastante reduzidas, em decorrência de um dossel fechado. Por outro lado, é citada a sua ocorrência em uma grande variedade de habitats, como caatinga e agreste, na região nordeste (DUCKE, 1959), matas higrófilas e matas mesófilas (RIZZINI, 1971) desde o nordeste até o sudeste e centro-sul. Em plantas ocorrendo em ambientes mais secos, são descritas características de xeromorfismo, principalmente nas folhas (BARBOSA, 1983), que são contrastantes com os resultados obtidos no presente experimento. Outros resultados indicam ainda uma melhor adaptação de plântulas desta espécie às condições de pleno sol (LUZ et alii, 1985). Diante de observações tão discrepantes, poderíamos sugerir a existência de diferentes ecótipos, adaptados a situações tão diversas quanto a

caatinga e o sub-bosque florestal. Através de uma diferenciação genética em maior ou menor grau, a amplitude fenotípica teria sido restringida, mas levando a espécie a adaptar-se a condições ambientais mais específicas.

Os padrões de resposta de Amburana cearensis ao sombreamento permitem considerá-la como pertinente aos estágios finais de sucessão secundária, sendo adaptada a se regenerar e crescer, embora lentamente, sob o dossel florestal. Assim sendo, a produção de mudas desta espécie deve requerer um sombreamento de médio a forte, para que se obtenha uma boa sobrevivência e vigor geral. Poderíamos supor também que A. cearensis não é adequada para sistemas de regeneração artificial a céu aberto, devendo ser plantada sob cobertura ou em consórcio com outras espécies mais heliófilas. É uma espécie que apresenta um bom potencial para plantios de enriquecimento em matas, já que responde favoravelmente ao sombreamento.

É necessário, entretanto, um maior número de evidências para se ter informações mais conclusivas a este respeito. Estudos de regeneração natural da espécie em diversos ambientes fazem-se necessários, além de pesquisas ecofisiológicas mais aprofundadas, para que seu comportamento em relação à luz possa ser relacionado de maneira mais concreta à sua estratégia de ciclo vital e

sob diversas situações úteis para a definição de sistemas silviculturais adequados.

O ipê-felpudo, Zeyhera tuberculosa, nas condições experimentais, confirmou sua capacidade de adaptar-se a uma grande diversidade de habitats, crescendo igualmente bem em todos eles, conforme já relatada por LUZ & FERREIRA (1985), pela sua capacidade de aclimação a uma ampla faixa de intensidades luminosas sem sofrer prejuízos no seu crescimento. Comporta-se como uma espécie de características sucessionais intermediárias, sendo capaz de se regenerar tanto sob o dossel da mata quanto em áreas abertas. Portanto, ela se prestaria a plantios a céu aberto e sob cobertura, podendo inclusive ser usada em enriquecimentos de mata ou ainda em consórcios com outras espécies mais tolerantes, a fim de tutorá-las.

Para a produção de mudas desta espécie, deve-se considerar a finalidade a que estas se prestarão. Para plantios sob cobertura ou de enriquecimento, as mudas produzidas sob um grau de sombreamento moderado apresentarão melhores condições de se desenvolver, por terem maior área foliar e assim serem capazes de aumentar a eficiência de captação e transformação de energia luminosa. A níveis de sombra muito altos, entretanto, esta espécie tende a aumentar muito a proporção de água nos tecidos, o que mostra uma eficiência relativamente menor de fixação de carbono e um "esforço" de buscar mais luz, características de plantas

competitivas ou nômades. Já para plantios a céu aberto as mudas produzidas a plena luz serão mais adequadas, por apresentarem um maior diâmetro de colo, e provavelmente um sistema radicular melhor desenvolvido, além de poderem contar com maior frequência estomática e menor conteúdo de água, o que as possibilita ter um melhor controle das perdas transpiratórias.

Deve-se ressaltar também que esta espécie, pela sua plasticidade, apresenta grande potencial silvicultural e para programas de melhoramento, podendo ser alvo de programas de seleção de genótipos com taxas mais altas de crescimento, e que estejam melhor adaptados a determinados sistemas de regeneração.

O ipê-roxo, Tabebuia avellanedae, nas condições do experimento, mostrou uma plasticidade morfológica bastante grande em resposta ao sombreamento, característica de espécies nômades, de acordo com o conceito de TINOCO & VAZQUEZ-YANES, 1985.

Esta espécie possui um crescimento satisfatório a pleno sol, mas é capaz de uma rápida aceleração nas suas taxas, quando exposta a um grau de sombreamento de até 68%, atingindo maiores alturas, diâmetros e área foliar sob sombreamento de moderado a forte, bem como o peso seco da parte aérea. Tais características mostram que a espécie possui uma estratégia de alocação rápida de assimilados para a parte aérea quando sombreada, o que lhe permite vencer a vegetação concorrente

e expor de maneira mais favorável sua superfície fotossintetizante à luz. Em condições naturais esta espécie se beneficiaria de clareiras pequenas no dossel.

Portanto, T. avellanadae se presta melhor a plantios sob cobertura e plantios de enriquecimento, condições em que pode atingir taxas de crescimento bastante altas, ao contrário das que tem sido registradas para a espécie (CARVALHO, 1982). Em condições de sombra moderada, T. avellanadae destaca-se pelo seu crescimento inicial bastante rápido, além de desenvolver uma melhor forma e vigor geral.

Para a produção de mudas desta espécie, o sombreamento mostra-se bastante favorável, conseguindo-se mudas de melhor qualidade, considerando-se sua parte aérea. Como dificilmente um desequilíbrio muito grande entre parte aérea e sistema radicular ocorre, podemos considerar que as mudas produzidas sob sombra terão melhores chances de sucesso mesmo à pleno sol, já que suas folhas apresentam grande capacidade de aclimação ao sol. Estas podem variar tanto a espessura da epiderme e total quanto a proporção de parênquima palicádico em função da intensidade luminosa, e mesmo as folhas de sombra já completamente diferenciadas apresentam características que as possibilitam adaptar-se a altas luminosidades, pela sua maior espessura em relação às de A. cearensis e Z. tuberculosa.

As plantas de Erythrina speciosa, mostraram-se

bastante intolerantes à sombra, em sua fase inicial de crescimento, em relação aos parâmetros estudados. É capaz de sobreviver à sombra neste estágio inicial, mas sofre uma diminuição do crescimento em diâmetro, que deve refletir em um sistema radicular menos desenvolvido, e também diminuição da matéria seca da parte aérea. O aumento da área foliar reflete uma tentativa de aumentar a sua superfície fotossintetizante, mas que não chega a compensar a diminuição da assimilação líquida por unidade de área, como ocorreria nas demais espécies. Esta espécie, pelas suas características de alta dormência das sementes, taxas de crescimento bastante altas a pleno sol, alta proporção de água nos tecidos, com folhas espessas e densamente providas de estômatos, além de uma alta razão clorofila a/b a pleno sol, indicam que ela está adaptada a crescer em ambientes abertos, sendo característica de estágios iniciais da sucessão e aproximando-se de plantas pioneiras. A estas evidências soma-se a capacidade de formar um sistema radicular bastante denso, vigoroso, com raízes pivotantes bem desenvolvidas e abundantes nódulos de rizobactérias, que pode torná-la mais eficiente no suprimento de água e nutrientes para a parte aérea, e mais adaptada a áreas alteradas.

Esta espécie é, portanto, adequada para plantios a céu aberto, em áreas degradadas e em consórcios agroflorestais. Seu rápido crescimento e alta taxa de renovação de folhas fazem com que o solo fique rapidamente

coberto, e que, pela grande quantidade de folhas derrubadas, a camada orgânica possa se restabelecer. Pode inclusive ser associada a espécies tolerantes e de crescimento mais lento, como é o caso da A. cearensis.

A produção de mudas de melhor qualidade deve ser feita a pleno sol, que corresponde às condições onde a espécie atinge seu mais pleno desenvolvimento, desde que a água não seja limitante.

Resta ainda considerar que, como já foi salientado, são necessários estudos de sobrevivência das mudas no campo sob diferentes situações, para que recomendações mais seguras possam ser feitas.

6. CONCLUSOES

Diante de resultados obtidos, podemos concluir que, nas condições do experimento:

- a. Amburana cearensis comportou-se tipicamente como uma espécie tolerante à sombra no estágio inicial de seu desenvolvimento, apresentando baixa sobrevivência à pleno sol e sendo favorecida por níveis de sombreamento acima de 68%.
- b. Zeyhera tuberculosa mostrou uma grande plasticidade fenotípica em relação à luz, adaptando-se bem a uma faixa ampla de sombreamentos, desde condições de pleno sol até 82% de sombra. Entretanto, um sombreamento de até 42% mostrou-se mais favorável para esta espécie, denotando-lhe um maior grau de heliofilia no estágio juvenil.
- c. Tabebuia avellanedae mostrou um elevado grau de diferenciação morfológica pelo efeito da sombra, revelando-se favorecida por sombreamentos de 42% a 82% durante o estágio juvenil, com grande capacidade de crescimento da parte aérea nestas condições.
- d. Erythrina speciosa revelou características típicas de espécie heliófila no estágio de muda, apresentando um

desenvolvimento mais favorável a pleno sol.

- e. Com base nos parâmetros analisados, podemos considerar Erythrina speciosa como sendo tipicamente característica de estádios iniciais de sucessão secundária, enquanto Amburana cearensis ocuparia etapas tardias. Zeyhera tuberculosa e Tabebuia avellanedae seriam espécies de etapas intermediárias. Uma escala crescente de tolerância à sombra poderia então ser estabelecida na seguinte ordem: E. speciosa < Z. tuberculosa < T. avellanedae < A. cearensis.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ABRAMS, M.C. Leaf structural and photosynthetic pigment characteristics of three gallery-forest hardwood species in Northeast Kansas. Forest Ecology and Management, Amsterdam, 22: 261-6, 1987.
- AMO, S.R. del. Alguns aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. In: GOMEZ-POMPA, A. & AMO, S.R. del, ed. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz. México. México, Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bioticos, Editora Alhambra Mexicana S.A, 1985. Tomo II, p. 79-92.
- AMO, S.R. del & GOMEZ-POMPA, A. Crecimiento de estados juveniles de plantas en selva tropical alta perenifolia. In: GOMEZ POMPA, A. et alii, ed. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz. México. México, Compañía Editorial Continental S.A., 1979. p. 549-65.
- ANDRAE, F.H. Ecologia florestal. Santa Maria, Universidade Federal de Santa Maria/Centro de Ciências Rurais, 1978. p. 9-26.

- AHSTON, D.H. & TURNER, J.S. Studies on the light compensation point of Eucalyptus regnans F. Muell. Australian Journal of Botany, Melbourne, 27: 589-607, 1979.
- BARBOSA, M.C. de A. Alguns aspectos morfológicos da folha de A. cearensis (Fr. All.) A.C. Smith, ocorrentes em áreas de agreste e caatinga do Nordeste. Brasil Florestal, Brasília, 53: 43-48, 1983.
- BAZZAZ, F.A. The physiological ecology of plant succession. Annual review of ecology and systematics, Palo Alto, 10: 351-71, 1979.
- BELLEFLEUR, P. & LA ROCQUE, G. Compétition pour le rayonnement solaire en début de succession secondaire dans une érablière à bouleau jaune et hêtre. Canadian Journal of Forest Research, Ottawa, 13 (3): 514-21, jun, 1983a.
- BELLEFLEUR, P. & LAROCQUE, G. Comparaison de la croissance d'espèces ligneuses en milieu ouvert et sous couvert forestier. Canadian Journal of Forest Research, Ottawa, 13 (3): 508-13, jun 1983.
- BLACKMAN, G.E. & WILSON, G.L. Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment, VII. An analysis of the differential effects of light intensity on the net assimilation rate, leaf-area ratio and relative growth rate of different species. Annals of Botany, Oxford, 43 (8): 557-61, oct, 1956.

- BLACKMAN, G.E. The application of the concepts of growth analysis to the assessment of productivity. In: ECKARDT, F.E. ed. FUNCTIONING OF TERRESTRIAL ECOSYSTEMS AT THE PRIMARY PRODUCTION LEVEL, Copenhagen, 1965. Proceedings. Paris, UNESCO, 1968. p. 243-59.
- BOARDMAN, N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Annual Review of Plant Physiology, California, 28: 355-77, 1977.
- BOHNING, R.H. & BURNSIDE, C.A. The effect of light intensity on rate of apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants. American Journal of Botany, New York, 43 (8): 557-61, out. 1956.
- BJORKMAN, O. & HOLMGREN, P. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. Physiologia Plantarum, Copenhagen, 16: 889-915, 1963.
- BOURDEAU, P.F. Relation between growth and unit rate of photosynthesis. In: NORTHEASTERN FOREST TREE IMPROVEMENT CONFERENCE, 5. Orono, 1957. Proceedings. Orono, 1958. p. 58-62
- BUDOWSKI, G. Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. Turrialba, San Jose, 15 (1): 40-2, 1965.
- CARVALHO, P.E.R. Comportamento de essências florestais nativas e exóticas em dois locais do Estado do Paraná.

- Documentos EMBRAPA/URPFCS, Curitiba, 10: 89-100, 1982.
- CECH, F.C.; KEYS, R.M. & TRYON, E.H. The effects of various intensities of light on the growth of four sources of black cherry. In: NORTHEASTERN FOREST TREE IMPROVEMENT CONFERENCE, 23. New Brunswick, 1975. Proceedings. New Brunswick, Rutgers University Cook College, 1976. p. 121-8.
- CHABOT, B.F. & CHABOT, J.F. Effects of light and temperature on Leaf Anatomy and Photosynthesis in Fragaria vesca. Oecologia, Berlin, 26: 363-77, 1977.
- CLARKE, G.L. Elementos de ecologia. Barcelona, Omega, 1971. 637 p.
- COOMBS, J. & HALL, D.O. ed. Techniques in bioproductivity and photosynthesis. Oxford, Pergamon Press, 1982. 191p.
- CORREA, M.P. Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas. Rio de Janeiro, Ministério da Agricultura, Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal. 1984. 6 vol.
- COWAN, I.R. & MILTHORPE, F.L. Plant factors influencing the water status of plant tissues. In: KOZLOWSKI, T.T. Water deficits and plant growth. New York, Academic Press, 1968. Vol. 1, p.137-93.
- DAVIES, W.J. & KOZLOWSKI, T.T. Stomatal responses to changes in light intensity as influenced by plant water stress. Forest Science, Washington, 21 (2): 129-133, 1975.

- DENSLOW, J.S. Gap partitioning among tropical rain forest trees. Biotropica. Fairfax, 12: 47-55, 1980.
- DREW, A.P. Optimizing growth and development of 2-0 Douglas-Fir seedlings by altering light intensity. Canadian Journal of Forest Research, Ottawa, 13: 425-428, jun, 1983.
- DUCKE, A. Estudos botânicos no Ceará. Anais da Academia de Ciências, Rio de Janeiro, vol. 31 (2): 211-308, 1959.
- ENGEL, V.L. & POGGIANI, F. Estudo fenológico das principais espécies arbóreas plantadas no Parque da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz". Q Solo. Piracicaba, SP, 77 (1-2): 42-56, 1985.
- ERFURTH, T. Trends in timber supplies from tropical regions. In: International Forest Products Trade: Resources and Market Opportunities. Proceedings. Madison, FPRS, 1983.
- ESAU, K. Anatomia das plantas com sementes. Trad. Berta L. de Morretes. São Paulo, Edgard Blucher/ Ed. da Universidade de São Paulo, 1974. 293p. ilustr.
- EVANS, G.C. The quantitative analysis of plant growth. Berkeley, University of California Press, 734p. (Studies in Ecology, I).
- EVANS, L.T. The effect of light on plant growth, development and yield. In: SLATYER, R.O. ed. PLANT

- RESPONSE TO CLIMATIC FACTORS. Uppsala, 1970.
Proceedings. Paris, UNESCO, 1973. p. 21-35.
- FARMER JR., R.E. Growth and assimilation rate of juvenile northern red oak: effects of light and temperature. Forest Science, Washington, 21 (4): 373-81, 1975.
- FERREIRA, M. das G.M. Efeito do sombreamento na produção de mudas de quatro espécies florestais nativas. Viçosa, 1977. 35 p. (M.S. - Universidade Federal de Viçosa).
- FERRI, M.G. Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga. Estudo comparativo da economia d'água de sua vegetação. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, São Paulo, 195 (12): 1-170. 1955.
- GABRIELSEN, E.K. Effects of different chlorophyll concentrations on photosynthesis in foliage leaves. Physiologia Plantarum, Copenhagen, 1: 5-37, 1948.
- GALVAO, F. Estudo ecofisiológico sobre Enterolobium contortisiliquum (Vell.) Morong. (I). Fotossíntese em dependência da luminosidade e temperatura no estágio juvenil. In: CONGRESSO FLORESTAL ESTUDUAL, 4. Anais. Nova Prata, 1980. p. 112-118.
- GATHERUM, G.E., McCOMB, A.L. & LOOMIS, W.E. Effects of light and soil moisture on forest tree seedling establishment. Ames, Agricultural and Home Economics Experiment Station, Iowa State University. Research

Bulletin, 513: 776-92, fev. 1963.

GIFFORD, G.G. The influence of growth media, temperatures and light intensities on aspen root and top growth. Ogden, U.S.D.A. Forest Service, Research Note INT-67. 1967. 4p.

GOULET, F. & BELLEFLEUR, P. Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implication on forest succession. Canadian Journal of Forest Research, Ottawa, 16(6): 1192-1195, Dez, 1986.

GRACA, M.E.C. Influence of light intensity on growth, nodulation and nitrogen fixation of selected woody actinorhizal species. Purdue, 1983. 109 p. (Doctor of Philosophy Thesis - Purdue University).

GRIME, J.P. Estratégias de adaptación de las plantas y procesos que controlam la vegetación. México, Editorial Limasa, 1982. 291p.

GRIME, J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. The American Naturalist, Lancaster, 982 (3): 1169-94, nov/dez, 1977.

GRIME, J.P. Shade tolerance in flowering plants. Nature, London, 208 (5006): 161-3. out, 1965.

HALL, D.O. & RAO, K.K. Fotossíntese. São Paulo, EPU/EDUSP, 1980, p. 18-71 p. (Temas de Biologia, 10).

HARTSHORN, G.S. Neotropical forest dynamics. Biotropica.

- Fairfax, 12 (1): 23-30, mar., 1980.
- INOUE, M.T. Bases fisiológicas para a silvicultura de espécies nativas. In: INOUE et alii, ed. A silvicultura de espécies nativas. Curitiba, FUPEF, 1983. p. 1-18.
- INOUE, M.T. & TORRES, D.V. Comportamento do crescimento de mudas de Araucaria angustifolia (Bert) O. Ktze, em dependência da intensidade luminosa. In: PROBLEMAS FLORESTAIS DO GENERO ARAUCARIA. Curitiba, 1979. Anais. Curitiba, IUFRO, 1980. p. 75-7.
- INOUE, M.T., GALVAO, F. & TORRES, D.V. Estudo ecofisiológico sobre Araucaria angustifolia (Bert.) O. Ktze. Fotossíntese em dependência da luz no estágio juvenil. Floresta. Curitiba, 10 (1): 5-9, 1979.
- INOUE, M.T. Fundamentos ecofisiológicos para a silvicultura de Cedrella sp. Curitiba, 1978. 91p. (Professor Titular - Universidade Federal do Paraná).
- INOUE, M.T. A auto-ecologia do gênero Cedrela: efeitos na fisiologia do crescimento no estágio juvenil em função da intensidade luminosa. Floresta, Curitiba, 6 (2): 58-61, 1977.
- JACKSON, L.W.R. Effect of shade on leaf structure of deciduous tree species. Ecology, Durham 48: 498-9, 1967.
- JACOBS, M. The tropical rain forest - a first encounter. Berlin, Springer - Verlag, 1988. 295p. ilustr.

- JOHANSEN, D.J. Plant microtechnique. New York, McGraw Hill Book Company, 1940. 523 p.
- KOIKE, T.; SAKAGAMI, Y.; FUJIMURA, Y. Characteristics of the leaf dynamics and the photosynthesis of the seedlings and saplings of Betula maximowicziana and Fraxinus mandshurica var. japonica in Hokkaido, Japan. In: FUJIMORI, T. & WHITEHEAD, D., ed. Crown and Canopy structure in relation to productivity. Iboraki, Forestry and Forest Products Research Institute, 1986. p. 376-408.
- KOIKE, T. & SAKAGAMI, Y. Comparison of the photosynthetic responses to temperature and light of Betula maximowicziana and Betula platyphylla var. japonica. Canadian Journal of Forest Research, Ottawa, 15(4): 631-635, ago., 1985.
- KOZLOWSKI, T.T. ed. Tree Growth. New York, The Ronald Press Company, 1962. p. 149-170.
- KRAMER, T. & KOZLOWSKI, T. Physiology of woody plants. New York, Academic Press, 1979. 811p.
- KRAMER, P.J. & DECKER, J.P. Relation between light intensity and rate of photosynthesis of Loblolly Pine and certain hardwoods. Plant Physiology. Maryland, 19: 350-8, 1944.
- KRUKOFF, B.A. Notes on the species of Erythrina. XVIII Erythrina Symposium, 4. Allertonia, 3 (1): 121-38, 1982.

- LEDIG, T.F. Possibilities in the physiological analysis of growth. In: NORTHERN FOREST TREE IMPROVEMENT CONFERENCE, 16. Quebec, 1968. Proceedings. Quebec, 1969. p. 34-43.
- LEDIG, T.F. Physiological genetics, photosynthesis and growth models. In: CANNEL, M.G.R. & LAST, F.T. eds.. Tree physiology and yield improvement. London, Academic Press, 1976. p. 21-56.
- LEE, D.W. Simulating forest shade to study the developmental ecology of tropical plants: Juvenile growth in three vines in India. Journal of Tropical Ecology, Cambridge, 4: 281-92, 1988.
- LEVITT, J. Responses of plants to environmental stresses. New York, Academic Press, 1972. 607p.
- LINDER, S. A proposal for the use of standardized methods for chlorophyll determinations in ecological and ecophysiological investigations. Physiologia Plantarum, Copenhagen, 32: 154-56, 1974.
- LUGO, A. W. Photosynthetic studies on four species of rain forest seedlings. In: ODUM, H.T. & PIGEON, R.F. eds. A Tropical Rain Forest: a study of irradiation and ecology at el verde. Puerto Rico. Oak Ridge, U.S. Atomic Energy Commission. 1970. p. 81-101.
- LUNING, H.A. The need for tropical rain forests and their products. In: BEUSEKOM, C.F. van; GOOR, C.P. van & SCHMIDT, P. eds. Wise Utilization of Tropical Rain

- Forest Lands. EDE, MAB-UNESCO, 1987. P. 15-29. (Tropenbos Scientific Series, 1).
- LUZ, H. de F. & FERREIRA, M. Ipê-felpudo (Zeyhera tuberculosa (vell.) Bur): Essência nativa pioneira com grande potencial silvicultural. IPEF, Piracicaba, (31): 13-32, 1985.
- LUZ, H. de F., STAPE, J.L.; LIMA, M.M. & SANCHEZ, G.A. Estudo da adaptabilidade de Amburana cearensis (Fr. All.) A.C. Smith a diferentes microclimas e solos. Piracicaba, ESALQ/USP - Departamento de Ciências Florestais, 1985. 8 p. (Relatório não publicado).
- MANDERS, P.T. The effects of shading on nursery grown seedlings of the clanwilliam cedar. South African Forestry Journal, Pretoria, 138: 15-22, set., 1986.
- MAGNUSSEN, S. Growth, transpiration, unit leaf rate and water use efficiency of six poplar clones at different light and temperature regimes. Forest Tree Improvement, Copenhagen, 18: 1-48, 1985.
- MARTINEZ RAMOS, M. Claros, ciclos vitales de los arboles tropicales y regeneracion natural de las selvas altas perennifolias. In: GOMEZ-POMPA, A. & AMO, S.R. del. eds. Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz. México. México, Editorial Alhambra Mexicana, 1985. Tomo II. p. 191-239.
- MATTOS, N.F. Espécies do Gênero Erythrina do Estado de São Paulo. Rio de Janeiro, Serviço de Informação Agrícola.

- Ministério da Agricultura, 1967. 14p. (Estudos Técnicos no. 36).
- McCLINTOCK, E. Erythrinas cultivated in California. Erythrina Symposium, 4. Allertonia, 3 (1): 139-54, 1982.
- MEDRI, M.E. & LLERAS, E. Aspectos da anatomia ecológica de folhas de Hevea brasiliensis Muell. Arg. Acta Amazônica, Manaus, 10 (3): 463-93, 1980.
- MEYER, B.S.; ANDERSON, D.B.; BOHNING, R.H. Introdução à fisiologia vegetal. Lisboa, Fundação Calouste Gulbenkian, 1970. 564 p.
- MITCHELL, R.L. Crop Growth and Culture. Ames, The Iowa State University Press, 1979. 349p.
- MURRAY, D.B. & NICHOLS, R. Light, shade and growth in some tropical plants. In: Light as an ecological factor. New York, , Blackwell Scientific Publication, 1966. p. 249-63.
- NYGREN, M. & KELLOMAKI, S. Effect of shading on leaf structure and photosynthesis in young birches, Betula pendula Roth. and B. pubescens Ehrh. Forest Ecology and Management. Amsterdam, 7: 119-32, 1983/1984.
- OLDEMAN, R.A. Forest ecology for silvicultural design. Wageningen, Wageningen Agricultural University, Dep. of Silviculture and Forest Ecology, 1986. 640 p. (3vol.).
- OMETTO, J.C. Registros e estimativas de parâmetros meteorológicos da Região de Piracicaba. (SP).

- Piracicaba, FEALQ, 1989. 76 p.
- PHARES, R.E. Growth of red oak (Quercus rubra L.) seedlings in relation to light and nutrients. Ecology, Durham, 52 (4): 669-72, 1971.
- REIFSNYDER, W.E. & LULL, H.W. Radiant energy in relation to forests. USDA Forest Service, Technical Bulletin 1334:63-95, 1965.
- REED, K.L.; SHUMWAY, J.S.; WALKER, R.B.; BLEDSOE, C.S. Evaluation of the interaction of two environmental factors affecting douglas-fir seedlings growth: light and nitrogen. Forest Science, Washington, 29 (1): 193-203, 1983.
- REIS, G.G. dos & MULLER, M.W. Análise do crescimento de plantas: mensuração do crescimento. Belém, FCAP - Serviço de Documentação e Informação, 1979. 39p. (Informe didático, 1).
- REYNOLDS, E.R.C. Transpiration as related to internal water content. Nature, London, 207(2): 1001-2, 1965.
- RIZZINI, C.T. Arvores e madeiras úteis do Brasil. Manual de Dendrologia Brasileira. São Paulo, Edgard Blucher/Editora de Universidade de São Paulo, 1971. 249p.
- RONCO, F. Influence of light intensity on survival of planted Engelmann spruce. Forest Science, Washington, 16 (3): 331-39, 1970.
- RUSSO, R.O. Erythrina: un género versátil en sistemas agroflorestales del tropico humedo. Turrialba. Centro

Agronômico Tropical de Investigacion y Enseñanza - CATIE, 1984. 14p.

SASAKI, S.; MORI, T.; Ng, F.S.P. Seedling growth under various light conditions in the Tropical Rain Forest. In: IUFRO WORLD CONGRESS, 17. Japan, 1981. Proceedings. Tokyo, IUFRO, 1981. p. 79-83.

SHIRLEY, H.L. The influence of light intensity and light quality upon the growth of plants. American Journal of Botany, New York, 16: 354-89, maio, 1929.

SOUZA, L.J.B. de. Fotomorfose e crescimento da Cedrela fissilis Vell. no viveiro e no plantio de enriquecimento em linhas. Curitiba, 1981. 117p. (Mestrado - Universidade Federal do Paraná).

SPURR, S.H. & BARNES, B.V. Forest Ecology. 3 ed. New York, Ronald Press, 1980. 571p.

STEEL, R.D. & TORRIE, J.H. Principles and Procedures of Statistics with Special Reference to The Biological Science. New York, Mc Graw-Hill Book Company, 1960. p. 81.

TSEL'NIKER, Y.L. Effect of light intensity on optical properties of chloroplasts and leaf tissues in trees. Soviet Plant Physiology, New York, 22(4): 592-597, Jan, 1976.

TINOCO, C.O. & VASQUEZ-YANEZ, C. Diferencias en poblaciones de Piper hispidum bajo condiciones de luz

- contrastante en una selva alta perenifolia. In: GOMEZ-POMPA, A. & AMO, R.S. eds. Investigaciones sobre La regeneracion de Selvas Altas En Veracruz, México. México, Editorial Alhambra Mexicana, 1985. Tomo II, p. 267-81.
- THORNER, J.P. Chlorophyll-proteins: light-harvesting and reaction center components of plants. Annual Review of Plant Physiology, California, 26: 127-58, 1975.
- VICTOR, M.A.M. A devastação florestal. São Paulo, Sociedade Brasileira de Silvicultura, 1975. 48p. ilustr.
- WALTER, H. Ecology of tropical and subtropical vegetation. Edinburgh, Oliver & Boyd, 1971. cap. 1, p. 01-29.
- WARING, R.H. & SCHLESINGER, W.H. Forest Ecosystems - Concepts and Management. Orlando, Academic Press, 1985. 340p.
- WHATNEY, J.M. & WHATLEY, F.R. A luz e a vida das plantas. São Paulo, EPU-EDUSP, 1982. 101 p. (Temas de Biologia, 30).
- WHITHAM, F.H.; BLAYDES, D.F.; DEVLIN, R.M. Experiments in Plant Physiology. New York, D. van Nostrand Company, 1971. p. 55-8.
- WHITMORE, T.C. On pattern and process in forests. In: NEWMAN, E.I. ed. The Plant Community as a Working Mechanism. Oxford, British Ecological Society, 1982. p. 45-59.
- WHITMORE, T.C. Gaps in the forest canopy. In: TOMLINSON,

P.B. & ZIMMERMAN, M.H. eds. Tropical Trees as Living Systems. Cambridge, Cambridge University Press, 1978. p. 639-655.

WIECHERS, B.L. & VASQUEZ-YANES, C. Germinacion de semillas de Piper hispidum sw. bajo diferentes condiciones de iluminación. In: GOMES-POMPA, A. et alii. eds. Investigaciones sobre La Regeneracion de Selvas Altas en Vera Cruz. México. México, Compañia Editorial Continental S.A., 1979. p. 263-78.

APENDICE

1
Médias observadas de crescimento de Amburana cearensis

IDADE dias	VARIÁVEL	NÍVEL DE SOMBRA							
		0%		41%		68%		82%	
		média	CV%	média	CV%	média	CV%	média	CV%
53	altura(cm)	13.88	8.67	14.31	12.36	14.51	13.26	14.59	13.76
	diâmetro(mm)	3.64	10.95	4.03	12.36	3.94	19.86	3.53	12.35
69	altura(cm)	14.83	8.12	15.05	11.73	15.53	12.35	14.72	15.50
	diâmetro(mm)	4.29	11.21	4.36	13.16	4.11	14.25	3.82	24.39
84	altura(cm)	15.14	7.68	15.41	11.24	15.97	12.27	16.08	13.46
	diâmetro(mm)	5.00	11.91	4.85	13.19	4.54	15.44	4.54	15.31
105	altura(cm)	15.06	9.38	15.46	10.42	16.07	12.24	15.95	14.64
	diâmetro(mm)	5.18	10.88	5.03	12.00	5.02	14.95	4.70	15.21
131	altura(cm)	15.12	8.91	15.58	11.30	16.24	14.13	16.22	18.72
	diâmetro(mm)	5.34	12.09	5.44	12.72	5.26	16.41	4.87	16.54
205	altura(cm)	14.19	11.37	15.17	11.84	15.60	15.30	15.86	15.80
	diâmetro(mm)	5.13	16.64	5.17	19.24	5.26	16.59	4.74	18.15
229	altura(cm)	14.93	8.63	15.14	11.49	15.47	14.59	15.82	11.50
	diâmetro(mm)	5.03	18.12	5.43	16.09	5.40	17.04	5.09	15.22
350	altura(cm)	19.60	23.62	23.66	27.75	31.54	39.02	31.46	46.14
	diâmetro(mm)	5.85	12.82	5.85	16.81	6.25	22.59	5.55	20.34
397	altura(cm)	25.79	38.83	30.18	38.01	44.82	42.16	46.20	54.27
	diâmetro(mm)	6.27	26.85	6.56	27.08	7.56	28.74	6.56	28.50
425	altura(cm)	26.58	42.12	30.74	39.89	48.00	43.81	49.38	53.56
	diâmetro(mm)	6.23	28.16	7.05	26.56	7.85	25.28	7.52	37.02
	mat.seca(g)	2.03	47.94	6.97	78.63	13.99	70.29	18.68	49.15
	ár.fol.(cm ²)	37.15	61.07	146.84	82.11	405.36	60.93	526.19	44.70
	raz(g/cm ²)	0.07	64.21	0.05	47.41	0.03	13.70	0.04	15.91

1

altura e diâmetro do colo = 27 observações

matéria seca da parte aérea, área foliar e razão da

área foliar = 12 observações

1

Médias observadas de crescimento de Zevhera tuberculosa

IDADE dias	VARIÁVEL	NÍVEL DE SOMBRA							
		0%		41%		68%		82%	
		média	CV%	média	CV%	média	CV%	média	CV%
42	altura(cm)	5.00	17.15	5.38	14.70	5.15	13.51	5.08	17.37
	diâmetro(cm)	2.45	13.45	2.55	9.85	2.49	13.01	2.53	13.42
63	altura(cm)	6.10	19.91	6.98	12.69	6.38	12.28	6.07	17.83
	diâmetro(cm)	3.03	15.00	3.30	12.03	3.10	11.21	2.86	16.98
89	altura(cm)	7.42	19.95	8.52	13.84	7.17	15.14	6.95	17.34
	diâmetro(cm)	3.80	14.43	4.07	15.11	3.59	13.61	3.16	15.34
163	altura(cm)	8.16	23.98	11.54	19.19	8.81	19.14	8.38	21.75
	diâmetro(cm)	4.31	23.37	5.81	19.39	5.08	16.63	4.27	20.81
187	altura(cm)	9.85	19.51	12.12	19.61	9.28	20.49	9.01	19.16
	diâmetro(cm)	5.82	18.08	6.21	19.09	5.42	18.81	4.43	25.38
308	altura(cm)	16.67	31.38	18.86	27.59	15.47	34.98	17.45	39.70
	diâmetro(cm)	7.15	18.66	8.06	18.22	7.00	28.44	6.14	29.54
353	altura(cm)	21.31	41.19	24.07	25.93	22.66	41.34	25.78	50.09
	diâmetro(cm)	9.48	20.28	10.18	18.23	8.79	28.62	8.18	38.31
	mat.seca(g)	10.73	62.86	13.49	44.92	11.88	42.32	8.06	52.96
	ár.fol.(cm ²)	1045.55	65.08	1349.88	31.99	2140.52	57.72	1543.30	56.72
	raz(g/cm ²)	0.01	56.60	0.01	61.48	0.01	34.62	0.01	18.95

1

altura e diâmetro = 27 observações

matéria seca da parte aérea, área foliar e razão de área

foliar = 12 observações

Médias observadas de crescimento de Tabebuia avellanedae

IDADE dias	VARIÁVEL	NÍVEL DE SOMBRA							
		0%		41%		68%		82%	
		média	CV%	média	CV%	média	CV%	média	CV%
42	altura(cm)	4.49	19.57	4.35	15.80	4.37	18.37	4.63	18.73
	diâmetro(mm)	2.48	26.50	2.14	18.78	2.27	22.23	2.01	17.49
58	altura(cm)	5.61	16.86	5.35	17.31	5.79	17.40	5.75	17.61
	diâmetro(mm)	2.7	15.42	114.05	503.35	2.47	14.62	2.24	15.79
73	altura(cm)	6.86	17.07	6.80	16.13	6.90	23.67	6.95	19.12
	diâmetro(mm)	3.24	12.17	3.06	11.65	3.04	14.77	2.59	10.88
94	altura(cm)	8.27	20.96	9.13	26.04	8.61	26.41	8.04	18.97
	diâmetro(mm)	4.16	13.88	3.97	13.56	3.69	15.66	3.16	14.57
120	altura(cm)	9.89	27.43	10.99	26.69	10.15	34.06	9.04	23.55
	diâmetro(mm)	5.22	17.47	5.28	13.76	4.73	20.89	4.30	17.11
194	altura(cm)	12.89	37.71	15.39	35.57	15.39	43.79	13.7	42.49
	diâmetro(mm)	7.31	22.09	7.84	23.58	7.24	21.00	6.43	24.02
218	altura(cm)	18.20	31.83	24.88	34.11	24.64	44.82	19.67	50.49
	diâmetro(mm)	7.92	22.28	8.73	28.68	7.94	23.55	6.66	21.97
339	altura(cm)	48.23	25.02	58.60	31.58	61.40	30.77	76.40	33.35
	diâmetro(mm)	10.19	16.99	11.43	20.72	12.23	19.65	13.45	27.86
	mat.seca(g)	19.96	27.51	22.57	21.74	43.09	36.73	43.39	27.05
	ár.fol.(cm ²)	2106.18	30.02	2764.49	40.31	4884.88	40.68	4473.83	32.29
	raf(g/cm ²)	0.01	21.86	0.01	28.8	0.01	28.81	0.01	26.97

1

altura e diâmetro = 27 observações

matéria seca da parte aérea, área foliar e razão de área

foliar = 12 observações

1
Médias observadas de crescimento de Erythrina speciosa

E. speciosa

IDADE dias	VARIÁVEL	NÍVEL DE SOMBRA							
		0%		41%		68%		82%	
		média	CV%	média	CV%	média	CV%	média	CV%
44	altura(cm)	8.66	15.19	8.49	9.51	9.09	17.40	8.69	16.26
	diâmetro(mm)	6.39	10.28	6.48	8.18	5.98	18.91	5.85	8.56
60	altura(cm)	10.0	22.12	9.69	9.26	9.94	16.66	9.82	17.24
	diâmetro(mm)	7.36	9.64	7.56	8.34	6.66	12.94	6.21	8.88
75	altura(cm)	11.59	14.40	11.11	8.30	11.62	16.05	11.27	16.20
	diâmetro(mm)	8.69	12.92	9.64	11.83	8.03	13.91	7.41	10.18
96	altura(cm)	13.97	16.67	13.42	13.55	13.57	18.33	13.18	17.42
	diâmetro(mm)	11.30	13.70	12.71	10.85	10.72	14.78	9.59	12.37
122	altura(cm)	16.46	19.09	16.40	14.27	15.62	17.51	15.72	23.67
	diâmetro(mm)	14.46	13.80	15.88	11.89	13.77	12.79	12.31	13.81
186	altura(cm)	23.96	28.60	27.91	27.52	21.85	22.38	28.91	35.07
	diâmetro(mm)	23.51	13.89	26.39	31.18	20.10	12.21	18.69	17.36
228	altura(cm)	39.78	27.60	37.53	29.49	26.13	24.52	36.63	39.66
	diâmetro(mm)	25.66	15.19	24.98	18.11	21.95	15.39	19.69	29.46
	mat.seca(g)	44.88	26.10	51.37	53.83	25.86	37.75	25.42	31.16
	ár.fol.(cm ²)	4386.77	31.58	4532.33	41.98	3284.98	38.12	3636.53	28.83
	raz(g/cm ²)	0.01	37.90	0.01	56.60	0.01	18.24	0.01	24.80

1

Altura e diâmetro = 27 observações

matéria seca da parte aérea, área foliar e razão de área

foliar = 12 observações