

**UFRRJ
INSTITUTO DE FLORESTAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
AMBIENTAIS E FLORESTAIS**

DISSERTAÇÃO

**RESPOSTA DE TRÊS ESPÉCIES NATIVAS DE MATA ATLÂNTICA A
DIFERENTES CONDIÇÕES DE LUMINOSIDADE**

Itamar Frederico de Souza Gonçalves

MAIO 2012



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE FLORESTAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS E
FLORESTAIS**

**RESPOSTA DE TRÊS ESPÉCIES NATIVAS DA MATA
ATLÂNTICA A DIFERENTES CONDIÇÕES DE LUMINOSIDADE**

ITAMAR FREDERICO DE SOUZA GONÇALVES

Sob a Orientação do Professor

José de Arimatéa Silva

e Co-orientação do Professor

Gustavo Bastos Lyra

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais, como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências**, na Área de Concentração Conservação da Natureza.

SEROPÉDICA – RJ
MAIO de 2012

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE FLORESTAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
CIÊNCIAS AMBIENTAIS E FLORESTAIS**

ITAMAR FREDERICO DE SOUZA GONÇALVES

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências**, ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais, área de Concentração Conservação da Natureza.

DISSERTAÇÃO APROVADA EM 28/05/2012

José de Arimatéa Silva (Dr.) UFRRJ
(Orientador)

Carlos Domingos da Silva (Dr.) UFRRJ

Carlos Rodrigues Pereira (Dr.) UFF

634.9

G635r

T

Gonçalves, Itamar Frederico de Souza, 1953-

Resposta de três espécies nativas da Mata Atlântica a diferentes condições de luminosidade / Itamar Frederico de Souza Gonçalves. - 2012.

88 f.: il.

Orientador: José de Arimatéa Silva.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Curso de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais.

Bibliografia: f. 65-80.

1. Plantas florestais - Teses. 2. Plantas florestais - Efeito da luz - Mata Atlântica - Teses. 3. Plantas florestais - Efeito da sombra - Mata Atlântica - Teses. 4. Plantas florestais - Efeito da radiação - Mata Atlântica - Teses. I. Silva, José de Arimatéa. II. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Curso de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais. III. Título.

À

MARIA DE LOURDES DE ÁVILA SOARES

MINHA SOGRA
(in memoriam)

DEDICO

AGRADECIMENTO

À FAPERJ pelo apoio financeiro para a aquisição de parte do material utilizado.

À todos, indistintamente, que de alguma maneira participaram deste trabalho.

OBRIGADO

RESUMO

GONÇALVES, Itamar Frederico de Souza. **Resposta de três espécies nativas de mata atlântica a diferentes condições de luminosidade**. 2012. 91p. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais e Florestais, Conservação da Natureza). Instituto de Florestas, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2012.

O presente trabalho teve como objetivo estudar a resposta de três espécies nativas da Mata Atlântica a diferentes níveis de luminosidade. As espécies estudadas foram *Dalbergia nigra* (Jacarandá da Bahia), *Caesalpinia peltophoroides* (Sibipiruna) e *Plathymenia reticulata* (Vinhático). As plantas foram cultivadas a pleno sol (0% de sombra), e em casas de vegetação, a 20, 40, 60, 80 e 90% de sombreamento. Os parâmetros analisados foram, altura da planta, diâmetro do caule, área de projeção da copa, volume de raiz, área foliar de folíolo individual, área foliar por planta e massa de matéria seca total. Foi efetuada uma amostragem com seis plantas de cada espécie por tratamento aos 20 dias de janeiro de 2010, ou seja, 305 dias após a semeadura, em um delineamento inteiramente casualizado com 6 tratamentos e 6 repetições. Nas plantas de *Dalbergia nigra* (jacarandá caviúna) os parâmetros analisados indicaram uma melhor adaptação aos níveis de sombreamento de 40%, 60% e 80%. Devido ao fato do crescimento dessa espécie ter sido muito comprometido nos tratamentos com as maiores intensidades lumínicas, essa espécie respondeu como secundária tardia. Nas plantas de *Caesalpinia peltophoroides* a melhor resposta foi observada nos de sombreamento de 20%, 40% e 60%, com uma tendência a melhor adaptação em 20 e 40%. Dessa forma essa espécie apresentou uma resposta ecológica de espécie secundária inicial. Nas plantas de *Plathymenia reticulata* a melhor resposta ocorreu nos níveis de sombreamento de 20%, 40% e 60%, com uma tendência a melhor adaptação em 20%. Dessa forma respondendo ecologicamente como uma espécie secundária inicial. Estabelecendo uma ordem decrescente de tolerância à sombra podemos enumerar *Dalbergia nigra* > *Caesalpinia peltophoroides* > *Plathymenia reticulata*.

Palavras-chave: *Dalbergia nigra*. *Caesalpinia peltophoroides*. *Plathymenia reticulata*. Radiação fotossinteticamente ativa. Sombreamento. Mata Atlântica

ABSTRACT

GONÇALVES, Itamar Frederico de Souza. **Resposta de três espécies nativas de mata atlântica a diferentes condições de luminosidade**. 2012. 53p. (Dissertation, Master in Environmental and Forest Sciences, Area of Conservation of the Nature) Instituto de Florestas, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2012.

The objective of this work was to analyze the answer of seedlings of *Dalbergia nigra* (Jacarandá da Bahia), *Caesalpinia peltophoroides* (Sibipiruna) and *Plathymenia reticulata* (Vinhático). Under different solar radiation intensities. The Plants were cultivated in “nurseries” under 20%, 40%, 60%, 80% and 90% of shadow and at direct sun (0% of shadow). The parameters of growth analyzed were height, diameter of the trunk, crown projection area, foliar area, individual foliar area, roots volum and total dry mass. We carried out a measurement in 20 of january of 2010 and the experiment had a totally casualized delineament in a factorial scheme of 6x3x4. To *Caesalpinia peltophoroides* the growth parameters analyzed were higher in the shadow intensities of 20 , 40 and 60% of shadow, with the best in 20 and 40%, showing in this study the ecological behavior of a initial secondary species. To *Dalbergia. nigra* the analyzed parameters were higher at the intermediate levels of shadow (40%, 60% and 80% of shadow). Nonetheless, as the growth of this species was severely affected in treatments using high light intensities, *D. nigra* act as a late secondary species. To *Plathymenia reticulata* seedlings, the best results were observed also under intermediate shadow levels (20%, 40% and 60%), but the best in 20% and acting ecologically as a initial secondary species. According to this, the species can be arranged according to an increasing order of shadow tolerance as follow: *Dalbergia nigra* > *Caesalpinia peltophoroides* > *Plathymenia reticulata*

Key-words: *Dalbergia nigra*, *Caesalpinia peltophoroides*, *Plathymenia reticulata*, shade, fotosintetically active radiation, Atlantic Forest

SUMÁRIO

	pág.	
1	INTRODUÇÃO	1
2	REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	5
2.1	Descrição das espécies	5
2.2	Radiação solar	8
2.2.1	Espectro solar	8
2.2.2	Variação espacial na radiação solar	9
2.2.3	Interceptação e absorção de radiação	10
2.2.4	Avaliação da intensidade luminosa	11
2.3	Estratégias de adaptação	11
2.4	Fotossíntese	18
2.4.1	Fotooxidação e fotoinibição	20
2.5	Sucessão ecológica	21
2.6	Fotoassimilados	23
2.7	Análise de crescimento	25
2.7.1	Assimilação de carbono e tolerância ao sol e a sombra	25
3	OBJETIVOS	28
3.1	Objetivo geral	28
3.2	Objetivos específicos	28
4	MATERIAL E MÉTODOS	28
4.1	Caracterização do local	28
4.2	Espécies e avaliação	31
4.2.1	Parametros analisados	31
4.2.1.1	Altura das plantas	31
4.2.1.2	Diâmetro de caule	31
4.2.1.3	Área de projeção de copa	31
4.2.1.4	Área foliar	31
4.2.1.5	Área foliar média do foliolo	31

4.2.1.6	Volume de raiz	31
4.2.1.7	Massa seca total	31
5	RESULTADOS E DISCUSSÕES	34
5.1	Ambiente	34
5.2	Altura e diâmetro	35
5.3	Área de projeção de copa	44
5.4	Área foliar por planta	48
5.5	Área foliar média do foliolo	52
5.6	Volume médio de raízes por planta	56
5.7	Massa de matéria seca total	59
6	CONCLUSÕES	64
7	REFEÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	65

INTRODUÇÃO

Existe grande diversidade florestal, formando os diferentes biomas brasileiros. Desses Biomas, a Mata Atlântica é conhecida, por conter varias espécies de grande valor econômico, científico e ecológico, não convenientemente exploradas e com o risco de se perderem pela destruição sistemática desse bioma (REIS et al., 1992), de tal forma que nas discussões sobre a destruição dos remanescentes da Mata Atlântica, são sempre lembradas, a degradação ambiental e a perda da diversidade biológica (REIS et al., 1992). A diversidade de espécies florestais, que compõe esses biomas já tão degradados, confirma que há necessidade de se conhecer mais sobre as espécies florestais nativas.

Para manutenção dos ambientes ainda preservados e recuperação daqueles já degradados, é necessário que sejam conhecidos em detalhe (Nascimento & Saddi 1992; Almeida et al. 2004). Por isso têm sido feitos alguns estudos para a conservação e recuperação desses ambientes, usando aspectos do desenvolvimento vegetal, como a fisiologia da germinação de sementes e o desenvolvimento inicial de várias espécies de interesse, usando análises de crescimento.

Incorporar o conhecimento ecológico da regeneração arbórea nas etapas de semente e mudas, como ferramenta para manter a produtividade das florestas e para planejar e executar a regeneração de ambientes degradados é necessário. O conhecimento sobre a produção de mudas e a implantação de espécies florestais nativas é relativamente limitado e mesmo assim, ainda é pequena a parcela desses estudos, além de ser dependente de procedimentos na formação das mudas, que estão concentrados em espécies que detêm maior interesse econômico (Almeida et al. 1994; Whitmore 1996; Scalon et al. 2001; Carvalho 2003).

A luz, por ser fonte primária de energia, é essencial para o desenvolvimento vegetal, e, variações na sua qualidade e quantidade, vão interferir no desenvolvimento da planta (Poggiani et al. 1992), e assim, interferir na distribuição das espécies nas comunidades florestais, sendo o elemento mais importante para os mecanismos de regeneração e crescimento das florestas (Amo 1985). Reduções na luminosidade vão influenciar a radiação incidente, a radiação fotossinteticamente ativa e a radiação líquida, bem como a temperatura máxima foliar, a temperatura máxima do ar e a temperatura máxima do solo durante o dia. O sombreamento também influencia as temperaturas do ar e da folha durante a noite

Santarelli (2001) e Moraes Neto e Gonçalves (2001) mostraram a importância do estudo de espécies na fase de viveiro; enquanto Parrotta *et al.* (1997) mostram o estabelecimento em campo. Em qualquer situação é de extrema importância o conhecimento da influência da luz sobre as plantas, tanto que Budowski (1965) mostrou uma classificação em função da adaptação à luminosidade. Shropshire *et al.* (2001), dão grande importância a ocorrência de mudanças estruturais e funcionais em função da atenuação de luz pela sucessão. Essas mudanças podem gerar diferenças na fitossociologia dos diferentes estágios sucessionais e na composição de modelos espaciais com a presença ou não de plantas lenhosas em diferentes comunidades ecológicas (CAVALCANTE ET AL., 2000; CHAVE, 2001). A importância da luminosidade no desenvolvimento inicial de plantas é tratada em Pinto *et al.* (1993), Daniel *et al.* (1994), Reis *et al.* (1997), Mazzei *et al.* (1998), Nardoto *et al.* (1998), Rezende *et al.* (1998) e Salgado *et al.* (1998) que estudaram sua ação sobre as, espécies nativas de vários grupos ecológicos. É assim possível dizer que o desenvolvimento vegetal é função da adaptação à energia disponível.

A família *Fabaceae* é uma das maiores famílias botânicas. É também conhecida, como *Leguminosae* (leguminosa), e, possui ampla distribuição geográfica. Dentre as suas características, tem destaque a ocorrência do fruto do tipo legume, também conhecido como vagem, exclusivo dessa que é a terceira maior família de *Angiospermae*, após a *Asteraceae* e a *Orchidaceae*, compreendendo 727 gêneros e 19325 espécies. As *Leguminosae* ocorrem em praticamente todo o mundo, fora as regiões ártica e antártica e algumas ilhas. A família é considerada como a de maior riqueza de espécies arbóreas nas florestas neotropicais, além de haver grande número de táxons endêmicos nestas áreas. Alguns ecossistemas brasileiros são centros de diversidade para o grupo e muitas das espécies são exclusivas destes ambientes. No Brasil ocorrem cerca de 220 gêneros e 2736 espécies (POLHILL e RAVEN, 1981; LEWIS *et al.*, 2005; SOUZA, 2008; QUEIROZ, 2009).

A relação com a radiação solar, tanto quanto as respostas aos elementos meteorológicos pelas leguminosas florestais ainda é um campo pouco explorado, o que faz que muitas das vezes, se apliquem os mesmos critérios para todos os componentes da família como se tivessem as mesmas necessidades. Alterações no microclima por alteração na quantidade de radiação solar total diária são bem estudadas em diversas culturas agrônômicas (KUMAR e TIESZEN, 1980; BARRADAS e FANJUL, 1986; COSTA, *et al.*, 1999; PEREIRA, 2002) e pouco em espécies florestais (PEZZOPANE, *et al.*, 2003).

Escolher espécies nativas, para reflorestamento, pode ser em muitos casos difícil, pela falta de informações sobre o comportamento das espécies. Na maioria das vezes, encontramos

apenas informações, como a descrição da espécie, sua importância, área de ocorrência natural, fenologia e características da semente. Faltam as informações básicas, de importância para se compreender o comportamento das plantas, em relação às variações ambientais (SCALON; ALVARENGA, 1993). Segundo Inoue (1983) espécies nativas, em plantio homogêneo a céu aberto, não sendo pioneiras, raramente encontram as condições ecológicas existentes na floresta natural. A falta de atenção dada ao conhecimento ecofisiológico das espécies, pode dificultar ou mesmo inviabilizar programas de implantação e manejo de florestas. É então preciso desenvolver estudos demonstrando a influência dos fatores ambientais na organização dos ecossistemas (NAVES, 1993). A falta desse conhecimento pode limitar a escolha do método de manejo mais indicado para determinados fins.

Conhecer o crescimento das plantas nativas em viveiros florestais, submetidas a diferentes fatores, é decisivo para a produção de mudas com qualidade e quantidade suficiente (SILVA ET AL. 2007), e, para permitir boa estimativa, das causas de variações de crescimento entre plantas geneticamente diferentes ou entre plantas crescendo em ambientes diferentes (FANTI & PEREZ 2002). A luz, por ser fonte primária de energia, é essencial para o desenvolvimento, e, variações na sua qualidade e quantidade, irão interferir no desenvolvimento da planta (POGGIANI ET AL. 1992), além de intervir na distribuição das espécies nas comunidades florestais, tornando-se o elemento mais importante para os mecanismos de regeneração e crescimento das florestas (AMO 1985)

Para espécies florestais como essas de que estamos tratando, faltam informações quanto às fases do ciclo biológico, dos sistemas de propagação e produção de mudas, incluindo resposta ao sombreamento e temperatura e umidade o que torna necessário o desenvolvimento de estudos sobre as espécies nativas com potencial para programas de reflorestamento, com finalidade tanto econômica quanto conservacionista (SCALON; ALVARENGA, 1993). Há necessidade de maior conhecimento sobre as espécies nativas, desde o potencial de uso, fisiologia, manejo e produção, visando à manutenção e ao planejamento da recomposição e formação de florestas.

Estudar e entender as respostas em condições de viveiro de mudas das três espécies florestais arbóreas nativas citadas, mantidas em diferentes condições de sombreamento, visando avaliar o crescimento inicial, para estabelecer o nível de sombreamento mais adequado ao crescimento dessas espécies, além de uma ordem crescente de tolerância a sombra, pode contribuir para o conhecimento do uso dessas espécies em arborização, reflorestamento, formação de florestas plantadas e manejo florestal (NAVES, 1993). Da mesma forma, conhecer o potencial de uso, a fisiologia, o manejo e as características de

produção, pode contribuir tanto para a manutenção das florestas quanto para recomposição, de forma mais próxima da cobertura original da vegetação. As interações das plantas com a radiação solar podem condicionar o microclima no interior da cobertura vegetal e a quantidade de radiação disponível dentro do dossel, o que vai afetar vários processos fisiológicos. Processos que vão interferir na produtividade das plantas. O conhecimento sobre as necessidades de luz para espécies arbóreas tropicais é, portanto de grande importância tanto para a manutenção e recomposição de florestas, como para o desenvolvimento de plantações de espécies economicamente importantes. Assim, estudar as respostas dessas espécies à variações na disponibilidade de luz, pode ser de grande importância para o conhecimento prático das necessidades dessas plantas e sua utilização na recomposição e formação de florestas. O conhecimento do crescimento das plantas nativas em viveiros florestais sob diferentes fatores é importante para a produção de mudas com qualidade e em quantidade suficiente (Silva et al. 2007). Além de permitir boa estimativa, das causas de variações de crescimento entre plantas geneticamente diferentes ou entre plantas crescendo em ambientes diferentes (Fanti & Perez 2002).

2. REVISÃO BIBLIOGRAFICA

2.1 -Descrição das espécies

A *Plathymania reticulata* Benth, pertencente à família *Leguminosae* (também *Fabaceae*) Cronquist (1981), é uma planta típica do cerrado, conhecida popularmente como vinhático e que possui como componentes químicos, entre outros, taninos e flavonóides. Os taninos são substâncias fenólicas e hidrossolúveis, capazes de inibir o desenvolvimento de insetos, fungos e bactérias (Fernandes, 2002). Os flavonóides são substâncias com grande distribuição na natureza e são importantes por possuírem efeitos biológicos, incluindo atividade antimicrobiana e cardiovascular (Martini et al., 2004). Existem registros relacionando as características químicas da *P. reticulata* com atividade anti-inflamatória (Fernandes, 2002) bem como a descrição de dois diterpenos cassânicos (Leal et al., 2003). É árvore com relatos de ocorrência muito ampla no Brasil: desde o Amapá até o Paraná, sendo encontrada em Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga e Pantanal.

Recebe diversas denominações por todo o país. No Nordeste é amarelo, amarelinho, vinhático, vinhático-do-campo e acende-candeia; no Centro oeste, vinhático-do-campo; no Sudeste, vinhático, binhático, amarelinho e vinhático-do-campo; no Norte, oiteira, paricazinho, pau-amarelo e pau-de-candeia; no Piauí, acende-candeia e candeia; em Santa Catarina, vinhático-do-campo e vinhático-chamalot.

A espécie é representada por árvores decíduas, que podem atingir dimensões próximas a 30 m de altura e 150 cm de DAP (diâmetro à altura do peito), a 1,30 m do solo, na idade adulta. No Cerrado apresenta porte menor, com 5 m de altura e 30 cm de DAP. O tronco, geralmente torcido tem base angulosa. Fora do cerrado o fuste mede até 14 m de comprimento. Possui ramificação dicotômica. A copa é irregular, aberta, mais ou menos arredondada, pouco densa e com os ramos terminais avermelhados e lenticelados. A casca mede até 5 mm de espessura, com superfície externa ou ritidoma suberosa e relativamente fina, de cor geralmente pardacenta, estratificada, com fissuras pequenas, fragmentando-se em grandes placas lenhosas ou lâminas rígidas e quebradiças mais ou menos retangulares que são soltas na porção superior, frequentemente rebatida para cima. As escamas têm de 2 mm a 3 mm de largura, de forma variável, porém mais arredondadas. Ao se retirar uma escama, surge uma mancha marrom que contrasta com a cor da casca mais velha. A casca interna tende ao roxo. As folhas: são alternas, bipinadas, medindo de 15 cm a 20 cm de comprimento, com 6 a 14 pares de pinas opostas de 5 cm a 10 cm de comprimento cada

uma; folíolos em número de 10 a 19, alternos ou opostos, ovado-oblongos a elípticos, membranáceos, emarginados, desde glabros a ligeiramente pilosos, medindo de 5 mm a 20 mm de comprimento por 2 mm a 10 mm de largura com o ápice arredondado. A morfo-anatomia das folhas desta espécie pode ser encontrada em Mendes e Paviani (1997). As inflorescências são em forma de espiga insinuadas nas folhas e ramos, ligeiramente pedunculadas, medindo de 5 a 15 cm de comprimento, bem mais curtas que as folhas. As flores são hermafroditas ou bissexuais, numerosas, esbranquiçadas, medindo de 5 mm a 7 mm de comprimento, com cinco pétalas diminutas brancas e muitos estames. O fruto é um criptolomento que mede de 10 cm a 25 cm de comprimento por 1,5 cm a 4,5 cm de largura, oblongo, chato, liso, nítido, pontudo, com estipe de 2 cm a 3 cm, pardo-avermelhado e glabro, com 7 a 12 sementes; o endocarpo subcoriáceo e citrino separa-se do resto e reveste as sementes, medindo de 3,5 cm a 4 cm de comprimento (LIMA, 1985). Sementes de formato obovóide a obovóide-oblonga, medindo de 0,7 cm de comprimento por 1 cm de largura, com faces ligeiramente conexas, não alada, transversal, com endosperma; testa de consistência rígido-membranácea, castanha, nítida, com pleurograma contínuo (LIMA, 1985).

A *Caesalpinia peltophoroides*, da Família: *Fabaceae*, Divisão: *Angiospermae* conhecida popularmente como Sibipiruna, Sibipira, Sebipira ou Coração-de-negro, é árvore perene, semidecídua, de rápido crescimento e florescimento ornamental, é nativa da mata atlântica, espécie pioneira ou secundária inicial, ou seja é uma das primeiras espécies a surgir em uma área degradada. Seu porte é alto, podendo atingir de 8 a 25 m de altura. O tronco é cinzento e se torna escamoso com o tempo, seu diâmetro é de 30 a 40 cm. A copa é arredondada, ampla, com cerca de 15 m de diâmetro. Suas folhas são compostas, bipinadas, com folíolos elípticos e verdes. No inverno ocorre uma queda quase total das folhas, que voltam a brotar na primavera.

A floração ocorre de setembro a novembro, despontando inflorescências eretas e cônicas, do tipo espiga e com numerosas flores amarelas que abrem gradativamente da base em direção ao ápice. Os frutos que se seguem são do tipo legume, achatados, pretos quando maduros e contêm cerca de 3 a 5 sementes beges, também achatadas, em forma de gota ou elípticas. A dispersão ocorre pela ação do vento.

De excelente efeito paisagístico, a sibipiruna fornece boa sombra e floração exuberante. Apesar do porte grande e desenvolvimento rápido, ela não produz raízes agressivas, desta forma é boa opção para arborização urbana, na ornamentação de vias públicas, praças e até

mesmo em calçamentos. Por suas características ecológicas e facilidade de germinação a sibipiruna é também uma espécie usada para reflorestamentos. Pelas semelhanças físicas é por vezes confundida com o pau-ferro e com o pau-brasil.

Deve ser cultivada sob sol pleno, em qualquer tipo de solo, enriquecido com matéria orgânica e irrigado regularmente no primeiro ano após o plantio. É uma espécie longeva, se comparada a outras espécies pioneiras. Se bem cuidada e em ambiente propício pode chegar aos 100 anos. Multiplica-se facilmente por sementes. As mudas destinadas para arborização urbana devem ser plantadas em covas bem preparadas e quando já estiverem bem desenvolvidas.

Caesalpinia peltophoroides é uma espécie ornamental e com potencial madeireiro. No Brasil, ocorre principalmente na região de Mata Atlântica do Rio de Janeiro, sul da Bahia e no Pantanal Mato-grossense, adapta-se muito bem ao clima sub-tropical e tropical. Sua madeira é pesada, dura e de média durabilidade, sendo utilizada na construção civil e na produção de móveis em geral. Pode ser utilizada em plantios mistos para recuperação de áreas degradadas pelo seu rápido crescimento e grande poder germinativo e, também utilizada principalmente, no paisagismo urbano em geral. A espécie é pouco exigente com relação ao tipo de solo. A árvore é semi decídua e heliófila, produzindo anualmente grande quantidade de sementes (LORENZI, 1992).

A espécie *Dalbergia nigra*, conhecida como jacarandá-da-Bahia e uma árvore perenifólia a semi-caducifólia, comumente com 15 a 25 m de altura e 15 a 45 cm de DAP. Possui tronco tortuoso e irregular; fuste com até 10m de comprimento. Possui folhas compostas, alternadas, paripenadas, com 10-20 folíolos glabrescentes. O fruto é do tipo samara elíptica ou oblonga, plana, membranacea, com 3cm a 8cm de comprimento e 18mm a 22mm de largura, em geral com uma semente. As sementes são castanhas lisas, reniformes, achatadas e pequenas, de testa delgada e membranacea (LORENZI, 1992; CARVALHO, 1994).

É uma espécie com características de secundária tardia a clímax e exclusiva da Floresta Ombrófila Densa (Floresta Atlântica) dos estados da Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo. Espécie semi heliofila, tolerando sombreamento leve a moderado na fase juvenil.

Na floresta a espécie aparece em terrenos ondulados e montanhosos, ocupando o topo e as encostas das elevações onde ocorrem solos argilosos e argilo-arenosos, profundos e de boa drenagem.

A espécie floresce e frutifica a intervalos de dois a três anos e a quantidade de sementes produzidas é variável ano a ano. O sul da Bahia, é a melhor zona de ocorrência do jacarandá,

onde é encontrado numa frequência de 0,8 árvores/ha, correspondendo a um volume de 1,4m³/ha (CARVALHO, 1994).

A madeira tem massa específica que varia de alta a muito alta, entre 0,75 a 1,22g/cm³, e bastante decorativa muito resistente e de longa durabilidade natural. Possui albúrnio que varia de branco a amarelado, geralmente bem demarcado. Cerne geralmente pardo escuro arroxado, com listras pretas; superfície lisa; madeira muito durável, de alta resistência. A madeira é utilizada na fabricação de móveis de luxo, principalmente na confecção de capa de painéis de objetos decorativos e de escritório, na fabricação de instrumentos musicais e caixas de piano (LORENZI, 1992; CARVALHO, 1994).

O jacaranda-da-bahia é conhecido comercialmente há mais de trezentos anos, por ser a mais valiosa das espécies madeireiras que ocorrem no Brasil. Sua madeira, muito procurada para móveis, foi objeto de exportação, desde os tempos coloniais. O cerne responsável pela produção da famosa madeira provém de árvores velhas, sendo formado muito lentamente. Uma árvore adulta produz cerca de 2m³ de madeira (CARVALHO, 1994).

2.2-Radiação solar

A radiação solar é um dos mais importantes fatores na determinação da produtividade vegetal (Taiz e Zeiger, 1998). Devido a variações na quantidade de radiação interceptada e na absorvida pelas plantas, vários processos fisiológicos são influenciados. Responsável pela transformação bioquímica da energia solar em compostos orgânicos que resultam em carboidratos, fibras, celulose, etc. A fotossíntese é, dentre todos os processos o mais influenciado, (Pereira, 1989). Outros processos como foto-inibição, foto-oxidação e a alocação de fotoassimilados são influenciados por alterações no processo fotossintético, e consequentemente promoverão diferenças na produtividade vegetal.

2.2.1-O espectro solar

A energia que chega do Sol está na forma de ondas eletromagnéticas, e quase que totalmente com comprimento de onda na faixa de 290 a 3000nm. A atmosfera terrestre é capaz de interferir na radiação solar de três maneiras: espalhamento causado por cristais, impurezas e moléculas de gases, absorção seletiva causada por constituintes da atmosfera. O₂(oxigênio molecular) e O₃(ozônio), por exemplo, absorvem grande parte da radiação ultravioleta (comprimentos de onda < 380 nm); vapor d'água e CO₂ podem absorver no infravermelho (> 780nm); reflexão e absorção acontecem pelas nuvens (Ometto, 1981).

A intensidade da radiação solar que atinge a superfície terrestre varia de acordo com as condições atmosféricas (Vianello e Alves, 2006) e algo em torno da metade dessa radiação está na região espectral de 380 a 780nm que nós percebemos como luz visível. Segundo Daubenmire (1974), as plantas verdes evoluíram, de maneira a captar essa fonte de energia, através de pigmentos como a clorofila e carotenóides, principalmente na faixa de 380 a 710nm.

Na faixa do visível, de 380 a 435nm, está o violeta, de 435 a 490, o azul, de 490 a 574, o verde, de 574 a 595, o amarelo, de 595 a 626, o laranja e de 626 a 780 nm o vermelho. A fotossíntese acontece na faixa de 380 a 710nm, chamada radiação fotossinteticamente ativa (Vianello e Alves, 2006), mas o verde e o amarelo são pouco utilizados, pois são refletidos pela clorofila e carotenóides. As faixas, azul ao violeta e laranja ao vermelho são as mais absorvidas. O fototropismo é controlado por caroteno e riboflavina, receptores na faixa do azul-violeta (Bonan, 2002). Processos como germinação e fotoperiodismo são regulados pelo fitocromo, pigmento fotoconversível, em que a proporção entre as formas P-660 (absorve vermelho) e P-730 (absorve vermelho-longo) é determinada pela proporção de vermelho e vermelho-longo na luz. A radiação de comprimentos de onda < 380 nm representa 2% da radiação que atinge a superfície. Com a redução da camada de ozônio, essa proporção aumenta. A radiação solar absorvida pelos corpos (geosfera e biosfera) é novamente emitida, na forma de radiação de onda longa (> 3000 nm), sendo esta a que produz o aquecimento do ambiente.

2.2.2-Variação espacial na radiação solar

A intensidade, e em menor grau a qualidade da radiação solar são afetadas pela topografia, altura do dossel em comunidades terrestres, e profundidade e turbidez da água em comunidades aquáticas. A topografia é mais relevante para a temperatura do que para a luminosidade.

A maior parte da luz que penetra através do dossel de uma comunidade terrestre é representada por raios diretos ou luz difusa, ou ambos e a menor parte é representada pela luz transmitida pelas folhas. Folhas em geral transmitem de 10-20% da luz incidente, sendo a luz absorvida seletivamente, o que pode determinar um leve predomínio da radiação vermelha e verde sob o dossel (Larcher 1986).

A parte aérea das plantas recebe radiação de todos os lados, tanto direta quanto difusa. A radiação que interage com a cultura pode ser dividida em componentes, como radiação solar direta; radiação difusa; radiação refletida pela superfície do solo e radiação transmitida pelo

dossel (Larcher 2006). O somatório da energia incidente e da energia perdida resulta na quantidade absorvida pelas plantas, algo em torno de 1,3% da radiação incidente no topo da atmosfera é utilizada pelas plantas para a fotossíntese (Casaroli 2007).

2.2.3-Interceptação e absorção de radiação

Segundo Lemeur & Rosenberg (1975) a radiação refletida pode ser relacionada com o ângulo de inserção das folhas (K) e a elevação solar (B). Quanto $K < B$, maior parte da radiação incidente é refletida para baixo; quando, no entanto, $K > B$, maior parte da reflexão é para cima, aumentando o coeficiente de reflexão. Por outro lado a transmissão varia de forma contrária com K e B . Perto do meio dia quando a densidade de fluxo de radiação é alta, ou seja, o Sol se encontra em seu maior ângulo ($K < B$), os raios solares penetram mais facilmente pelo dossel acarretando numa maior transmissão de radiação pelas folhas (Machado et al. 1985).

Nesse contexto, o regime de radiação solar no interior de uma cobertura vegetal ou para uma planta isolada irá depender da posição solar e de uma série de interações entre a radiação incidente e os elementos vegetais, especialmente as folhas com suas características óticas: reflexão e transmissão que se encontram intimamente relacionadas com a disposição espacial, ângulo de inserção foliar, índice de área foliar e propriedades óticas da vegetação (Machado et al., 1985 e Moura, 2007).

O índice de área foliar, a disposição foliar e o ângulo de inserção foliar irão regular a penetração da radiação ao longo do dossel. Alguns modelos de organização espacial de folhas mostram que plantas com folhas superiores verticais e inferiores planas são mais eficientes para a captação de energia luminosa pela variação do ângulo foliar. Plantas com folhas horizontais, aquelas com pequena área foliar superior e grande área foliar inferior são mais eficientes pela melhor distribuição horizontal das folhas (Castro et al. 1974). Por outro lado, dosséis planofoliaros tendem a serem menos eficientes na captação de luz devido ao alto sombreamento (Larcher 2006). Estudos realizados com linhagens diferentes de algodão mostraram que essas diferiram entre si quanto à interceptação de luz devido a diferenças em suas áreas foliares. Além disso, por possuir um dossel extremamente planofoliar a luz que chegou às folhas inferiores do algodoeiro foi insuficiente, pois a maior parte da energia foi capturada pelas folhas superiores (Silva et al. 2004). As plantas tenderam a apresentar alterações na inclinação foliar de acordo com a quantidade de luz que chegou até elas. Espécies de Floresta Tropical Úmida apresentaram 90% das folhas com ângulo de inclinação, menores que 45 graus abaixo do dossel, enquanto no topo, onde a luz que chega é maior, a

inclinação é superior a 45 graus (Wirth et al. 2001), sendo as folhas basais menos inclinadas a interceptação de luz é otimizada. Resultados semelhantes são encontrados para *Impatiens walleriana* Hook.f. em Floresta de Araucária no Paraná (Boeger et al. 2009).

Desta forma as interações da radiação solar com as plantas irão condicionar o microclima interno da cobertura vegetal, e a quantidade de radiação disponível dentro do dossel afetando vários processos fisiológicos. Estes interferirão significativamente na produtividade das plantas.

2.2.4-Avaliação da intensidade luminosa

Como medida absoluta da radiação é muito variável, do ponto de vista ecológico é suficiente ter-se uma medida relativa da radiação solar nos diferentes estratos verticais de uma comunidade. Para tanto, podem ser usadas células fotoelétricas (medem intensidade de luz visível), ou radiômetros (medem na forma de calor a radiação nos diferentes comprimentos de onda) (Stoutjesdijk e Barkman, 1987). Para cada estrato vertical da comunidade vegetal faz-se em um curto espaço de tempo, uma série de medidas ao longo de uma transecção horizontal, essas medidas são comparadas com medida tomada a pleno sol. As medidas são repetidas várias vezes durante o dia e calculada a média para cada estrato vertical. Para evitar variações de luminosidade em períodos curtos em dias parcialmente encobertos, deve-se escolher um dia completamente descoberto ou completamente encoberto.

2.3-Estratégias de adaptação

A habilidade em competir em condições de maior ou menor luminosidade depende de estruturas morfológicas e fisiológicas (estratégias adaptativas). Por exemplo, já que altura da planta em relação a altura da comunidade determina em grande parte a quantidade de luz recebida, ramos lenhosos permitem o desenvolvimento em altura e a obtenção de mais luz, mas essas estruturas usam energia e nutrientes que são limitados e poderiam ser alocados pela planta a outras estruturas. Com efeito, se observa que a taxa de crescimento diminui no sentido algas-ervas-arbustos-árvores (Tilman 1988). Pelo mesmo motivo, algas podem sobreviver com muito menos luz (*ponto de compensação* mais baixo) do que plantas terrestres porque apresentam menor proporção de tecidos não fotossintetizantes (Daubenmire 1974). Também, sementes de árvores são em geral mais pesadas do que as de ervas, pois quando há menos luz as plântulas têm que dispor de mais reservas (Tilman 1988). Outro exemplo, em condições de luminosidade baixa plantas C3 são mais competitivas do que as C4 e vice-versa (Ferri 1979:157-162, Pillar, Boldrini & Lange 1992).

Plantas são classificadas ecologicamente de acordo com seus requerimentos relativos de luz e sombra. São heliófitas as que crescem melhor em locais bem iluminados e umbrícolas as que crescem melhor com menor intensidade luminosa. Heliófitas ou umbrícolas são facultativas quando apesar de preferirem as condições que lhes caracterizam toleram condições não ideais, e são obrigatórias quando não toleram condições de luz diferentes das ideais. Na verdade, em condições naturais, o fato de uma planta preferir condições de maior ou menor luminosidade não pode ser isolado de outros fatores, como temperatura, umidade do solo, vento etc., que variam concomitantemente com a radiação solar. Com efeito, tem sido observado que alguns caracteres morfológicos e anatômicos associados a heliofitismo também estão associados a xeromorfismo (Daubenmire 1974). Assim, folhas tendem a ser menores e mais espessas com o aumento da intensidade de luz através do dossel (Schimper 1898:8, Cain *et al.* 1951, Parkhurst & Loucks 1972, Lausi & Nimis 1986, Bongers & Popma 1988), folhas compostas são mais comuns em plantas que invadem espaços iluminados deixados por árvores mortas (Givnish 1978, Stowe & Brown 1981), as folhas são mais inclinadas e tendem a apresentar células menores e isodiamétricas em plantas mais alta em vegetação desértica (Lausi & Nimis 1986), a densidade de estômatos é maior em heliófitas e xerófitas (Lausi *et al.* 1989), e folhas com estômatos em ambas as faces da folha são mais freqüentes em plantas que crescem em sítios ensolarados ou mais secos (Wood 1934, Lausi *et al.* 1989).

A duração do fotoperíodo funciona como um regulador de processos de diferenciação nas plantas. O estímulo é percebido pelo pigmento fitocromo nas gemas ou folhas e transmitido a outras partes da planta. Durante o ano, na medida em que o fotoperíodo se modifica, diferentes processos na planta são ativados ou desativados quando a duração do dia, indicando a estação, se torna adequada. Pelo processo de seleção natural as plantas tendem a ajustar-se aos ciclos climáticos anuais de tal forma que pelo menos alguns de seus processos são controlados pelo ciclo anual de fotoperíodos. Assim, por exemplo, espécies com florescimento determinado pelo fotoperíodo têm ocorrência restrita a latitudes onde podem manter uma disseminação eficiente. Quanto à duração do dia, plantas de dias curtos apresentam resposta (*e.g.*, florescimento) quando o período de iluminação passa a ser inferior a um certo número de horas por dia, e plantas de dias longos apresentam resposta quando o período de iluminação passa a ser superior a um certo número de horas por dia.

A convecção atua através da camada limite, a camada de ar calmo adjacente à superfície foliar. Quanto maior a superfície contínua da folha, mais espessa é a camada limite porque é mais difícil o fluxo livre do ar ao redor da folha. Portanto, folhas grandes têm menor perda por convecção do que folhas pequenas ou folhas compostas, e tendem a aquecer mais quando

expostas a sol. Folhas pequenas ou folhas compostas trocam calor mais rapidamente, assim mantêm-se em temperaturas mais baixas (Givnish 1979). Givnish (1979) explica o valor adaptativo da variação do tamanho de folha considerando o seu efeito na temperatura da folha e na taxa de respiração. A camada mais fina de ar associada à superfície de folhas menores permite que troquem calor mais rapidamente do que folhas maiores, evitando portanto um aumento excessivo de temperatura e os custos adicionais em tecido improdutivo (não fotossintético) como raízes e xilema associados com o aumento da transpiração decorrente do aumento da temperatura. Portanto, folhas menores são mais eficientes quando a umidade do solo é limitante (veja também Horn 1971:55). Seguindo a mesma linha de raciocínio, Ehleringer & Werk (1986) explicam a vantagem funcional, em condições áridas, das modificações de superfície (cerosidade, pubescência), porque aumentam a refletividade da folha. Por exemplo, é um fato que folhas pubescentes de *Encelia farinosa* transpiram menos que folhas não pubescentes, e podem permanecer fotossinteticamente ativas por um padrão de tempo mais longo.

Padrões de inclinação são vantajosos, como nas folhas de *Larrea divaricata* orientadas na direção N-S no deserto do Monte na Argentina, porque reduzem a absorção de radiação ao meio dia, permitindo máxima taxa fotossintética quando a evapotranspiração potencial é mais baixa. Horn (1971) também explica com base na temperatura da folha as vantagens em condições de solo mais seco de se ter um arranjo de folhas em várias camadas ao invés de em apenas uma camada.

Geralmente, plantas que vivem sob elevados níveis de radiação solar quando comparadas com plantas que vivem sob sombra, mostram características próprias, como menor área foliar, aumento da espessura foliar e menor área foliar específica, maior alocação de biomassa para as raízes, maiores teores de clorofila por área foliar, maiores razões entre clorofilas a e b e maior densidade de estômatos (BOARDMANN, 1977; GIVINISH, 1988).

Modificações na luminosidade a que uma espécie está adaptada, podem gerar variações nas características fisiológicas, bioquímicas, anatômicas e de crescimento da planta, fazendo com que a eficiência do crescimento possa estar relacionada à habilidade de adaptação da planta às condições de intensidade luminosa do ambiente (KOZLOWSKI et al., 1991). Vários são os parâmetros usados para avaliar as respostas de crescimento de plantas em relação à intensidade luminosa. Porém, pouco se sabe sobre as respostas fisiológicas de espécies nativas de Mata Atlântica, em relação à luminosidade

O entendimento dos padrões sucessionais, onde diferentes grupos ecológicos de espécies florestais estão inseridos, é de extrema importância na implantação de plantios de

floresta nativa, principalmente de indivíduos de características da Mata Atlântica (PIÑA-RODRIGUES et al., 1990). Um dos principais critérios de definições de grupos ecológicos está relacionado com a ecofisiologia das espécies, onde as plantas são classificadas de acordo com características estruturais e fisiológicas, onde o principal fator é a intensidade de luz.

As espécies arbóreas de florestas tropicais apresentam exigências ecofisiológicas diferenciadas. Na proposta de classificação ecológica apresentada por BUDOWSKI (1965), as espécies são divididas em pioneiras, secundária inicial, secundária tardia e clímax, baseando-se em características como mecanismos de dispersão de sementes, densidade nos estratos, entre outras, mas principalmente quanto às exigências lumínicas. De acordo com esta classificação, as espécies pioneiras e secundárias inicial são intolerantes à sombra, enquanto as secundárias tardias e clímax são tolerantes, principalmente na fase juvenil.

Em outra classificação, apresentada por WHITMORE (1983), uma divisão das espécies florestais é feita em quatro grupos ecológicos, sendo o fator luz ainda de maior importância. Nesta, o primeiro grupo é formado pelas espécies que se estabelecem e crescem sob dossel fechado. No segundo grupo, as espécies se estabelecem e crescem sob dossel fechado, mas se beneficiam com o aumento na disponibilidade de luz. As espécies do terceiro grupo conseguem se estabelecer sob dossel fechado, mas precisam de luz para amadurecer e se reproduzir. Espécies pertencentes ao quarto grupo necessitam de luz para se estabelecer, crescer e se reproduzir. PIÑA-RODRIGUES et al. (1990) em estudo sobre as estratégias de estabelecimento das espécies, sugeriram uma divisão em pioneiras, oportunistas e clímax. As espécies pioneiras possuem características que possibilitam um rápido estabelecimento e crescimento em condições de elevada disponibilidade de luz. Já as espécies oportunistas e as espécies clímax conseguem se estabelecer, mas, de acordo com suas características, precisam de luz para o crescimento.

Em um ensaio de crescimento, com sete anos de idade, COZZO (1969), observou que uma maior abertura de uma floresta subtropical promoveu a formação de árvores de *Cordia trichotoma* mais robustas, de maior altura e mais exuberantes.

SILVA et al. (1996) avaliaram o comportamento das espécies arbóreas *Ceiba pentandra* (sumaúma), *Virola surinamenses* (virola), *Tabebuia* sp. (ipê), *Carapa guianensis* (andiroba), *Swietenia macrophylla* (mogno), além de *Schyzolobium amazonicum* (paricá) e *Tectona grandis* (teca), em plantios sombreados e a pleno sol, na Região da Amazônia. As diferenças quanto à disponibilidade de luz, caracterizadas pelas condições das duas áreas de plantio, influenciaram as taxas de crescimento das espécies estudadas. Observou-se que o crescimento foi maior para todas as espécies nos locais com taxas de 10% a 20% de

sombreamento, com exceção da sumaúma, que apresentou crescimento médio superior em condições de 40 a 60% de sombra. Em condições de 80% de sombreamento somente a andiroba sobreviveu.

Também na região Amazônica, BRIENZA JÚNIOR et al. (1990) observaram, em áreas de capoeira, diferenças nas taxas de crescimento e de sobrevivência entre espécies florestais crescendo a plena luz e sob sombreamento parcial. Os autores observaram que a espécie *Vochysia maxima* (quaruba), aos 132 meses de idade, apresentou melhor performance em altura tanto a pleno sol como em capoeira, enquanto o pior desenvolvimento foi mostrado pela espécie *Tabebuia serratifolia* (ipê) na mesma idade. A espécie *Switenia macrophylla* (mogno) apresentou melhores taxas de crescimento, bem como sobrevivência, em condições de sombreamento parcial.

Avaliando o comportamento das espécies *Apuleia leiocarpa* (garapa) e *Hymenaea courbaril* (jatobá), a pleno sol e em sombreamento, em uma floresta secundária da Mata Atlântica, LELES et al. (2000) observaram que as condições de luminosidade afetaram a sobrevivência e o crescimento das mudas destas espécies. Um ano após o plantio, em condições de pleno sol, todas as mudas de garapa morreram e apenas 15% das mudas de jatobá sobreviveram. Entretanto, quando plantadas em condições de sombreamento, ambas as espécies apresentaram sobrevivência superior a 80%. Neste método de plantio, aos 36 meses de idade, a garapa apresentou maior altura que o jatobá.

Considerando a importância que a disponibilidade de luz exerce sobre os resultados dos plantios de plantas nativas de Mata Atlântica, bem como no processo de sucessão, uma das grandes limitações da maioria dos trabalhos é a escassez de avaliações desta variável (VIERLING e WESSMAN, 2000; REIS et al. 2000), que possam fornecer informações mais precisas para as tomadas de decisão.

Alterações no microclima decorrentes da alteração na quantidade de radiação solar total diária são bem estudadas em diversas culturas agrônômicas (KUMAR e TIESZEN, 1980; BARRADAS e FANJUL, 1986; COSTA, et al., 1999; PEREIRA, 2002) enquanto para espécies florestais esse tipo de estudo é escasso (PEZZOPANE, et al., 2003). Reduções na luminosidade influenciam a radiação solar global incidente, a radiação fotossinteticamente ativa e a radiação líquida, bem como a temperatura máxima foliar, a temperatura máxima do ar e a temperatura máxima do solo durante o dia. O sombreamento também influencia as temperaturas do ar e da folha durante a noite.

Outro processo de grande importância na planta é a fotossíntese líquida (P_n) que varia com as condições ambientais. Nas espécies C_4 , embora haja uma leve tendência da P_n ,

continuar aumentando mais do que nas espécies C_3 , com o aumento da irradiância, há grandes diferenças entre espécies de sombra e espécies de sol, ou entre folhas de uma mesma espécie crescendo em irradiâncias diferentes. Nas espécies de sombra ou em folhas sombreadas, P_n pode saturar a menos de $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de PAR, a qual é aproximadamente 5% da luz total. Folhas de sol, por outro lado, freqüentemente continuam a responder a valores típicos para toda luz solar. O ponto de compensação de luz também varia a partir de valores tão baixos quanto $0,5 - 2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, nas espécies de sombra, até valores de $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nas folhas de sol (JONES, 1994).

Apesar da grande diferença na P_n saturada por luz, somente pequenas diferenças têm sido observadas na inclinação inicial da curva de resposta da fotossíntese à luz. A recíproca desta inclinação, requerimento de quantum (quanta por CO_2 fixado) é uma medida da eficiência da fotossíntese e é, relativamente, constante com um valor em torno de 19 para plantas C_4 , enquanto nas plantas C_3 é fortemente dependente da temperatura e concentração de oxigênio (EHLERINGER e BJÖRKMAN, 1977).

A ocorrência de irradiância elevada pode danificar o sistema fotossintético, particularmente de folhas adaptadas à sombra, ou de folhas em que o metabolismo fotossintético tenha sido inibido por outros estresses, tais como temperaturas extremas, ou estresse hídrico. Os danos podem ser um resultado de foto-oxidação onde ocorre destruição da clorofila. Quando não ocorre destruição da clorofila, mas o dano é observado, diz-se que ocorreu foto-inibição (JONES, 1994).

A taxa respiratória também pode ser influenciada pela irradiância crescente, sendo tão baixa quanto $4 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$, nas plantas de sombra e $50 - 150 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em folhas de sol. Esta diferença pode contribuir para a vantagem no saldo fotossintético em baixa luminosidade, que é freqüentemente exibido pelas folhas sombreadas (JONES, 1994).

Um detalhamento da eficiência da máquina fotossintética e de como a planta utiliza esses recursos podem ser melhor entendidos analisando também a partição de fotoassimilados. Em muitas culturas, a produção de partes economicamente importantes depende da translocação dos assimilados, das folhas ou outros tecidos fotossintéticos. As raízes, caule, folhas jovens dependem desses assimilados que, em sua maioria são produzidos pelas folhas completamente expandidas (HAY & WALKER, 1989). Em geral, os assimilados distribuem-se entre os diversos drenos em uma rota coordenada, de acordo com as mudanças no requerimento de cada um desses drenos ao longo do ciclo da cultura (HAY & WALKER, 1989).

A partição de assimilados tem papel fundamental na percentagem desviada para a parte comercial, ou melhor, na dimensão do índice de colheita da cultura (HAY & WALKER, 1989). A partição de assimilados é influenciada por diversos fatores ambientais que agem sobre a planta durante sua vida. É um ramo do conhecimento bem estudado em culturas agrícolas e pouco em plantas nativas. Pode ser uma ferramenta de grande utilidade no entendimento dos processos envolvidos no crescimento de plantas nativas.

Estudos mais completos, que conduzam à compreensão da relação planta-ambiente, crescendo em ambientes com percentagens crescentes de exposição lumínica, bem como em ambientes a pleno sol, podem auxiliar no entendimento dos processos das espécies nativas da Mata Atlântica. Estes estudos permitirão ainda aumentar a compreensão dos ambientes florestais, da viabilidade ecológica de suas explorações e gerará informações que poderão dar mais segurança ao patrimônio ecológico da Mata Atlântica.

A estrutura das florestas tropicais permite que pequena quantidade de luz chegue ao nível do solo da floresta (CHAZDON & FETCHER 1984, JANUÁRIO *et al.* 1992). Como conseqüência, o crescimento de muitas plântulas nestas florestas pode ser limitado pela quantidade de luz disponível e muitas desenvolvem estratégias para sobreviverem e se estabelecerem neste ambiente de pouca luz (CLAUSSEN, 1996). Por outro lado, plântulas bem como plantas jovens, crescendo no interior de uma floresta tropical passam por mudanças bruscas na quantidade de luz. Estas estão sujeitas a incidência de luz que varia com as horas do dia, com as estações do ano, com a movimentação de copas, ou devido à queda de outros vegetais ao redor (OSUNKOYA & ASH 1991). As espécies arbóreas variam grandemente na sua capacidade de responder à alteração na disponibilidade de luz (THOMPSON *et al.* 1992).

As respostas apresentadas pelas plantas à variação na disponibilidade de luz costumam envolver alterações nas características das folhas. Características como a fotossíntese, a razão clorofila a/b, a espessura foliar, o teor de nitrogênio, a densidade estomática, a proporção de tecidos fotossintetizantes em relação aos não fotossintetizantes, sendo alteradas podem levar à modificação na distribuição de biomassa (POPMA & BONGERS 1991, OSUNKOYA *et al.* 1994).

O conhecimento sobre os requerimentos de luz para espécies arbóreas tropicais é importante tanto para a recomposição de florestas como para o desenvolvimento de plantações de espécies economicamente importantes.

2.4- Fotossíntese

No processo fotossintético as plantas e outros organismos fotossintetizadores utilizam à luz para sintetizar compostos carbonados, sobretudo açúcares, a partir de dióxido de carbono e água liberando oxigênio (Taiz & Zeiger 2004). A energia livre presente nesses compostos é transferida durante o processo de respiração, para compostos de alta energia, que podem ser utilizados na síntese de novos compostos e no processo de manutenção. O saldo de CO₂ fixado pela planta, ou fotossíntese líquida (P_n), é a diferença entre a taxa de fixação bruta (P_g) e a taxa de perda de CO₂ durante o processo respiratório (R) (Jones 1994).

As plantas somente conseguem realizar o processo fotossintético por possuírem clorofila e outros pigmentos. As clorofilas são pigmentos naturais mais abundantes presentes nas plantas. A Clorofila *a* é o pigmento utilizado para realizar a fotoquímica (o primeiro estágio do processo fotossintético), enquanto que os demais pigmentos auxiliam na absorção de luz e na transferência da energia radiante para os centros de reação, sendo assim chamados de pigmentos acessórios. Os principais pigmentos acessórios também incluem outros tipos de clorofilas: Clorofila *b*, presente em vegetais superiores, algas verdes e algumas bactérias; Clorofila *c*, em feófitas e diatomáceas; e clorofila *d*, em algas vermelhas (Taiz & Zeiger, 2004).

As clorofilas localizam-se nos cloroplastos, sendo esta organela o continente da fotossíntese, isto é, onde ocorrem as duas reações mais importantes: a fotoquímica, nas membranas dos tilacóides e a bioquímica, no estroma do cloroplasto. Tais organelas, além das clorofilas, contêm outros pigmentos chamados acessórios, como os carotenóides (carotenos e xantofilas) (Streit et al., 2005).

Estes pigmentos fotossintéticos absorvem a energia, proveniente da luz solar, e a transfere para sítios bem definidos, localizados sobre as membranas tilacóides, os assim chamados centros de reação. Há dois centros de reação, um deles absorvendo em 680nm e outro em 700nm, os quais interagem entre si através de transportadores de elétrons. É a partir da molécula de clorofila, a qual absorve em 680nm no espectro visível, que os elétrons oriundos da água são transferidos para a cadeia transportadora de elétrons da fotossíntese (Taiz & Zeiger, 2004).

Devido aos centros de reações absorverem energia em comprimentos de onda específicos, as clorofilas e os outros pigmentos acessórios somente conseguem utilizar a radiação com comprimento de onda entre 400 a 700 nm (Begon, 2006). Assim a qualidade de luz é um fator determinante para a função que estes desempenham. Este intervalo de radiação é chamado de região do espectro fotossinteticamente ativa (*PAR-photosynthetically active*

region) (Ricklefs, 1996). Apenas 56% da radiação que chega à superfície terrestre é PAR o que a torna um recurso limitante para o processo fotossintético e conseqüentemente para a produtividade das plantas (Begon, 2006).

Além da qualidade a quantidade de radiação também é um fator determinante para a fotossíntese. Em situações onde não temos radiação a respiração cria um déficit de energia na planta. Com o aumento da radiação observa-se um aumento da taxa fotossintética com um aumento da P_n , até chegar ao chamado, ponto de compensação onde a taxa respiratória se equilibra com a taxa fotossintética, ou seja, o processo fotossintético fixa exatamente a mesma quantidade de CO_2 liberado pela respiração, e nenhuma troca de CO_2 entre a planta e a atmosfera é verificada (Ricklefs, 1996; Larcher, 2006). Com o aumento continuado da radiação constata-se que absorção de CO_2 e o rendimento fotossintético aumenta proporcionalmente a esta (Larcher, 2006). Contudo, sob radiação intensa a planta não mais responde, em termos fotossintéticos, chegando ao chamado ponto de saturação (Ricklefs, 1996). Neste, a planta não é mais limitada pela luz e sim por outros fatores como a atividade da ribulose-1,5-bifosfato (enzima responsável pela assimilação de gás carbônico) e/ou pela disponibilidade de CO_2 (Taiz & Zeiger, 2004). Os pontos de compensação e saturação estão condicionados à disponibilidade de radiação no ambiente e varia conforme o tipo de planta (Larcher, 2006) e adaptações que estas apresentam.

Com o aumento da irradiância as espécies C_4 tendem a continuar aumentando mais a P_n que plantas C_3 . Além disso, as plantas C_4 apresentam seus espaços intercelulares do mesofilo saturado a $100 \mu\text{L}^{-1}$ (microlitro por litro) de CO_2 , enquanto as plantas C_3 , a saturação é alcançada com $250 \mu\text{L}^{-1}$ (microlitro por litro). Esse comportamento se deve à elevada eficiência da carboxilação da PEP-carboxilase, combinada com a inibição da fotorespiração promovida pelo mecanismo C_4 da concentração de CO_2 junto ao sítio ativo da rubisco (Kerbaui 2004).

Espécies e folhas que crescem em diferentes irradiâncias também apresentam grandes variações no comportamento de resposta à luz. Nas espécies de sombra em folhas sombreadas, a P_n pode saturar a menos de $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de PAR, a qual é aproximadamente 5% da luz total. Folhas de sol, por outro lado, frequentemente continuam a responder a valores típicos para toda a luz solar (Jones 1994). Contudo, folhas de espécies de sol crescendo em ambientes sombreados tende a apresentar comportamento semelhante a espécies de sombra (Boardman, 1977).

Estudos realizados por Lemos-Filho (2000) com *Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium* (espécies frutíferas do cerrado) mostrou que estas

se saturam a $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de PAR. Dias & Marengo, (2007) observaram que o mogno (*Swietenia macrophylla*) apresenta ponto de saturação a $1700 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Por outro lado, *Quina pteridophylla*, crescendo abaixo do dossel de floresta tropical no sul da Amazônia, apresenta ponto de saturação de $5,9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a $10,9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, entre as estações seca e chuvosa (Miranda et al. 2004).

Além de atuar no fornecimento do poder redutor para a produção fotossintética a luz desempenha um importante papel na ativação de enzimas que estão envolvidas no processo fotossintético (Taiz & Zieger, 1998). A rubisco é uma das enzimas ativadas pela radiação solar. A ativação da rubisco depende do pH básico do lúmen, que é alterado em função da fase fotoquímica e também da concentração de Mg e CO_2 , que são aumentadas em condições de luminosidade, ativando carbamilação da rubisco, que libera íons H^+ , conforme o pH aumenta, e recebe íons de Mg e COOH , tornando a enzima rubisco ativa. Outras enzimas também são ativadas pela luz, envolvendo outra via chamada de sistema ferredoxina-tiorredoxina. Nessa via a enzima ferredoxina transporta poder redutor do fotossistema I para a tiorredoxina. A tiorredoxina possui grupos dissulfídicos, que quando reduzida é capaz de passar o poder redutor para a enzima alvo e reduzi-la, tornando-a ativa (Taiz & Zieger, 1998).

2.4.1-Fotooxidação e fotoinibição

O excesso de luz pode inibir ou até mesmo comprometer o processo fotossintético. A inibição da fotossíntese pode ocorrer através de dois processos: a fotoinibição e a fotooxidação. A fotoinibição envolve danos aos centros de reação, especialmente FSII (fotossistema II), quando eles são superexcitados. No Fotossistema II, ocorre perda da proteína (D1) envolvida na transferência de elétrons entre P680 (Centro de reação do FSII) e PQ (Plastoquinona). Esta proteína pode ser recuperada posteriormente (processo reversível). Por outro lado a foto-oxidação é um processo irreversível e envolve diretamente os pigmentos receptores de luz, os quais, ao absorverem muita luz, ficam muito tempo excitados e interagem com o oxigênio produzindo radicais livres, como superóxido (O_2), que pode destruir os pigmentos. A fotoinibição e a foto-oxidação são fenômenos separados. Contudo, estudos mostram que a foto-oxidação é precedida pela fotoinibição (Powles 1984).

A fotoinibição leva a uma redução lenta da fotossíntese e conseqüentemente a uma diminuição do rendimento quântico acompanhado por alterações nas atividades do fotossistema II; essa pode ser detectada por modificações na emissão de fluorescência (Long et al. 1994; Krause & Weis 1991). Esta, embora exista controvérsias, é resultado da desativação da clorofila *a* excitada pela luz e pela transferência de energia do fotossistema II

para o fotossistema I (Krause & Weis, 1991). Alguns autores apoiam que a atividade do fotossistema II é comprometida quando há fotoinibição, pois os centros de reação funcionam como armadilha de energia, porém são incapazes de realizar as reações fotoquímicas normalmente e convertem a energia de excitação em calor (Krause & Weis, 1991). Estudos realizados com mogno (*Swietenia macrophylla*) e acariquara (*Minquartia guianensis*) mostraram que a fluorescência máxima destas diminuíram quando eram expostas à alta irradiância ($1700 \mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Dias & Marengo, 2007). Esta redução pode estar ligada à interrupção do fluxo de elétrons que acarreta uma redução da atividade de enzimas ligadas à fixação de carbono (Powles 1984).

Todos os organismos fotossintéticos são susceptíveis à fotoinibição e conseqüentemente à foto-oxidação (Powles 1984). Essa susceptibilidade irá depender da espécie, do ambiente de luz de crescimento e da adaptação que essas apresentam. Dias & Marengo (2007) comprovaram que espécies tolerantes à sombra, como *Minquartia guianensis* são mais susceptíveis à fotoinibição.

Alguns fatores e adaptações podem contribuir para proteger a planta contra a fotoinibição e a foto-oxidação. Naquela pode se incluir mecanismos que diminuem a absorção de luz – movimento de folhas, pilosidade, reflectância – a fotorrespiração, a redução do oxigênio no fotossistema I, que leva à formação de água e à dissipação de energia por mecanismos não-fotoquímicos – perda de calor ou dissipação não radiativa (Wu et al. 1991). Nesta, defesas bioquímicas, como a enzima superóxido dismutase (SOD) que destrói os radicais livres e possuem um ótimo em condições de baixa luz (Taiz & Zieger, 2004; Krause & Weis, 1991).

2.5- Sucessão Ecológica

A maioria das características das plantas é determinada geneticamente, embora dentro de limites, possa ocorrer variações que representam ajustes ao meio onde a planta cresce e se desenvolve. A estrutura da folha, por exemplo, pode ser grandemente influenciada pelo nível de luz durante o crescimento, existindo diferenças anatômicas, bioquímicas e ultra estruturais entre as folhas crescidas sob sol pleno e as folhas crescidas sob intenso sombreamento (Kerbaudy 2004; Santiago et al. 2001). Essas diferenças estão associadas a uma função compensatória de folhas adaptadas à sombra, à diminuição proporcional da fotossíntese e à diminuição da intensidade luminosa, visto que tais folhas aproveitam melhor a luminosidade, em comparação com aquelas não adaptadas a esse fator (Larcher 2006).

Diferenças morfométricas também são observadas entre as plantas que crescem sob intensa radiação solar e aquelas sob sombreamento. Vários estudos com inúmeras espécies arbóreas submetidas a diferentes níveis de irradiância sob condições de viveiro confirmam que há um aumento na superfície foliar com o aumento do sombreamento (Campos & Uchida, 2002; Junior et al. 2005, Dousseau et al. 2007; Silva et al. 2007; Scalon et al. 2001). Além disso, as plantas crescidas a pleno sol tendem a apresentar maior espessamento da folha, sendo esse uma forma de proteção do aparato fotossintético (Scalon et al. 2001). Experimentos realizados com *Cedrelinga catanaeformis* e *Hidrocotyle bonaniensis* Lam. mostraram um alto peso específico da folha quando estas foram submetidas a grandes intensidades luminosas (Farias & Costa 1997). O número de folhas é diminuído com o aumento do sombreamento, o que pode ser atribuído à condição de extremo sombreamento, reduzindo as atividades metabólicas da planta (Silva et al. 2007). Além disso, o diâmetro do caule apresenta respostas diferenciadas aos níveis de sombreamento sendo essa capacidade de resposta, provavelmente, relacionada com a plasticidade da espécie. Estudos realizados por Scalon et al. (2003) mostraram que *Bombacopsis glabra* aumenta seu diâmetro em condições de baixo sombreamento o que proporciona as plantas crescidas a pleno sol a apresentarem maior altura. Fato atribuído ao maior particionamento de fotoassimilados para a parte aérea (Scalon et al. 2001). Por outro lado, Campos & Uchida (2002) observaram que *Jacaranda copaia* apresentou diferenças em altura entre os sombreamentos testados, embora não encontrando relações entre o diâmetro do caule e o sombreamento.

Além das modificações que ocorrem nos tecidos fotossintetizantes do mesófilo foliar, diversos trabalhos mostram diferenças nos níveis de intensidade luminosa influenciando mudanças significativas na densidade estomática, número e tamanho das células epidérmicas, número de tricomas, tamanho dos espaços intercelulares e esclerificação de tecidos (Santiago et al 2001; Pinto et al. 2007). Folhas crescidas a pleno sol tendem a apresentar um índice estomático maior que folhas crescidas sob sombreamento, devido ao efeito da luz na diferenciação das células estomáticas (Santiago et al. 2001; Taiz & Zieger 2004). Os níveis de clorofilas foliares também são controlados pela luz. Portanto, folhas de sombra possuem, geralmente, maior concentração de clorofilas em relação às crescidas sob pleno sol. Este aumento dos níveis de clorofilas é resultado do aumento das clorofilas *a* e *b*. O maior acúmulo de clorofila nos níveis de maior sombreamento pode ser devido a compensação da espécie à menor quantidade de radiação disponível (Dousseau et al. 2007).

As taxas fotossintéticas variam entre as plantas crescidas a pleno sol e as plantas sombreadas. Plantas adaptadas ao sol apresentam elevadas taxas fotossintéticas e elevadas

taxas de crescimento sob intensa luminosidade. Por outro lado apresentam fotossíntese ineficiente e dificuldades de sobreviver quando crescem em baixas intensidades luminosas (Kerbauy 2004). Estudos realizados em uma floresta tropical no sul da Amazônia com *Quina pteridophylla*, planta que cresce em clareiras, mostraram uma elevada taxa fotossintética quando comparada a plantas de sombra (Miranda et al. 2004).

Essas diferenças morfométricas e fisiológicas resultam em diferentes definições quanto a ecologia das plantas. Os padrões são definidos a partir da ecofisiologia das espécies, onde as plantas são classificadas de acordo com características estruturais e fisiológicas sendo o principal fator a intensidade de luz. Uma das propostas referentes a esses padrões de comportamento é a classificação ecológica apresentada por Budowski (1965), onde as espécies são divididas em pioneiras, secundária inicial, secundária tardia e clímax, baseando-se em características como mecanismos de dispersão de sementes, densidade nos estratos, entre outras, mas principalmente quanto às exigências lumínicas. De acordo com esta classificação, as espécies pioneiras e secundárias inicial são intolerantes à sombra, enquanto as secundárias tardias e clímax são tolerantes, principalmente na fase juvenil.

Em outra classificação, apresentada por Whitmore (1983), uma divisão das espécies florestais é feita em quatro grupos ecológicos, sendo o fator luz ainda de maior importância. Nesta, o primeiro grupo é formado pelas espécies que se estabelecem e crescem sob dossel fechado. No segundo grupo, as espécies se estabelecem e crescem sob dossel fechado, mas se beneficiam com o aumento na disponibilidade de luz. As espécies do terceiro grupo conseguem se estabelecer sob dossel fechado, mas precisam de luz para amadurecer e se reproduzir. Espécies pertencentes ao quarto grupo necessitam de luz para se estabelecer, crescer e se reproduzir. Piña-Rodrigues et al. (1990) em estudo sobre as estratégias de estabelecimento das espécies, sugeriram uma divisão em pioneiras, oportunistas e clímax. As espécies pioneiras possuem características que possibilitam um rápido estabelecimento e crescimento em condições de elevada disponibilidade de luz. Já as espécies oportunistas e as espécies clímax conseguem se estabelecer, mas, de acordo com suas características, precisam de luz para o crescimento.

2.6- Fotoassimilados

A alocação trata-se da distribuição do carbono fixado em várias rotas metabólicas (Taiz & Zeiger, 2004). Desta forma a distribuição de matéria seca se torna um parâmetro que permite discutir tal processo facilitando a compreensão da resposta das plantas em termos de

produtividade (Benincasa, 2003). Por outro lado o processo de partição irá determinar os padrões de crescimento que deve ser equilibrado entre a parte aérea (produtividade fotossintética) e a raiz (absorção de água e minerais).

Cerca de 90% da massa seca vegetal são constituídos por compostos oriundos da fotossíntese (Zelitch, 1982). A biomassa vegetal pode ser limitada tanto pela produção como pelo uso dos fotoassimilados por parte dos meristemas foliares (Lemaire & Agnusdei, 1999). A taxa fotossintética da folha determina a quantidade total de carbono fixada disponível ao metabolismo vegetal, sendo que seu aumento acarreta em um aumento das taxas de partição a partir da folha (Taiz & Zeiger, 2004).

O carbono fixado pelas folhas pode ser alocado via três rotas metabólicas: (i) para utilização no metabolismo celular, fornecendo energia e esqueletos de carbono para a síntese de outros compostos, (ii) para a síntese de compostos de transporte, exportados para os diversos drenos da planta e (iii) para síntese de compostos armazenados, para utilização durante a noite (Taiz & Zeiger, 2004). O destino de carbono, nos tecidos fotossintéticos irá depender do estágio de desenvolvimento foliar. Folhas imaturas retêm grande parte dos fotoassimilados para a síntese de seus constituintes celulares. Em folhas maduras ao contrario, grande parte dos fotoassimilados é exportada através do floema para outras regiões da planta (dreno) (Kerbaui 2004). Desta forma, a produtividade vegetal não será determinada apenas pela capacidade de assimilação de carbono, mas por uma série de outros fatores, como a eficiência na partição de fotoassimilados, e cujo resultado final será o acúmulo de biomassa (Marengo & Lopes 2005).

A partição de fotoassimilados irá depender da força do dreno, que é produto de seu tamanho (peso total do tecido do dreno), da sua atividade (taxa de absorção de assimilados por unidade de peso do tecido), da distancia fonte-dreno e das conexões vasculares entre fonte-dreno (Taiz & Zeiger, 2004). Estudo realizado com capim-Mombaça (*Panicum maximum*) permitiu verificar que o tamanho de seus órgãos é um fator determinante da força do dreno, principalmente em plantas ainda muito jovens, nas quais seus órgãos estão em pleno crescimento e grande atividade metabólica (Teixeira et al, 2005). Além disso, a força do dreno irá influenciar na quantidade de assimilados exportados pela fonte. Condições de baixa irradiância irão comprometer a eficiência fotossintética de folhas sombreadas favorecendo a exportação de fotoassimilados das folhas expostas (Teixeira et al, 2005).

2.7-Análise de Crescimento

A análise de crescimento é um método que permite avaliar o crescimento da planta como um todo e a contribuição dos diferentes órgãos para o crescimento total. Assim é também útil para verificar adaptações fisiológicas, quanto à partição de carboidratos para folhas e outros órgão como caule e raiz. É um método bastante preciso e acessível para descrever as respostas das plantas a variações do meio ambiente, pois as variáveis necessárias para seu procedimento são relativamente fáceis de serem obtidas e exigem instrumentos baratos e de fácil manuseio (Benincasa 2003).

A análise de crescimento vegetal se baseia fundamentalmente no fato de que cerca de 90%, em média, da matéria seca acumulada pelas plantas, ao longo de seu crescimento, resulta da atividade fotossintética. Assim a intensidade e a qualidade da luz são variáveis ambientais de significância considerável para o crescimento vegetal, não apenas pela sua conversão em energia química no processo fotossintético, mas também porque exerce efeitos morfogênicos, em função do material resultante da fotossíntese líquida, que altera o desenvolvimento vegetal (Whatley & Whatley 1982). Desta forma vários autores já estudaram os efeitos da luz no crescimento de espécies florestais e agrícolas (Nakazono et al. 2001; Almeida et al. 2004; Duz et al. 2004; Carvalho et al. 2006).

As variáveis morfológicas mais usadas, para a análise do crescimento de mudas submetidas a diferentes níveis de luminosidade, são a altura, o diâmetro de caule, a produção de matéria seca, a área foliar e as relações entre a biomassa das partes aérea e radicular (Farias & Costa, 1997; Farias et al., 1997). Essas variáveis permitem, ainda, inferir alguns parâmetros fisiológicos como a taxa de crescimento absoluto, taxa de crescimento relativo, razão de área foliar dentre outros, os quais são de fundamental importância para entender o crescimento e o desenvolvimento vegetal, pois eles sofrem profundas mudanças ao longo do tempo de desenvolvimento com as alterações ambientais (Yusuf et al. 1999).

2.7.1-Assimilação de carbono e tolerância ao sol e a sombra

Estudos evidenciam a adaptação fisiológica das espécies em relação à radiação fotossinteticamente ativa disponível, por meio de avaliações de crescimento inicial em relação a diferentes condições de disponibilidade de radiação luminosa (ALMEIDA et al., 2005b). O grau de plasticidade em relação à variação luminosidade de cada espécie, tem um importante papel na sobrevivência de plantas em ambientes heterogêneos e variáveis, como o das florestas tropicais, e pode explicar diferenças na distribuição ecológica e geográfica das

espécies (PETIT et al., 1996; DUZ et al., 2004). A assimilação líquida de carbono em folhas responde de forma preditiva às variações na densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos, ou seja, à densidade de fótons entre 400 e 700 nm (NOBEL, 1991). O crescimento e a adaptação de espécies arbóreas nativas a diferentes condições de ambiente relacionam-se a sua eficiência fotossintética que, está associada, entre outros fatores, aos teores de clorofila foliar (ALMEIDA et al. 2004). A disponibilidade de luz altera o crescimento vegetativo ao exercer efeitos diretos sobre a fotossíntese, abertura estomática e síntese de clorofila (FELFILI et al, 1999) Illenseer e Paulilo (2002) estudando o crescimento e a eficiência na utilização de nutrientes para a espécie *Euterpe edulis* Mart, verificou que o nível de irradiância afetou o crescimento das plantas, sendo que plantas sob menor irradiância apresentaram menor crescimento e mesmo aumentando o suprimento de nutrientes, as plantas ainda apresentaram maior biomassa sob maior irradiância. A eficiência das plantas em aproveitar energia solar para o seu crescimento e produção varia muito segundo as características genéticas da espécie, sua adaptabilidade às condições do ambiente, e é naturalmente muito afetada pelas práticas de manejo utilizadas em seu cultivo. Estes fatores regulam o crescimento da superfície fotossintetizante da planta, ou sua área foliar total, e esse é, em realidade, o parâmetro que mais se relaciona com a capacidade de aproveitamento de energia solar dos cultivos (ALVIM, 1980). Características morfológicas, anatômicas e fisiológicas diferenciam a capacidade de adaptação das diferentes espécies vegetais à condições de sombra ou pleno sol. Folhas de sombra são em geral menos espessas, apresentam menor massa foliar por unidade de área, menor relação entre clorofilas a/b, menor relação entre parênquimas paliçádico e lacunoso, entre outras (BAZZAZ e PICKETT, 1980; GIVINISH, 1988; LARCHER, 1995; LÜTTIGE, 1995). Tais características podem variar dentro de uma mesma espécie, ou entre espécies e grupos ecológicos, e estão diretamente relacionadas com a capacidade de sobrevivência e de crescimento em ambientes de clareiras ou de matas fechadas (KITAJIMA, 1994; BARKER et al., 1997). A luz é, talvez, o fator mais importante no controle do desenvolvimento de plântulas de espécies arbóreas em florestas tropicais úmidas, e cada espécie tem sua exigência própria (POGGIANI et al., 1992; LEE et al., 1997; PORTELA et al., 2001; FANTI e PEREZ, 2003; DUZ et al., 2004). O conhecimento da potencialidade de uso, da fisiologia, manejo e produção pode contribuir tanto para a manutenção das florestas quanto para sua recomposição, aproximando-se ao máximo da vegetação original (ALMEIDA et al., 2005a). A escolha de espécies para recuperação, recomposição e enriquecimento de ambientes degradados ou alterados pode ser baseada no

potencial de aclimação das espécies a diferentes condições de disponibilidade de radiação luminosa (FANTI e PEREZ, 2003; ALMEIDA et al., 2005b). Estudos relacionados a recuperação de áreas degradadas utilizam diferentes metodologias silviculturais, bem como, diferentes espécies florestais, as quais são selecionadas segundo características ambientais em que vivem (SCALON et al., 2006). Condições de disponibilidade de radiação luminosa para plântulas, ao nível do solo em florestas, são absolutamente variáveis, já em clareiras abertas pela retirada ou simplesmente pela queda de árvores, a quantidade de luz pode ser bem próxima da incidente no dossel (LEE et al., 1997; DUZ et al., 2004). O desenvolvimento das plantas pode exteriorizar a capacidade de adaptação das espécies às condições de radiação luminosa do ambiente em que estão se desenvolvendo (ALMEIDA et al., 2005b). A adaptação de plantas a diferentes condições de disponibilidade de radiação luminosa ocorre no sentido de maximizar o ganho total de carbono (OSUNKOYA et al. 1994; DUZ et al., 2004) e é variável de espécie para espécie podendo depender do gradiente de luz que as espécies recebem (POORTER, 1999; DUZ et al., 2004) ou, ainda, do seu estágio sucessional. A resposta da planta em relação à disponibilidade de radiação luminosa pode ser avaliada por meio da análise de características como altura, biomassa seca, razão raiz parte aérea e diâmetro do coleto (FELFILI et al., 1999).

O plantio de espécies arbóreas 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. O estudo do crescimento e do desenvolvimento de uma determinada espécie, em diferentes condições ambientais, aponta as melhores condições para se cultivar determinada espécie (ALMEIDA et al., 2004). Parte das espécies vegetais tem a capacidade de se desenvolver em diferentes condições de radiação luminosa, por possuírem mecanismos fotossintéticos melhor adaptados a respectivas condições. Como por exemplo, no sub-bosque das florestas enquanto outras só conseguem desenvolver-se em locais com alta intensidade de radiação luminosa como acontece em grandes clareiras. As espécies que toleram a sombra são classificadas como tolerantes e as intolerantes ou heliófilas se desenvolvem melhor em plenas condições de radiação luminosa (POGGIANI et al., 1992; PORTELA et al., 2001; FANTI e PEREZ, 2003). Existem várias terminologias para classificação de espécies em suas respectivas classes sucessionais. Baseando-se na resposta de crescimento das espécies vegetais à luz o sistema de Swaine e Whitmore (1988) considera duas categorias: as pioneiras (desenvolvimento em ambiente exigente em luz) e as clímax (desenvolvimento em ambiente sombreado). As espécies clímax podem ser, ainda, mais ou menos exigentes em luz (ALMEIDA et al., 2005b;

DUZ et al., 2004). Tabarelli e Mantovani (1999) amostraram em trecho da floresta Atlântica montana no sudeste do Brasil, todos os indivíduos maiores que um metro de altura em 30 clareiras. Os autores verificaram que entre as 220 espécies arbóreo-arbustivas amostradas, 24% foram pioneiras, sendo 88,7% de ciclo de vida curto e 11,3% de ciclo de vida longo. Além disso, demonstraram que 20 a 73% das variações de ocupação das clareiras por pioneiras relacionam-se com a idade, a área das clareiras, a altura do dossel adjacente e a cobertura de bambu.

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo Geral

Este trabalho teve como objetivo o estudo das respostas de plantas de três espécies florestais nativas, a saber, Jacarandá da Bahia (*Dalbergia nigra*), Sibipiruna (*Caesalpinia peltophoroides* Bentham) e Vinhático (*Plathymenia reticulata*) a diferentes níveis de sombreamento, partindo de parâmetros de crescimento e testar a resposta ecológica às condições de crescimento

3.2 Objetivos Específicos

Estudar os efeitos da luminosidade no crescimento das mudas;

Estabelecer uma ordem crescente de tolerância à sombra para as espécies em estudo.

4. MATERIAL E METODOS

4.1 Caracterização do local

O experimento foi instalado no dia de 21 de março de 2009 em casas de vegetação sombreadas, na área experimental “Terraço”, da Empresa Brasileira de Pesquisas Agropecuária – Embrapa Agrobiologia -, no município de Seropédica (22°45’18,33” S; 43°39’58,37” O; e 28 metros de altitude), Estado do Rio de Janeiro (Figura 1).

A temperatura média anual da região é de 22,7°C e a precipitação anual, de 1.291,7 mm, o clima é subúmido com pouco ou nenhum déficit hídrico e mesotérmico com calor bem distribuído o ano todo (FIDERJ, 1978).



Fig.1- Visualização da área experimental na EMBRAPA AGROBIOLOGIA - RJ
Google Earth, 2010

As casas de vegetação foram construídas em madeira, com pé direito de 2,5m e cobertas com telas sombrite, dispostas conforme mostrado na Figura 2. Foram utilizados seis níveis de sombreamento, ou seja, a pleno sol; 20; 40; 60; 80 e 90%. Cada nível de sombreamento foi conseguido com o uso de telas sombrite apropriadas, que apresentaram variação em relação aos valores comercialmente oferecidos, ou seja, os níveis médios reais de sombreamento, medidos com uma barra Ceptômetro – AccuPAR – Modelo LP PAR 80, foram 22, 50, 70, 84 e 91%, respectivamente. Dispostas como na figura 2.

Os dados meteorológicos de temperatura do ar, radiação fotossinteticamente ativa (PAR), e umidade relativa do ar foram obtidos com estações meteorológicas automáticas (modelo WatchDog 2550, marca Spectrum Weather), instaladas em cada ambiente (Figura 3).

A escolha das espécies para o estudo, baseou-se na sua importância econômica e ecológico – silvicultural além da ausência de estudos” (CARVALHO, 1994), e na hipótese de

que estas apresentariam características diversas entre si quanto ao grau de tolerância à sombra. As condições de germinação e estabelecimento das plântulas foram uniformes para todas as espécies, variando apenas a luminosidade

O delineamento estatístico utilizado foi o de blocos ao acaso, sendo que cada nível de sombra constituiu-se em um ensaio individual, considerado um tratamento. Foram 6 tratamentos em 3 espécies com 6 repetições (plantas) por espécie. Cada medida foi repetida 6 vezes, sendo considerada a média dessas seis medidas, assim, cada dado considerado é a média de seis medições do mesmo parâmetro em cada planta, que depois foram analisados conjuntamente.

4.2 Espécies e Avaliação

A semeadura foi feita em sementeiras com substrato de areia lavada, com dimensões de 1.00m x 2.00m, localizadas dentro de cada ambiente sombreado e naquele à pleno sol. Foram semeadas 500 sementes por tratamento por espécie, totalizando 9000 sementes as quais foram cobertas por uma fina camada de areia lavada.

Ao atingirem 10 cm de altura, as plântulas foram transplantadas para sacos plásticos com 25 cm de altura por 20 cm de diâmetro, contendo substrato composto por argila, areia lavada e esterco bovino curtido, em proporções iguais.

Foram utilizados dados de uma única amostragem, realizada ao 305^o dia após a semeadura usando 36 mudas por espécie, divididas em 6 mudas por tratamento por espécie em um total de 108 mudas, escolhidas ao acaso. A opção por utilizar dados de uma única amostragem residiu na disponibilidade de dados, e no fato de que as mudas nesse momento são o reflexo de todo o tempo em que estão no experimento, independente das condições de condução e de todos os eventos, ou seja, expressam a sua fase inicial de crescimento sob os diversos tratamentos e condições.

As plantas analisadas nesse experimento foram coletadas no dia 20 de janeiro de 2010, 305 dias após a semeadura. Foram coletadas seis plantas por tratamento em cada espécie, ou seja, 36 plantas por espécie. Assim o delineamento foi seis tratamentos com seis repetições.

Foram utilizadas três espécies: Jacarandá da Bahia (*Dalbergia nigra*), Sibipiruna (*Caesalpinia peltophoroides* Benth) e Vinhático (*Plathymenia reticulata*). Das quais foram medidos os seguintes parâmetros de crescimento: altura das plantas, diâmetro do caule, área de projeção da copa, área foliar, área foliar de folíolo média, volume de raiz e massa de matéria seca total.

4.2.1-Parametros Analisados

4.2.1.1-Altura das Plantas

A altura das plantas, em centímetros, foi obtida com o auxílio de uma fita métrica colocada paralelamente às plantas, medindo-se a altura desde o solo até a gema apical.

4.2.1.2-Diâmetro do Caule

O diâmetro do caule, em milímetros, foi determinado com a ajuda de um paquímetro digital (marca MITUTOYO: ABSOLUTE DIGIMATIC), medindo-se o diâmetro das plantas no colo. O diâmetro foi obtido somando duas leituras cruzadas e dividindo por dois.

4.2.1.3-Área de projeção da Copa

A área de projeção da copa, em centímetros quadrados, foi obtida com o auxílio de uma fita métrica, tomando duas medidas diametraais da copa da planta. A essas duas medidas foi aplicada a fórmula da elipse ($A = \pi.a.b$).

4.2.1.4-Área foliar

A área foliar de cada planta foi obtida por meio do instrumento de medida direta LI-3100C Área Meter, LICOR, Inc.

4.2.1.5-Área Foliar Média de Foliolo

A área foliar de folíolo média de cada planta foi obtida por meio do instrumento de medida direta LI-3100C Área Meter, LICOR, Inc. Mediu-se a área de 50 folíolos juntos, coletados aleatoriamente em cada planta, e dividiu o valor por 50.

4.2.1.6-Volume de Raiz

O volume da raiz foi obtido colocando-se as raízes em proveta graduada, contendo um volume conhecido de água. Pela diferença obteve-se a resposta direta do volume de raízes, segundo metodologia descrita por Basso (1999).

4.2.1.7-Massa Seca Total

Para obtenção da massa de matéria seca total das plantas, após as medidas, as mesmas foram separadas em raiz, caule e folhas e acondicionadas em sacos de papel, após o que foram colocadas para secar em estufas de ventilação forçada a 70°C, até peso constante e então pesadas em balança de precisão.

A análise estatística foi realizada utilizando-se o programa Assistat (SILVA, 2011).

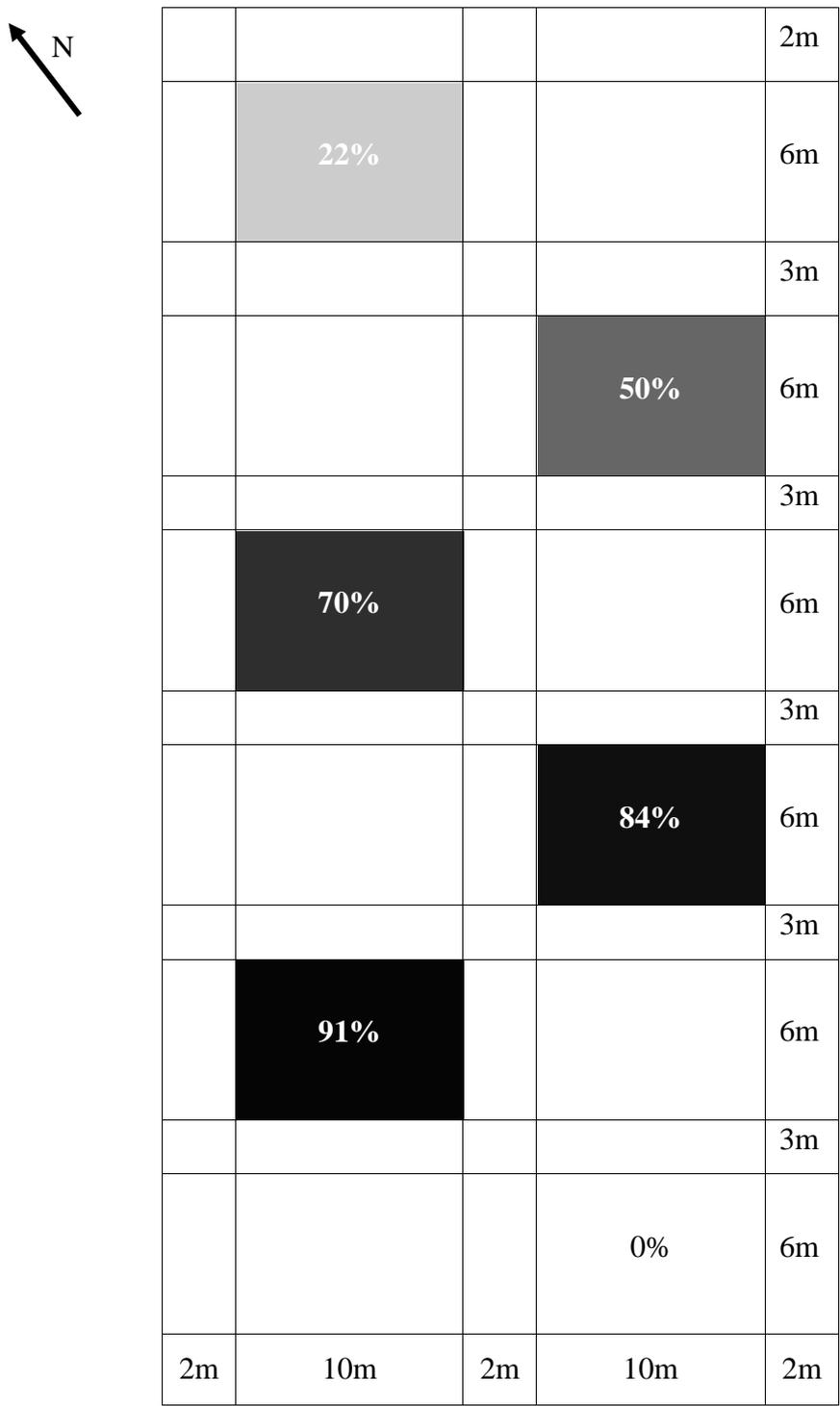


Figura 2 - Croquis mostrando a disposição dos microambientes sombreados com suas respectivas dimensões e percentagens de sombreamento, na área experimental da EMBRAPA AGROBIOLOGIA.

Dados de temperatura do ar, radiação fotossinteticamente ativa (PAR) e umidade relativa do ar foram obtidos por meio de estação meteorológica automática (modelo WatchDog 2550, marca Spectrum Weather), instalada em cada ambiente (Figura 3).



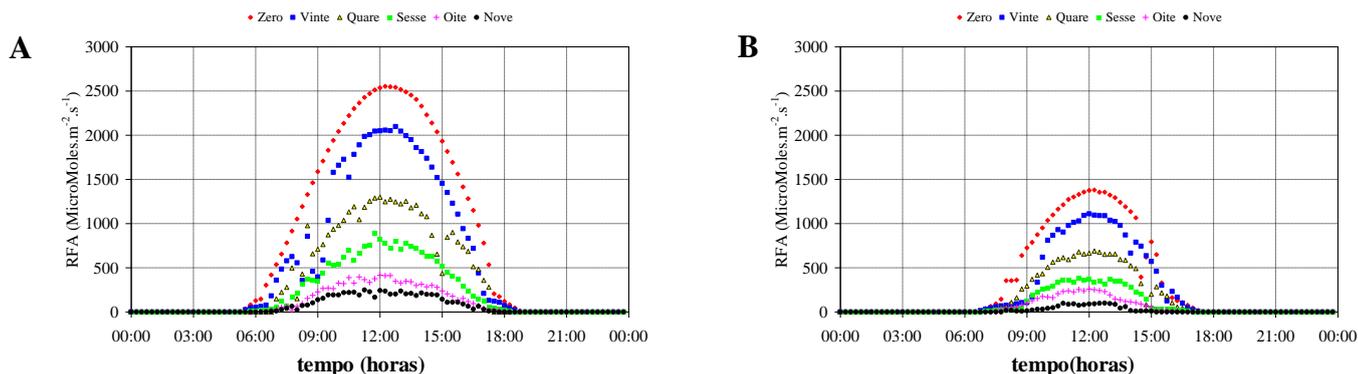
Figura 3 – Foto de casa de vegetação com estação meteorológica e sistema de irrigação por microaspersão – EMBRAPA AGROBIOLOGIA, RJ, 2010

5. RESULTADOS E DISCUSSÕES

5.1 Ambiente

A temperatura média anual da região é de 22,7°C e a precipitação anual, de 1.291,7 mm. O clima é subúmido com pouco ou nenhum déficit hídrico e mesotérmico com calor bem distribuído o ano todo (FIDERJ, 1978)

Os resultados obtidos pela análise das variações diurnas na radiação fotossinteticamente ativa (RFA), Umidade relativa e temperatura do ar, para o experimento, durante os dias considerados, (verão foi representado pelo dia 02 de janeiro de 2010 e o inverno pelo dia 22 de junho de 2009), em tratamentos 0%, 20%, 40%, 60%, 80% e 90% de redução da radiação incidente no interior das casas de vegetação, mostraram (Figura 4) dados de dias de sol, com comportamento típico, apresentando de forma geral e como esperado, no verão, mais radiação, menor umidade relativa e maior temperatura em relação ao inverno (Figura 4). Os ambientes apresentaram disponibilidade de luz decrescente com o aumento do sombreamento (Figura 4A e 4B). A umidade relativa foi crescente com o sombreamento (Figura 4C e 4D). Possivelmente devido ao resfriamento pela maior movimentação do ar a pleno sol, a temperatura do ar, de forma geral, foi menor ao ar livre do que no interior dos ambientes sombreados (Figura 4E e 4F). Este fato pode ser observado nas figuras, onde a RFA apresenta os maiores valores no período do dia entre 9h e 16h, o tratamento a pleno sol mostrou uma maior incidência de radiação luminosa, se destacando dos demais, seguido dos tratamentos 2, 3, 4, 5 e 6 respectivamente. Na fig 4A os valores da RFA foram mais elevados, caracterizando um dia típico de sol de verão, onde se mostra claramente a maior chegada de radiação luminosa, comparando com a 4B. Ficaram evidentes também, as diferenças entre os diversos tratamentos.



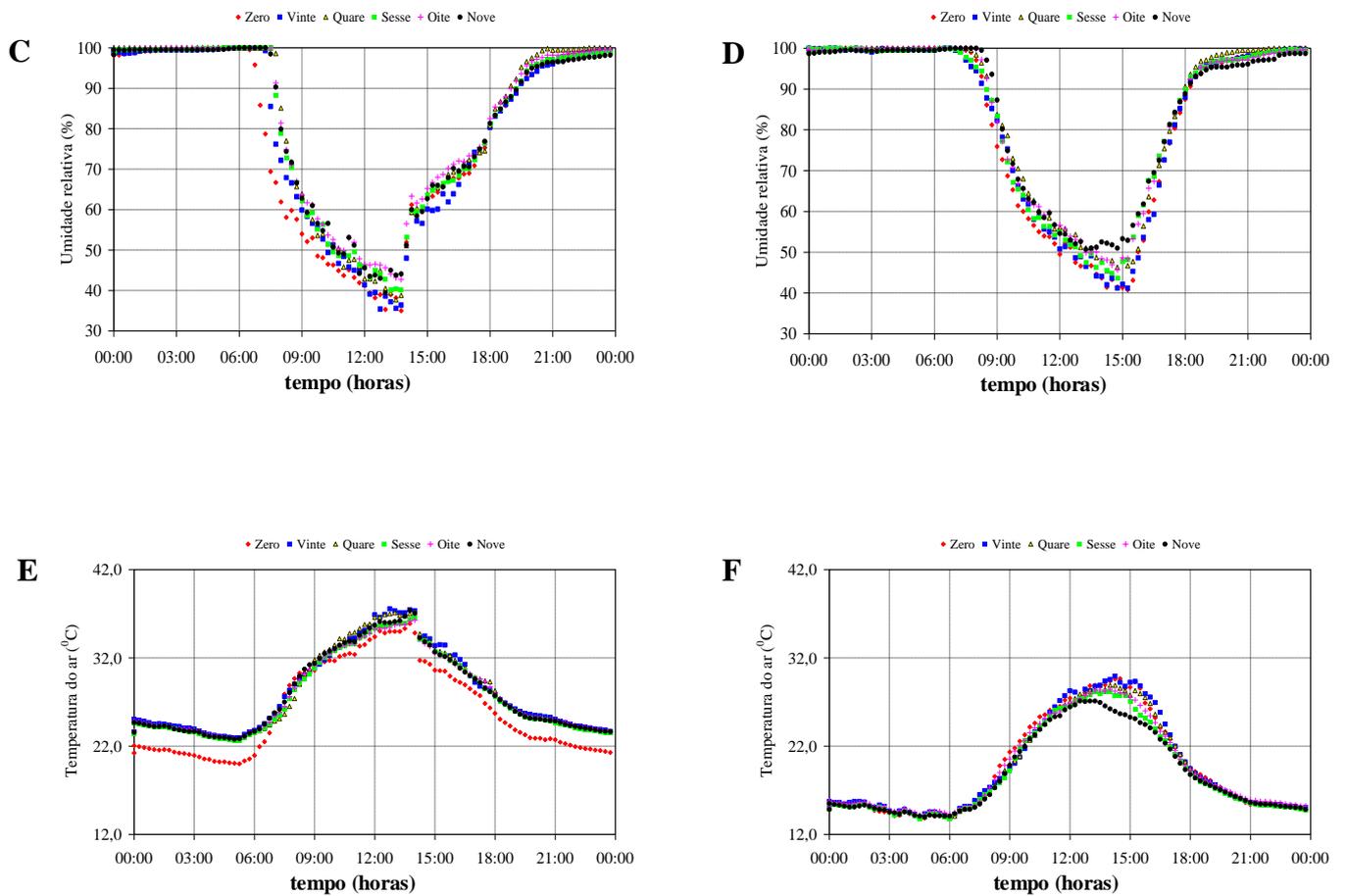


Figura 4 – Evolução dos parâmetros meteorológicos radiação fotossinteticamente ativa no verão (A), radiação fotossinteticamente ativa no inverno (B), umidade relativa no verão (C), umidade relativa no inverno (D), temperatura do ar no verão (E), e temperatura do ar no inverno (E) nos diversos tratamentos de sombreamento na área da EMBRAPA AGROBIOLOGIA. O verão foi representado pelo dia 02 de janeiro de 2010 e o inverno pelo dia 22 de junho de 2009.

5.2- Alatura e Diâmetro

Estatisticamente, a *Dalbergia nigra* (Jacarandá da Bahia) teve a altura das plantas sem diferenças significativas em zero e 20% de sombreamento; em 20, 40 e 90% e em 40, 60, 80 e 90% de sombreamento. Para *Caesalpinia peltophoroides* (Sibipiruna) a altura das plantas em 20, 60 e 90% de sombreamento, em 40, 60 e 80% e em 40, 60 e 90% de sombreamento não diferem significativamente entre si, já a pleno sol (0%) difere de todas, apresentando a menor

altura. Para *Plathymenia reticulata* (Vinhatico) a altura das plantas não diferiu significativamente em 20 e 90% de sombreamento, em 40 e 90% e em 60 e 80% de sombreamento, a pleno sol diferiu de todas apresentando a menor altura (Quadro 1).

Quadro 1 - Média das alturas das plantas, (cm), nos diversos tratamentos de luminosidade em três espécies de plantas nativas de mata atlântica

Tratamento (% Sombreamento)	Espécies		
	<i>Dalbergia nigra</i>	<i>Caesalpinia peltophoroides</i>	<i>Plathymenia reticulata</i>
Zero	65,67 c	37,00 d	67,17 d
Vinte	98,17 bc	53,17 c	103,00 c
Quarenta	122,67 ab	77,00 ab	119,83 b
Sessenta	152,67 a	68,17 abc	147,67 a
Oitenta	143,33 a	79,25 a	140,33 a
Noventa	120,00 ab	62,67 bc	111,83 bc

As médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1% de probabilidade.

O modelo quadrático ajustado aos dados de altura das plantas nas três espécies apresentou coeficiente de determinação (R^2) alto para todas as espécies, sendo para *Dalbergia nigra* 0,96; *Caesalpinia peltophoroides* 0,88; e *Plathymenia reticulata* 0,95 (Quadro 2).

Quadro 2 - Parâmetros e coeficiente de determinação do modelo quadrático ajustado aos dados de altura média das plantas, (cm), de três espécies nativas de Mata Atlântica

Espécie	Parâmetros			Coeficiente de determinação R^2
	a	b	c	
<i>Dalbergia nigra</i>	-7,4015	64,3000	4,2883	0,9558
<i>Caesalpinia peltophoroides</i>	-3,8348	32,4940	7,3083	0,8795
<i>Plathymenia reticulata</i>	-7,4702	62,6680	8,9333	0,9505

A altura média das plantas aumentou linearmente de zero a 60 % de sombreamento nas plantas de *Dalbergia nigra* (Figura 5A); de zero a 40% nas plantas de *Caesalpinia peltophoroides* (Figura 5B); de zero a 60% nas plantas de *Plathymenia reticulata* (Figura 5C).

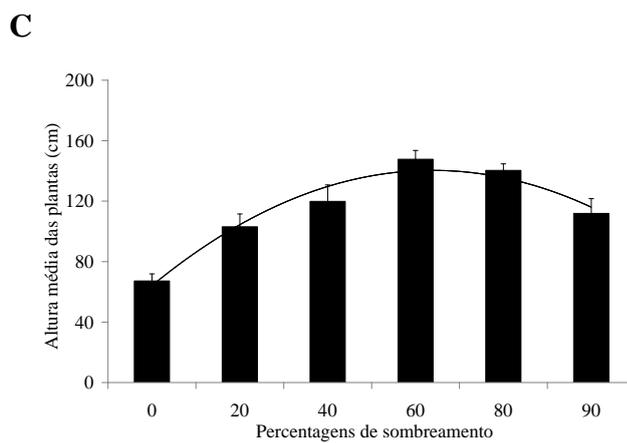
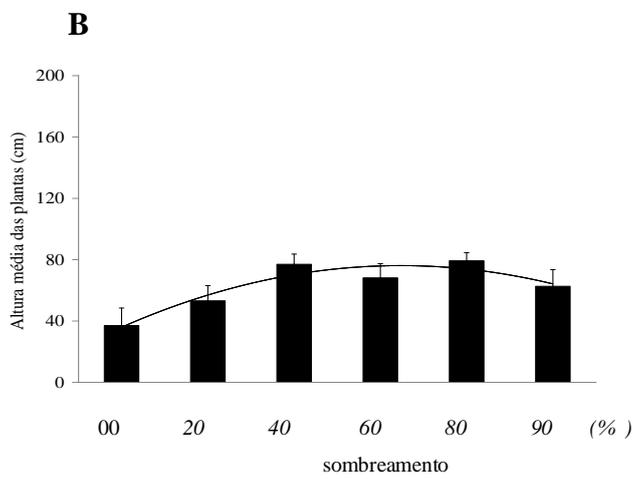
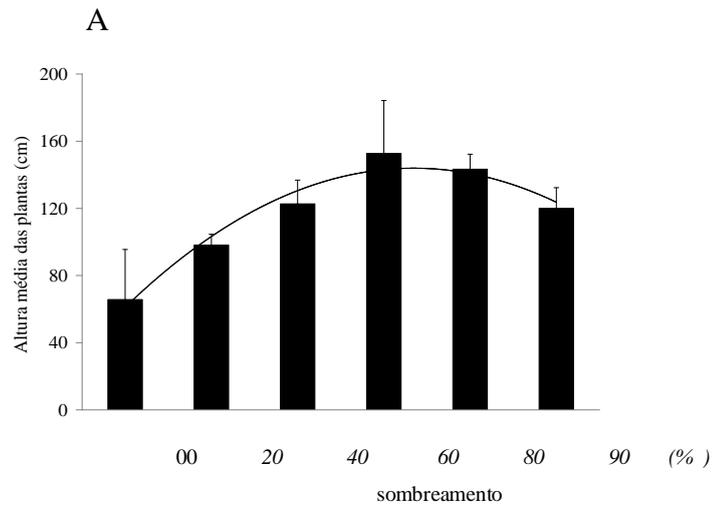


Figura 5 – Altura média das plantas nos diversos tratamentos de luminosidade nas espécies de plantas nativas de mata atlântica *Dalbergia nigra* (A), *Caesalpinia peltophoroides* (B) e *Plathymania reticulata* (C), localizadas na área da EMBRAPA AGROBIOLOGIA.

Para o diâmetro de caule, as plantas de *Dalbergia nigra*, estatisticamente apresentaram resultados sem diferenças significativas para 20 e 90% de sombreamento, bem como para 20, 40, 60 e 80%. Para *Caesalpinia peltophoroides*, os diâmetros de caule das plantas também não tiveram diferença significativa em, 80 e 90% de sombreamento; em zero, 40, 60 e 80% de sombreamento; e em 20, 40, 60 e 80% de sombreamento. *Plathymenia reticulata* teve os diâmetros de caule das plantas estatisticamente semelhantes em zero, 80% e 90% de sombreamento; e em 20, 40, 60 e 80% de sombreamento (Quadro 3).

Quadro 3 - Média dos diâmetros de caule, (mm), nos diversos tratamentos de luminosidade em três espécies de plantas nativas de Mata Atlântica

Tratamento (% Sombreamento)	Espécies		
	<i>Dalbergia nigra</i>	<i>Caesalpinia peltophoroides</i>	<i>Plathymenia reticulata</i>
Zero	7,87 b	8,38 bc	8,86 b
Vinte	9,62 ab	10,89 a	12,32 a
Quarenta	10,83 a	10,17 ab	12,04 a
Sessenta	11,70 a	10,48 ab	11,71 a
Oitenta	10,48 a	9,25 abc	10,02 ab
Noventa	7,62 b	6,90 c	8,52 b

As médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1% de probabilidade.

O modelo quadrático ajustado aos dados de diâmetro médio das plantas nas três espécies apresentou coeficiente de determinação (R^2) para *Dalbergia nigra* de 0,95; *Caesalpinia peltophoroides* de 0,92; e de *Plathymenia reticulata* 0,87 (Quadro 4).

Quadro 4 - Parâmetros e coeficiente de determinação do modelo quadrático ajustado aos dados de diâmetro médio de caule, (mm), das plantas de três espécies nativas de Mata Atlântica

Espécie	Parâmetros			Coefficiente de determinação
	a	b	c	R ²
<i>Dalbergia nigra</i>	-0,5860	4,1661	3,9938	0,9473
<i>Caesalpinia peltophoroides</i>	-0,4704	2,9488	6,1597	0,9157
<i>Plathymenia reticulata</i>	-0,5438	3,5503	6,4003	0,8726

O crescimento em diâmetro do Jacarandá-da-Bahia, se mostrou diretamente proporcional ao aumento do sombreamento, até 60%, indicando que as mudas necessitam de sombreamento médio na fase juvenil. Segundo Kozłowski et al. (1991), o crescimento em diâmetro mantém nessa fase uma relação com a fotossíntese líquida, mais intensa do que o crescimento em altura, que depende mais dos carboidratos acumulados e de um balanço favorável entre fotossíntese líquida e respiração. Pela classificação proposta por Budowski (1965), o Jacarandá-da-Bahia, seria uma espécie secundária tardia, mas com valores de altura e diâmetro, apresentando uma relação positiva com os valores obtidos para volume das raízes e massa seca total, (apresentados adiante) quando cultivadas até 60% de sombreamento. O que poderia explicar uma espécie típica da Mata Atlântica podendo se adaptar a diversos ambientes.

O Jacarandá foi a espécie que mais intensamente respondeu ao aumento do sombreamento atingindo a maior altura, 152,67cm em 60% de sombreamento. Resultado concordante com os encontrados por Reis et al. (1992) que trabalhando com essa espécie a pleno sol, 30 e 50% de sombra verificou que porcentagens médias de sombreamento favoreciam o crescimento em altura.

O Vinhático atingiu a maior altura também em 60% de sombreamento, com 147,67 cm. A *Sibipiruna* atingiu a maior altura, 79,25 cm, com 80% de sombreamento (Quadro 1). Poggiani et al. (1992), estudando plântulas de *Piptadenia rígida* (angico-branco) e *Schizolobium parahyba* (coração-de-negro), concluíram que as espécies apresentaram maior crescimento em altura, também nas condições de 80% de sombreamento.

De forma geral, *Dalbergia nigra* e *Plathymenia reticulata* tiveram o mesmo padrão de resposta ao sombreamento com alturas crescentes até 60% de sombreamento e decrescente de 60 a 90%. A *Caesalpinia peltophoroides* teve alturas crescentes até 40% e manteve o padrão da altura máxima atingida nos demais tratamentos de sombreamento (60, 80 e 90%) (Figura 5). Carvalho (1996), estudando a influencia de quatro intensidades luminosas (10, 30, 50 e 100%) ou seja, 90, 70, 50% de sombreamento e pleno sol no crescimento das mudas de *Cabralla canjerana*; *Callophyllum brasiliense* e *Centrolobium robustum*, concluiu que o crescimento em altura e diâmetro das espécies, esta relacionado com maior intensidade luminosa. No entanto, para que ocorra um rápido crescimento na fase juvenil, as espécies necessitam de um grau variável de sombreamento, isto porque a maior área foliar foi obtida com um sombreamento moderado (50%), fazendo com que as espécies fossem capazes de aumentar a eficiência de captação e transformação de energia luminosa.

O sombreamento influenciou significativamente o crescimento em altura das plantas de *Plathymenia reticulata*, cujas alturas máximas foram verificadas, nos tratamentos de 60 e 80% de sombra, com valores de 147,67cm e 140,33cm, respectivamente, não diferindo estatisticamente entre si. Enquanto as alturas mínimas foram verificadas nos tratamentos a pleno sol e 20% de sombra, sendo iguais a 67,17cm e 103,00cm, respectivamente, não apresentando estatisticamente diferença significativa entre si. Para o tratamento 40% de sombra, apresentou valor em altura intermediário e igual a 119,83cm. Essa resposta mostra a necessidade de sombra para um maior crescimento em altura na fase juvenil. Esses resultados estão de acordo com aqueles encontrados por Chiamolera (2008) que trabalhando com plantas de aroeira (*Schinus terebenthifolius*) em áreas com diferentes graus de sucessão num reservatório em Iraí-PR, com resultados parecidos aos que usamos, verificou que essa espécie tolera bem a sombra no seu estágio inicial de crescimento.

As mudas de *Caesalpinia peltophoroides* apresentaram o mesmo comportamento em altura para todos os tratamentos. Entretanto, o tratamento a pleno sol mostrou a menor altura (37,00cm). Entre os tratamentos, observou-se que, níveis de sombreamento 40, 60 e 80% tiveram as maiores alturas (valores médios: 77,00cm; 68,17cm e 79,25cm respectivamente), não diferindo estatisticamente entre si, enquanto os tratamentos a pleno sol, 20 e 90% de sombra prejudicaram o crescimento em altura das plantas, apresentando valores médios iguais a 37,00cm, 53,17cm e 62,67cm respectivamente, o que mostra sua boa relação com o sombreamento, pelo menos nesta fase.

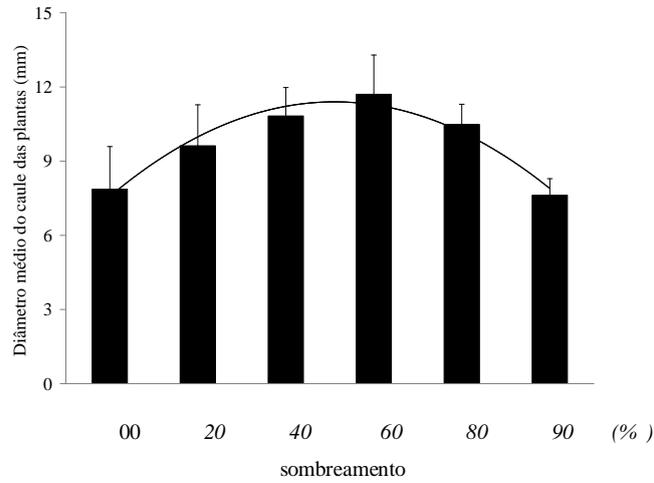
Dalbergia nigra foi a espécie que como já vimos, mais intensamente respondeu ao aumento do sombreamento atingindo a maior altura, 152,67 cm, em 60% de sombreamento.

Plathymenia reticulata atingiu a maior altura também em 60% de sombreamento, com 147,67 cm. A *Caesalpinia peltophoroides* atingiu a maior altura, de 79,25 cm, em 80% de sombreamento (Quadro 1).

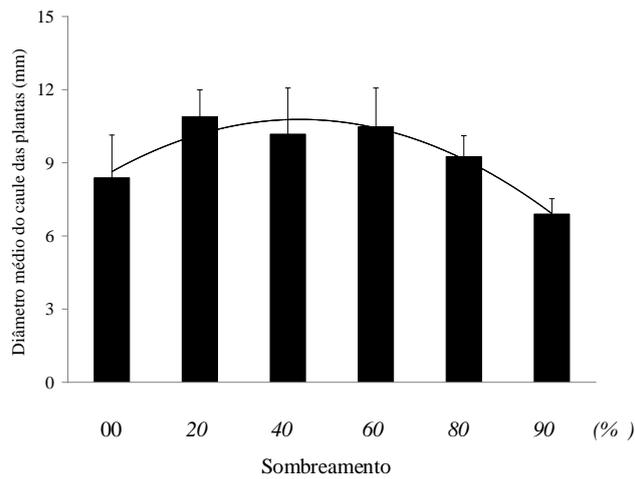
De forma geral, *Dalbergia nigra* e *Plathymenia reticulata* tiveram o mesmo padrão de resposta ao sombreamento com alturas crescentes até 60% de sombra e decrescente de 60 a 90%. A *Caesalpinia peltophoroides* teve alturas crescentes até 40% e manteve a altura máxima atingida nos demais tratamentos (60, 80 e 90%) (Figura 5).

O diâmetro médio das plantas aumentou linearmente de zero a 60 % de sombreamento nas plantas de *Dalbergia nigra* (Figura 6A); de zero a 20% nas plantas de *Caesalpinia peltophoroides* (Figura 6B); de zero a 20% nas plantas de *Plathymenia reticulata* (Figura 6C).

A



B



C

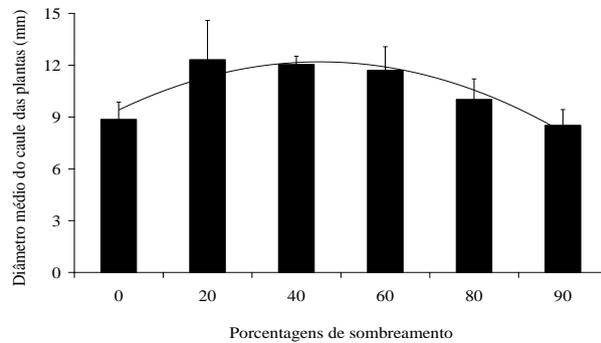


Figura 6 – Diâmetro médio de caule nos diversos tratamentos de luminosidade nas espécies de plantas nativas de mata atlântica *Dalbergia nigra* (A), *Caesalpinia peltophoroides* (B) e *Plathymenia reticulata* (C), localizadas na área da EMBRAPA AGROBIOLOGIA.

Para diâmetro de caule *Plathymenia reticulata* foi a espécie que mais respondeu ao aumento do sombreamento atingindo o maior diâmetro, 12,32 mm, em 20% de sombreamento. A *Dalbergia nigra* atingiu o maior diâmetro em 60% de sombreamento, com 11,7 mm. A *Caesalpinia peltophoroides* atingiu o maior diâmetro, de 10,89 mm, em 20% de sombreamento, tal qual a *Plathymenia reticulata* (Quadro 3).

De forma geral, *Caesalpinia peltophoroides* e *Plathymenia reticulata* tiveram o mesmo padrão de resposta ao sombreamento, com diâmetros de caule crescentes até 20% de sombreamento e decrescentes de 40 a 90%. A *Dalbergia nigra* teve diâmetros de caule crescentes até 60% e decrescentes de 60 a 90% de sombreamento (Figura 6), como no parâmetro altura de planta (Figura 5).

Os resultados mostram que houve uma interação significativa entre os percentuais de intensidade de luz, para altura e diâmetro das mudas de *Caesalpinia peltophoroides* e *Plathymenia reticulata*. Este comportamento das mudas é uma resposta característica dessa fase de espécies secundárias iniciais pela classificação proposta por Budowski (1985). Resultados semelhantes foram obtidos para outras espécies como: *Tabebuia avellaneda* e *Erythrina speciosa* (ENGEL, 1989).

O aumento em altura, quando as mudas foram submetidas a sombreamento, pode ter acontecido por causa do estiolamento, induzido pela intensidade luminosa abaixo dos níveis necessários as planta (WHATLEY; WHATLEY, 1982), ou porque o crescimento foi favorecido pela temperatura mais amenas nas folhas, o que pode favorecer a abertura dos estômatos e a fixação de carbono pelas plantas.

Nas casas de vegetação, é possível que tenha havido um controle eficiente da temperatura foliar em função do sombreamento, e assim, também do status hídrico da planta, pela redução da evapotranspiração, de modo a criar uma otimização da atividade fotossintética e da turgescência necessárias ao crescimento das plantas (REIS et al. 1992). O menor crescimento em altura das mudas, a pleno sol e a 20% de sombreamento, pode estar ligado á exposição das plantas a radiação solar intensa, responsável pela elevação da temperatura das folhas e intensificação da taxa respiratória, o que vai induzir ao fechamento dos estômatos, reduzindo a fixação de carbono e causando um aumento no consumo de fotoassimilados, reduzindo as possibilidades de crescimento. (GRIME, 1982; WARDLAW, 1990; KOZLOWSKI et al, 1991).

O aumento em altura, das plantas que se desenvolvem em ambientes mais sombreados, é considerado a resposta mais comum, relatada por alguns autores, pois a planta teria a finalidade de alcançar a luz mais rapidamente (Chiamolera 2008; Franco e Dillenburg 2007; Demuner et al. 2004; Cancian e Cordeiro 1998; Inoue e Torres 1980). Essa capacidade de crescer rapidamente quando sombreado é na verdade um mecanismo de adaptação de certas espécies, uma estratégia de fuga à baixa intensidade luminosa, característica genética, que faz com que as folhas apresentem estrutura anatômica e propriedades fisiológicas, que as tornam capazes de otimizar o aproveitamento da radiação solar disponível (CARVALHO, 1996; LARCHER, 2000). O decréscimo do diâmetro sob níveis mais altos de sombreamento, provavelmente pode ser decorrente de uma diminuição da disponibilidade de carboidratos e auxinas translocáveis, pela diminuição da taxa de fotossíntese aparente (LOACH, 1967; MEBRAHTU; HANOVER, 1991).

5.3- Área de Projeção da Copa

Estatisticamente para *Dalbergia nigra* a área de projeção da copa das plantas ficou sem diferença em zero, 20, 40 e 90% de sombreamento; e em 40, 60 e 80% de sombreamento. Em *Caesalpinia peltophoroides* não houve diferença estatística para a área de projeção da copa das plantas, de zero a 90% de sombreamento. para *Plathymenia reticulata* não houve diferença estatística para a área de projeção da copa de 20 a 90% de sombreamento. Apenas as plantas do tratamento a pleno sol diferiram dos demais tratamentos com o menor valor para esse parâmetro (Quadro 5).

Quadro 5 - Média das áreas de projeção da copa, (cm²), nos diversos tratamentos de luminosidade em três espécies de plantas nativas de Mata Atlântica

Tratamento (% Sombreamento)	Espécies		
	<i>Dalbergia nigra</i>	<i>Caesalpinia peltophoroides</i>	<i>Plathymenia reticulata</i>
Zero	6646,56 b	5612,98 a	5859,59 b
Vinte	16567,71 b	8249,30 a	14143,45 a
Quarenta	19186,23 ab	8291,71 a	17083,98 a
Sessenta	33543,83 a	9635,26 a	15299,56 a
Oitenta	35350,25 a	7762,88 a	14299,48 a
Noventa	15243,53 b	9761,98 a	15136,19 a

As médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1% de probabilidade.

A área de projeção da copa das plantas aumentou linearmente de zero a 60 % de sombreamento nas plantas de *Dalbergia nigra* (Figura 7A); de zero a 60%, nas plantas de *Caesalpinia peltophoroides*, houve uma tendência de linearidade crescente (Figura 7B), embora, também tenha apresentado uma tendência de linearidade mais destacada de zero a 20% de sombreamento e de igualdade de 20 a 90%, e estatisticamente não houve diferença (Quadro 5). Em *Plathymenia reticulata* houve tendência de linearidade de zero a 40% (Figura 7C), embora estatisticamente isso só possa ser dito para os tratamentos zero e 20% de sombreamento (Quadro 5).

O modelo quadrático ajustado aos dados de projeção da copa das plantas nas três espécies apresentou coeficiente de determinação (R^2) para *Dalbergia nigra* de 0,74; *Caesalpinia peltophoroides* de 0,66; e de *Plathymenia reticulata* 0,80 (Quadro 6).

Quadro 6 - Parâmetros e coeficiente de determinação do modelo quadrático ajustado aos dados de área média de projeção de copa, (cm^2), das plantas de três espécies nativas de Mata Atlântica

Espécie	Parâmetros			Coefficiente de determinação
	a	b	c	R^2
<i>Dalbergia nigra</i>	-2739,0667	22421,7543	-15843,9419	0,7432
<i>Caesalpinia peltophoroides</i>	-193,6661	1945,0703	4348,5402	0,6566
<i>Plathymenia reticulata</i>	-946,3954	7912,3872	297,3517	0,7999

A *Dalbergia nigra* foi a espécie que mais respondeu ao aumento do sombreamento atingindo a maior área de projeção de copa das plantas, com valor de 35350,25 cm^2 , em 80% de sombreamento. *Plathymenia reticulata* atingiu a maior área de projeção de copa das plantas em 40% de sombreamento, com 17083,98 cm^2 . A *Caesalpinia peltophoroides* com a pior resposta, atingiu a maior área de projeção de copa das plantas, de 9761,98 cm^2 , em 90% de sombreamento (Quadro 5). Característica, provavelmente da necessidade de aproveitamento da reduzida radiação incidente, aproveitando os raios que penetram pelos pequenos espaços vazios ou pelos que se abrem em função do vento, quando no sub-bosque. Segundo Dale (1988), a área foliar das espécies tolerantes ao sombreamento, caso das três espécies, pelo menos nesta fase, tende a ser aumentada em condições de baixa disponibilidade

de luz, o que aconteceria de maneira semelhante com a Área de Projeção da Copa em função da necessidade da árvore de aproveitamento para fotossíntese. O aumento da área foliar está associado à fotossíntese e ao carbono proveniente da própria folha. Esse aumento, com o sombreamento é uma estratégia da planta, para aumentar sua capacidade de realizar fotossíntese. A copa nos mesmos moldes é aumentada nas baixas e médias intensidades luminosas para conseqüentemente, compensar as baixas taxas de fotossíntese por unidade de área foliar (BENINCASA, 1988). Analisando os dados dessas duas variáveis, observa-se que a *Dalbergia nigra* por exemplo apresenta aparelho fotossintético, capaz de se adaptar a varias condições de radiação fotossinteticamente ativa, o que permite sua adaptação a vários ambientes.

De forma geral, *Caesalpinia peltophoroides* e *Plathymenia reticulata* tiveram entre si, padrão semelhante de resposta ao sombreamento, com área de projeção de copa mostrando clara tendência à linearidade, com crescimento até 20% de sombreamento e praticamente constante de 20 a 90%. A *Dalbergia nigra* teve área de projeção de copa crescente até 60%, constante de 60 a 80% e decrescente de 80 a 90% de sombreamento (Figura 7).

A copa é o órgão responsável pelo processo de fotossíntese, por isso as variáveis como a projeção de copa e o diâmetro, estão diretamente relacionadas com o crescimento e a produção de uma árvore. Segundo Durlo (2001), há uma relação duradoura entre eles, que será mais ou menos constante e indicará o espaço necessário a cada árvore (Área de Projeção de copa), ao ser atingido determinado diâmetro. Tal relação esta associada ao diâmetro de copa, já que a Área de projeção de copa pode ser estimada por $(dc^2 \cdot \pi/4) m^2$, onde dc é o diâmetro de copa (DURLO; DENARDI, 1998).

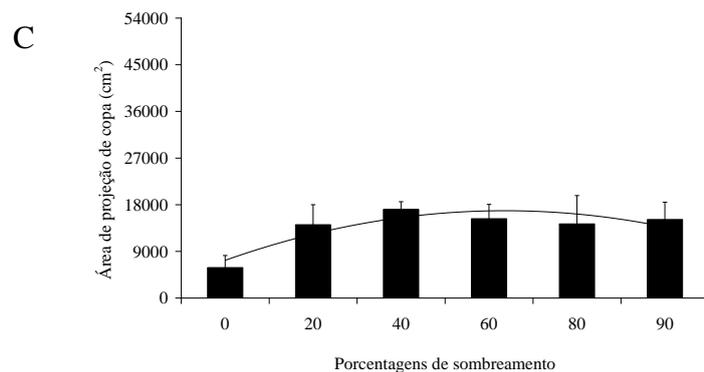
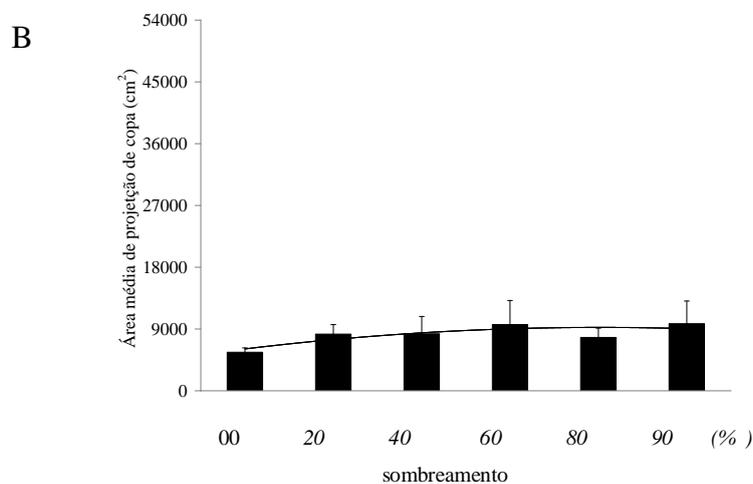
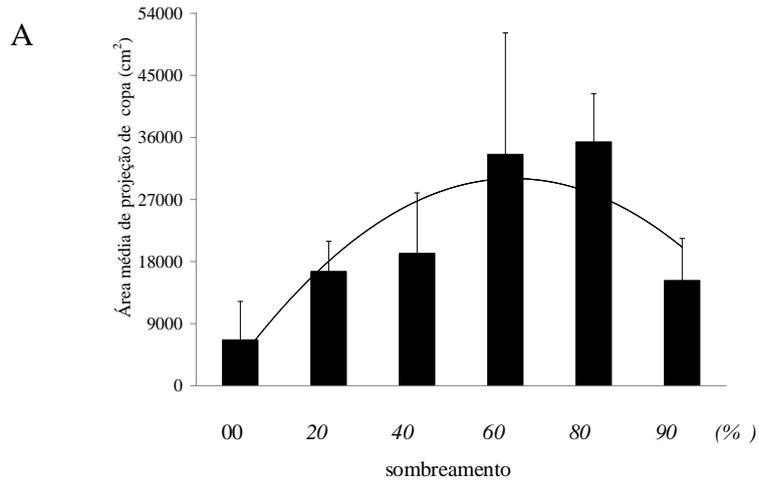


Figura 7 – Área média de projeção de copa nos diversos tratamentos de luminosidade nas espécies de plantas nativas de mata atlântica *Dalbergia nigra* (A), *Caesalpinia peltophoroides* (B) e *Plathymenia reticulata* (C), localizadas na área da EMBRAPA AGROBIOLOGIA.

5.4 Área Foliar por Planta

Estatisticamente em *Dalbergia nigra* a área foliar por planta pode ser considerada sem diferença em zero e 20% de sombreamento; em 20, 40 e 90% de sombreamento; em 40, 60 e 90% de sombreamento; e em 60, 80 e 90% de sombreamento. Em *Caesalpinia peltophoroides* a área foliar por planta foi igual em zero, 20, 40 e 90% de sombreamento; em 20, 40, 80 e 90% de sombreamento; e em 60 80 e 90% de sombreamento. Em *Plathymenia reticulata* a área foliar por planta foi igual de 20% a 90% de sombreamento e somente a pleno sol diferiu de todos os tratamentos com a menor área foliar por planta (Quadro 7).

Quadro 7 - Média da área foliar por planta, (cm²), nos diversos tratamentos de luminosidade em três espécies de plantas nativas de Mata Atlântica

Tratamento (% Sombreamento)	Espécies		
	<i>Dalbergia nigra</i>	<i>Caesalpinia peltophoroides</i>	<i>Plathymenia reticulata</i>
Zero	212,93 d	1506,45 c	1118,42 b
Vinte	1164,29 cd	2175,99 bc	2527,72 a
Quarenta	1784,62 bc	2040,85 bc	3055,32 a
Sessenta	2922,33 ab	3522,34 a	3074,65 a
Oitenta	3190,73 a	3020,56 ab	3532,32 a
Noventa	2103,82 abc	2545,53 abc	3148,34 a

As médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1% de probabilidade.

A área foliar média por planta aumentou linearmente de zero a 80 % de sombreamento nas plantas de *Dalbergia nigra* (Figura 8A); de zero a 60% nas plantas de *Caesalpinia peltophoroides* (Figura 8B); de zero a 80% nas plantas de *Plathymenia reticulata* (Figura 8C), embora tenha uma tendência a duas linearidades, ou seja, de zero a 20% e de 20 a 80%. O que demonstra que essas espécies são comprometidas no início do seu desenvolvimento em condições de maior intensidade de luminosidade (pleno sol). Na avaliação de tolerância das espécies ao sombreamento, a área foliar é uma característica muito utilizada. Esses resultados discordam dos encontrados por Naves (1993), que observou uma maior área foliar, em

experimentos com *Sesbania sesban*, quando as mudas foram submetidas a 100% da RFA. Segundo Dale (1988), a área foliar de espécies que toleram sombreamento tende a ser aumentada em média e baixa disponibilidade de luz. Aumento intimamente ligado à fotossíntese e a disponibilidade de carbono proveniente da própria folha. Em geral o aumento da área foliar com o sombreamento é uma das maneiras da planta aumentar a própria eficiência fotossintética, aproveitando de maneira mais eficiente radiação disponível nas baixas intensidades luminosas e, conseqüentemente, compensando as baixas taxas de fotossíntese por unidade de área foliar (BENINCASA, 1988), porém reduções na área foliar sob condições extremas (90%) de sombra podem ser explicadas pela menor produção de clorofila e da taxa de fotossíntese aparente por unidade de área foliar (Souza 1981). Características de folhas de sombra (Graça 1983). Estes resultados concordam com os encontrados para outras espécies (ipe-roxo (*Zeyhera tuberculosa* (Vell); *Tabebuia avellaneda*(Lorentz); *Amburana cearensis* (Allemao) estudadas por Engel 1989.

Os dados mostram que a área foliar aumentou, com a redução da radiação e que houve uma interação entre as intensidades de luz.

Analisando os dados de crescimento, pode-se observar que houve uma interação altamente significativa da área foliar com a altura, diâmetro, matéria seca total, área foliar média do folíolo e volume de raiz, quando as mudas se desenvolveram sob 60% de sombreamento.

O modelo quadrático ajustado aos dados de área foliar média das plantas nas três espécies apresentou coeficiente de determinação (R^2) para *Dalbergia nigra* de 0,91; *Caesalpinia peltophoroides* de 0,70; e de *Plathymenia reticulata* 0,95 (Quadro 8).

Quadro 8 - Parâmetros e coeficiente de determinação do modelo quadrático ajustado aos dados de área foliar média por planta, (cm^2), das plantas de três espécies nativas de Mata Atlântica

Espécie	Parâmetros			Coeficiente de determinação
	a	b	c	R^2
<i>Dalbergia nigra</i>	-207,1249	1926,2018	-1703,8595	0,9055
<i>Caesalpinia peltophoroides</i>	-128,3828	1161,8390	349,3212	0,6987
<i>Plathymenia reticulata</i>	-165,1094	1532,4162	-116,5041	0,9511

A *Dalbergia nigra* foi a espécie que apresentou uma resposta mais destacada aos tratamentos, apresentando R^2 elevado (Quadro 8) e diferenças entre os tratamentos (Quadro 7) assim consideramos que respondeu melhor ao aumento do sombreamento, atingindo uma área foliar por planta de 3190,73 cm², em 80% de sombreamento. *Caesalpinia peltophoroides* apresentou o maior valor, de 3522,34 cm², em 60% de sombreamento. A *Plathymenia reticulata* atingiu a maior área foliar por planta em 80% de sombreamento, com 3532,32 cm² (Quadro 7), sendo esse o maior valor verificado entre as três espécies.

De forma geral, *Dalbergia nigra* e *Caesalpinia peltophoroides* tiveram padrões parecidos de resposta ao sombreamento com área foliar crescente até 60% de sombreamento, iguais entre 60 e 80% de sombreamento e decrescentes de 80 a 90%. A *Plathymenia reticulata* teve a área foliar crescente até 20% e manteve a área foliar máxima atingida nos demais tratamentos de sombreamento (40, 60, 80 e 90%) (Figura 8).

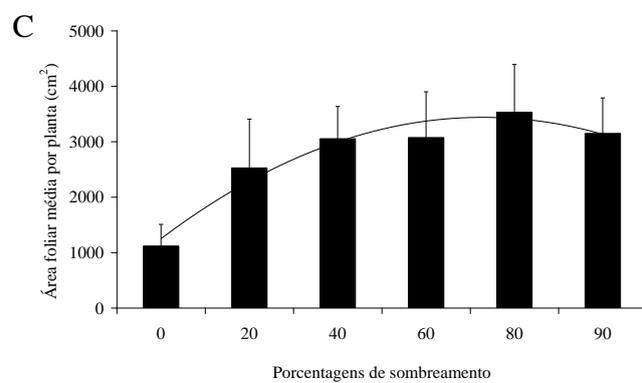
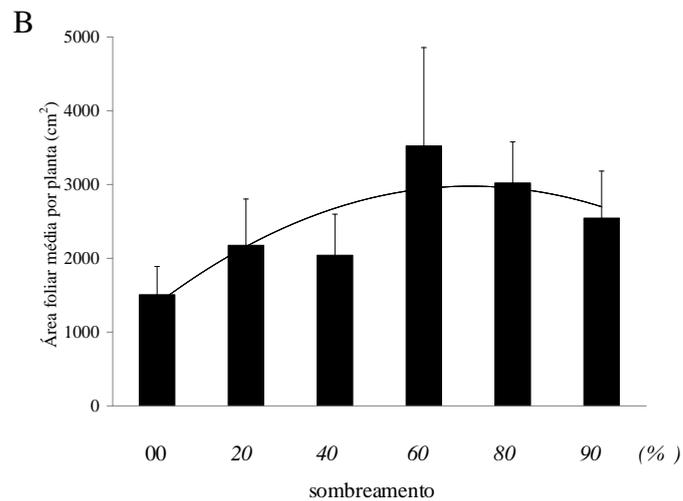
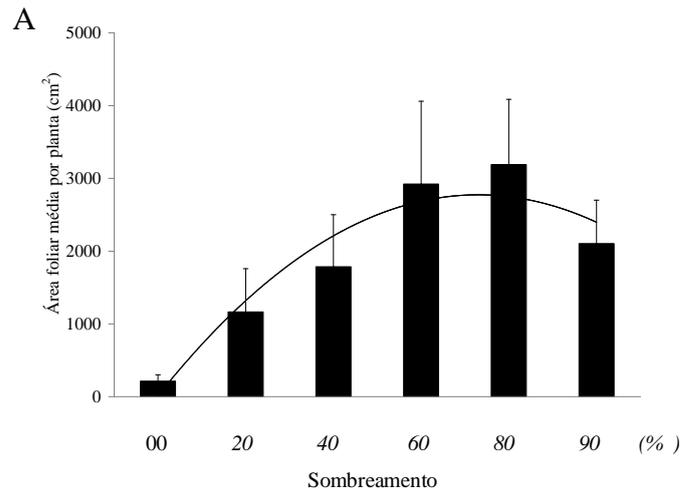


Figura 8 – Área foliar média por planta nos diversos tratamentos de luminosidade nas espécies de plantas nativas de mata atlântica *Dalbergia nigra* (A), *Caesalpinia peltophoroides* (B) e *Plathymenia reticulata* (C), localizadas na área da EMBRAPA AGROBIOLOGIA.

5.5 Área Foliar Média do Folíolo

Estatisticamente em *Dalbergia nigra* a área foliar média do folíolo das plantas foi igual em zero e 20% de sombreamento; em 20 e 40 % de sombreamento; em 40, 60 e 80% de sombreamento; e em 60, 80 e 90% de sombreamento. Em *Caesalpinia peltophoroides* a área foliar de folíolo média das plantas foram iguais em zero, 20, 40 e 90% de sombreamento; em 20, 40 e 60% de sombreamento; e em 40, 60, 80 e 90% de sombreamento. Em *Plathymenia reticulata* a área foliar de folíolo média das plantas foram iguais em zero e 20% de sombreamento; em 20 e 40% de sombreamento; em 40 e 60% de sombreamento; em 60 e 90% de sombreamento; e em 80 e 90% de sombreamento (Quadro 9).

Quadro 9 - Área foliar de folíolo média, (cm²), nos diversos tratamentos de luminosidade em três espécies de plantas nativas de Mata Atlântica

Tratamento (% Sombreamento)	Espécies		
	<i>Dalbergia nigra</i>	<i>Caesalpinia peltophoroides</i>	<i>Plathymenia reticulata</i>
Zero	0,5184 d	0,4979 c	0,5881 e
Vinte	0,7817 cd	0,5424 bc	0,6475 de
Quarenta	0,8849 bc	0,5771 abc	0,7643 cd
Sessenta	1,1625 ab	0,7060 ab	0,8935 bc
Oitenta	1,1530 ab	0,7302 a	1,0594 a
Noventa	1,2363 a	0,6747 abc	0,9816 ab

As médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1% de probabilidade.

O modelo quadrático ajustado aos dados de área foliar de folíolo média das plantas nas três espécies apresentou coeficiente de determinação (R^2) para *Dalbergia nigra* de 0,97; *Caesalpinia peltophoroides* de 0,86; e de *Plathymenia reticulata* 0,92 (Quadro 10).

Quadro 10 - Parâmetros e coeficiente de determinação do modelo quadrático ajustado aos dados de área foliar de folíolo média, (cm²), das plantas de três espécies nativas de Mata Atlântica

Espécie	Parâmetros		Coeficiente de determinação	
	a	b	c	R ²
<i>Dalbergia nigra</i>	-0,0241	0,3112	0,2329	0,9721
<i>Caesalpinia peltophoroides</i>	-0,0097	0,1128	0,3734	0,8610
<i>Plathymenia reticulata</i>	-0,0087	0,1564	0,4076	0,9205

A área foliar de folíolo média das plantas aumentou linearmente de zero a 60 % de sombreamento nas plantas de *Dalbergia nigra* (Figura 9A); de zero a 60% nas plantas de *Caesalpinia peltophoroides* (Figura 9B); e de zero a 80% nas plantas de *Plathymenia reticulata* (Figura 9C).

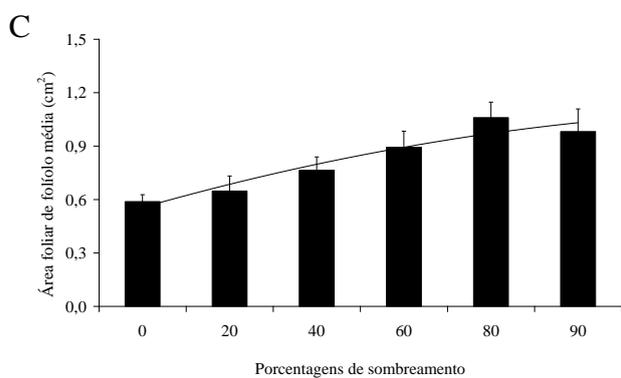
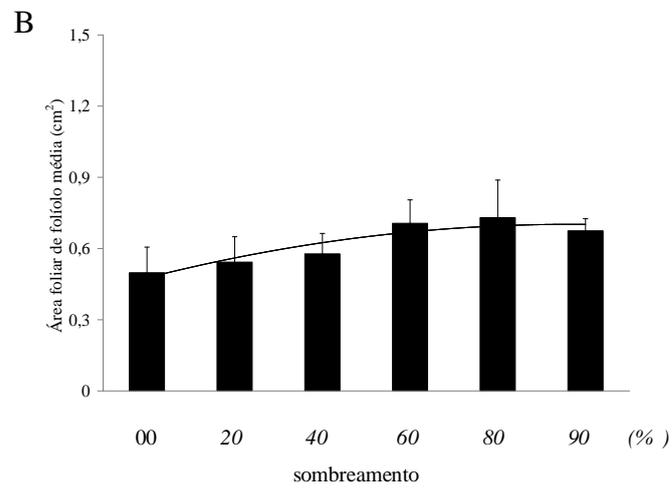
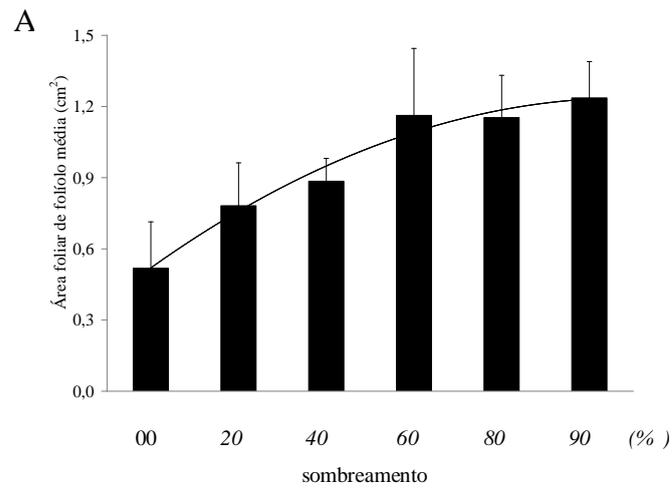


Figura 9 – Área foliar de folíolo média nos diversos tratamentos de luminosidade nas espécies de plantas nativas de mata atlântica *Dalbergia nigra* (A), *Caesalpinia peltophoroides* (B) e *Plathymenia reticulata* (C), localizadas na área da EMBRAPA AGROBIOLOGIA.

A *Plathymenia reticulata* foi a espécie que melhor respondeu ao aumento do sombreamento, atingindo a maior área foliar média do folíolo, com 1,0594 cm², em 80% de sombreamento. Essa espécie apresentou uma resposta linear para esse parâmetro. Seu R² foi menor que aquele da *Dalbergia nigra* devido ao tipo de modelo utilizado (quadrático). A *Dalbergia nigra* apresentou o segundo melhor padrão de resposta, atingindo o maior valor de área foliar de folíolo média para a espécie em 60% de sombreamento, de 1,1625 cm². A *Caesalpinia peltophoroides* atingiu o maior valor de área foliar de folíolo média, de 0,7302 cm², em 80% de sombreamento (Quadro 9).

De forma geral, as três espécies tiveram o mesmo padrão de resposta ao sombreamento com área foliar de folíolo média crescentes até 60% de sombreamento e praticamente constante entres os três tratamentos finais (60, 80 e 90%) (Figura 9).

Segundo Klich et al. (2000), espécies que se desenvolvem sob alta intensidade luminosa tendem a apresentar folhas menores, possibilitando aumento na convecção de calor dissipado, Já que a convecção atua na camada limite, ou seja, a camada de ar calmo adjacente à superfície foliar. Quanto maior a superfície contínua da folha, mais espessa é a camada limite e menor o fluxo livre do ar ao redor da folha. Portanto, folhas grandes têm menor perda por convecção do que folhas pequenas ou folhas compostas, com folíolos pequenos e tendem a aquecer mais quando expostas ao sol. Folhas pequenas ou folhas compostas trocam calor mais rapidamente, assim mantém-se em temperaturas mais baixas (GIVNISH, 1979). Também explica o valor adaptativo da variação do tamanho de folha, assim como, do folíolo, considerando o seu efeito na temperatura da folha e na taxa de respiração, de modo a evitar o superaquecimento dentro da folha e impedir a desidratação pelas altas taxas de transpiração (KLICH et al., 2000). Porém Dale (1988) afirma que o aumento ou não da área foliar está relacionado com o grupo ecológico a que a espécie pertence. Em espécies heliófitas, a área foliar tende a aumentar com a elevação da radiação solar, ao passo que em espécies tolerantes a sombra a área foliar tende a aumentar somente em condições de baixa disponibilidade de radiação solar.

5.6 -Volume Médio de Raízes por Planta

Estatisticamente em *Dalbergia nigra* o volume médio de raízes por planta foi igual em zero, 80 e 90% de sombreamento; e em zero, 20, 40, 60 e 80% de sombreamento. Em *Caesalpinia peltophoroides* o volume médio de raízes por planta foi igual em zero, 60, 80 e 90% de sombreamento; e em zero, 20, 40, 60 e 80% de sombreamento. Em *Plathymenia reticulata* o volume médio de raízes por planta foi igual em zero, 80 e 90% de sombreamento; e em 20, 40 e 60 % de sombreamento (Quadro 11).

Quadro 11 – Volume médio de raízes por planta, (cm³), nos diversos tratamentos de luminosidade em três espécies de plantas nativas de Mata Atlântica

Tratamento (% Sombreamento)	Espécies		
	<i>Dalbergia nigra</i>	<i>Caesalpinia peltophoroides</i>	<i>Plathymenia reticulata</i>
Zero	16,6667 ab	14,8333 ab	9,5833 b
Vinte	20,8333 a	19,0000 a	31,3333 a
Quarenta	21,0000 a	18,1167 a	24,1667 a
Sessenta	28,1667 a	16,4167 ab	28,1667 a
Oitenta	15,8333 ab	11,1667 ab	12,1667 b
Noventa	6,0833 b	5,5000 b	8,2500 b

As médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1% de probabilidade.

O volume médio de raízes por planta das plantas aumentou linearmente de zero a 60 % de sombreamento nas plantas de *Dalbergia nigra* (Figura 10A); de zero a 20% nas plantas de *Caesalpinia peltophoroides* (Figura 10B); e de zero a 20% nas plantas de *Plathymenia reticulata* (Figura10C).

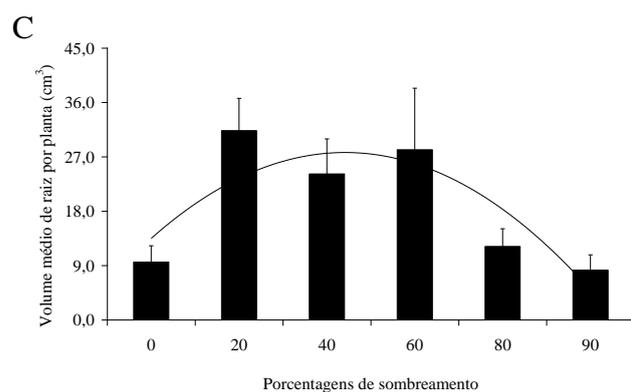
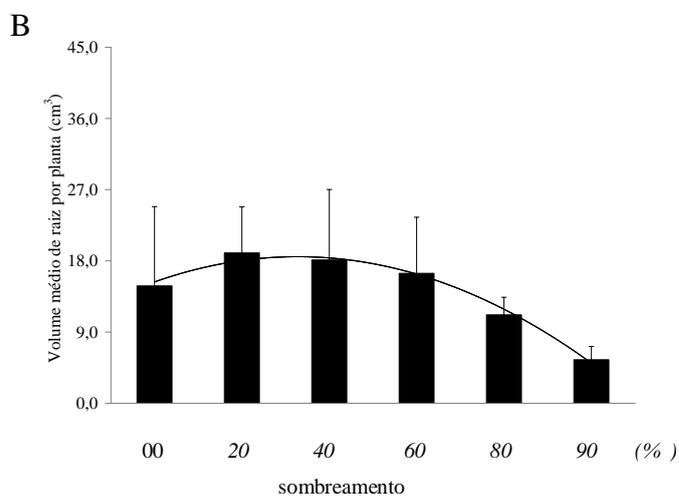
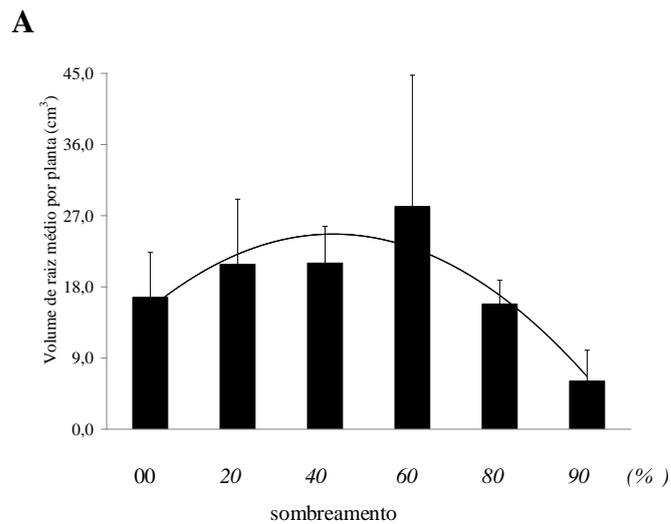


Figura 10 – Volume médio de raízes por planta nos diversos tratamentos de luminosidade nas espécies de plantas nativas de mata atlântica *Dalbergia nigra* (A), *Caesalpinia peltophoroides* (B) e *Plathymenia reticulata* (C), localizadas na área da EMBRAPA AGROBIOLOGIA.

O modelo quadrático ajustado aos dados de volume médio de raízes por planta nas três espécies apresentou coeficiente de determinação (R^2) para *Dalbergia nigra* de 0,83; *Caesalpinia peltophoroides* 0,98; e *Plathymenia reticulata* 0,72 (Quadro 12).

Quadro 12 - Parâmetros e coeficiente de determinação do modelo quadrático ajustado aos dados de volume médio de raízes por planta, (cm^3), das plantas de três espécies nativas de Mata Atlântica

Espécie	Parâmetros		Coeficiente de determinação	
	a	b	c	R^2
<i>Dalbergia nigra</i>	-2,1354	13,2122	4,2417	0,8294
<i>Caesalpinia peltophoroides</i>	-1,1899	6,2758	10,2533	0,9849
<i>Plathymenia reticulata</i>	-2,9226	18,7393	-2,3167	0,7214

A *Dalbergia nigra* foi a espécie que melhor respondeu ao aumento do sombreamento atingindo o maior volume médio de raízes por planta, de $28,1667 \text{ cm}^3$, em 60% de sombreamento, valor esse coerente com os demais parâmetros de parte aérea analisados. Essa espécie apresentou uma resposta linear para esse parâmetro entre zero e 60%. A *Caesalpinia peltophoroides* atingiu o maior valor de volume médio de raízes por planta, de $19,0000 \text{ cm}^3$, em 20% de sombreamento. Apresentou um R^2 elevado mostrando a coerência desse parâmetro com o modelo quadrático (Quadro 12). A *Plathymenia reticulata* atingiu o maior valor de volume médio de raízes por planta para a espécie também em 20% de sombreamento, de $31,3333 \text{ cm}^3$ (Quadro 11). Para esse parâmetro, o R^2 mostrou a grande variabilidade dos volumes de raiz ao longo dos tratamentos.

A distribuição da matéria seca para os diferentes órgãos da planta varia com o sombreamento. A proporção de matéria seca direcionada para as raízes aumentou com o aumento da radiação incidente e fez aumentar o volume do sistema radicular. Esses resultados mostram que as raízes são prejudicadas com a redução da disponibilidade de luz. É possível que a redução da luminosidade, reduza a evapotranspiração e assim a necessidade de água, priorizando a parte aérea, na tentativa de tornar mais efetiva a fotossíntese. Resultados

semelhantes foram encontrados para algumas espécies estudadas por Ferreira (1977). Uma menor produção de fotoassimilados por parte da parte responsável por atender as necessidades de carbono nas raízes, normalmente localizada na base do caule e que sofre sombreamento adicional proporcionado pelas folhas situadas mais acima no caule (WARDLAW, 1990). De uma maneira geral, o volume das raízes apresentou uma relação linear com o diâmetro do caule das espécies em estudo, demonstrando uma relação bem próxima entre estas duas características. Souza (1981), conseguiu verificar uma relação linear entre o peso da matéria seca das raízes e o diâmetro do caule em plantas de *Cedrella fissilis*. Wardlaw (1990), afirma que o menor diâmetro do caule é devido a uma menor área de superfície pelo quais menores quantidades de metabólitos, chegariam ate as raízes. O crescimento das raízes depende da disponibilidade de hidratos de carbono, do grau de umidade, de porosidade do solo, e da luz que influi na disponibilidade de translocação. É comum em estudos do crescimento inicial de espécies arbóreas a obtenção de resultados que demonstram a influencia negativa do sombreamento no desenvolvimento do sistema radicular (CARVALHO, 1996).

As três espécies tiveram o mesmo padrão de resposta ao sombreamento com volume médio de raízes por planta crescendo linearmente de zero a 20% de sombreamento, praticamente constante entres os três tratamentos intermediários (20, 40 e 60%) e decrescendo no final (60, 80 e 90%) (Figura 10).

5.7-Massa de Matéria Seca Total

Estatisticamente em *Dalbergia nigra* a massa de matéria seca total das plantas não apresentou diferença importante em zero, 20 e 90% de sombreamento; em 20, 40, 80 e 90% e 20, 40, 60 e 80% de sombreamento. Para *Caesalpinia peltophoroides* não houve diferença significativa em zero, 20, 40, 80 e 90% de sombreamento ao nível de 5% pelo teste de Tukey; em zero, 20, 40, 60 e 80% de sombreamento ao nível de 5% pelo teste de Tukey. Para também não apresentaram diferença. *Plathymenia reticulata* a massa de matéria seca total das plantas em zero, 80 e 90% de sombreamento; e em 20, 40, 60 e 80% de sombreamento (Quadro 13).

Quadro 13 – Massa de matéria seca total por planta, (gramas), nos diversos tratamentos de luminosidade em três espécies de plantas nativas de Mata Atlântica

Tratamento (% Sombreamento)	Espécies		
	<i>Dalbergia nigra</i>	<i>Caesalpinia peltophoroides</i>	<i>Plathymenia reticulata</i>
Zero	5,6146 c	21,1494 ab*	13,3675 b
Vinte	18,8299 abc	29,6837 ab*	34,2269 a
Quarenta	24,2338 ab	29,1536 ab*	32,5736 a
Sessenta	31,3997 a	34,3485 a*	33,7133 a
Oitenta	24,8116 ab	23,6806 ab*	23,3738 ab
Noventa	10,7015 bc	13,8330 b*	15,5825 b

As médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1% de probabilidade.

*As médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade.

O modelo quadrático ajustado aos dados de massa de matéria seca total das plantas nas três espécies apresentou coeficiente de determinação (R^2) para *Dalbergia nigra* de 0,96; *Caesalpinia peltophoroides* de 0,91; e para *Plathymenia reticulata* 0,86 (Quadro 14).

Quadro 14 - Parâmetros e coeficiente de determinação do modelo quadrático ajustado aos dados de massa de matéria seca total por planta, (gramas), das plantas de três espécies nativas de Mata Atlântica

Espécie	Parâmetros			Coeficiente de determinação
	a	b	c	R^2
<i>Dalbergia nigra</i>	-3,2963	24,5185	-16,5552	0,9559
<i>Caesalpinia peltophoroides</i>	-2,3654	15,1462	8,1710	0,9119
<i>Plathymenia reticulata</i>	-3,1785	21,6684	-2,1589	0,8634

A *Dalbergia nigra* foi a espécie que melhor respondeu ao aumento do sombreamento atingindo a maior média de valor de massa de matéria seca total, de 31,3997 gramas por

planta, em 60% de sombreamento. A *Caesalpinia peltophoroides* apresentou o segundo melhor padrão de resposta, atingindo o maior valor de massa de matéria seca total para a espécie também em 60% de sombreamento, de 34,3485 gramas por planta, maior que aquele atingido pela *Dalbergia nigra*. A *Plathymenia reticulata* atingiu o maior valor de massa seca total média, de 34,2269 gramas por planta, em 20% de sombreamento (Quadro 13).

De forma geral, *Dalbergia nigra* e *Caesalpinia peltophoroides* apresentaram o mesmo padrão de resposta ao sombreamento com valor de massa seca total média crescente até 60% de sombreamento e decrescente de 60 a 90%. A *Plathymenia reticulata* apresentou padrão de resposta coerente com o diâmetro do caule (Figura 6), ou seja, crescente de zero a 20%, linear de 20 a 60% e decrescente de 60 a 90% (Figura 11).

A *Dalbergia nigra* apresentou resposta da massa seca total aos tratamentos, coerente com volume médio de raiz, área foliar média de folíolo, área foliar média por planta, área de projeção de copa, diâmetro médio de caule e altura de planta. A *Caesalpinia peltophoroides* apresentou resposta da massa de matéria seca total aos tratamentos coerente com volume médio de raiz, área foliar média por planta, área de projeção de copa e altura de planta. A *Plathymenia reticulata* apresentou resposta da massa de matéria seca total aos tratamentos, coerente com as respostas obtidas em diâmetro de caule, volume de raiz, área de projeção de copa.

A menor alocação de matéria seca total na condição de baixa disponibilidade de luminosidade, como aconteceu com as três espécies com que trabalhamos, pode ser uma possível tentativa por parte da planta de sair da condição de pouca luminosidade. Wardlaw (1990), por exemplo, afirma que em baixa luminosidade, as folhas responsáveis em atender as necessidades de carbono do ápice caulinar, em posição mais privilegiada da planta, dispensariam proporcionalmente uma maior quantidade de carbono para o caule, privilegiando seu crescimento, em detrimento de outras partes da planta. Engel (1989), trabalhando com *Erytrina speciosa*, concluiu que a matéria seca total de uma planta é um índice importante para estudo do crescimento inicial, por relacionar-se diretamente com a produtividade primária líquida. Logo, o crescimento em altura ou diâmetro quando não acompanhado do aumento da massa de matéria seca total, pode ser resultado apenas de um maior aumento das células pelo acréscimo da sua turgescência, e não da quantidade da biomassa produzida. Assim, é possível perceber como nos casos em análise, que a distribuição da matéria seca para os diferentes órgãos da planta, varia então com o sombreamento. Wardlaw (1990), concluiu que menor diâmetro de caule é resultado da necessidade de menor área de superfície por onde menores quantidades de metabólitos,

chegariam até as raízes. O crescimento das raízes então, depende da disponibilidade de hidratos de carbono, do grau de umidade, de porosidade do solo e principalmente da luz que influi na disponibilidade de translocação.

Na figura 11(A, B e C) podemos ver que a massa de matéria seca total das plantas aumentou linearmente de zero a 60 % de sombreamento nas plantas de *Dalbergia nigra* (Figura 11A); de zero a 60% nas plantas de *Caesalpinia peltophoroides* (Figura 11B); e de zero a 20% nas plantas de *Plathymenia reticulata* (Figura 11C), Sempre com decréscimo após os 60%, o que mostra coerência com os trabalhos citados. Sombreamento excessivo (>60%) se mostrou prejudicial para a produção de biomassa. O que mostra que em ambiente natural, no período inicial de crescimento as mudas dessas espécies podem ser beneficiadas com a abertura de clareiras ou a presença de sunflecks (espaços naturais entre copas). As maiores áreas foliares e obvio de foliolo encontradas nessas condições também podem aumentar a taxa fotossintética o que permitiria maior produção de biomassa, melhorando o desempenho da planta.

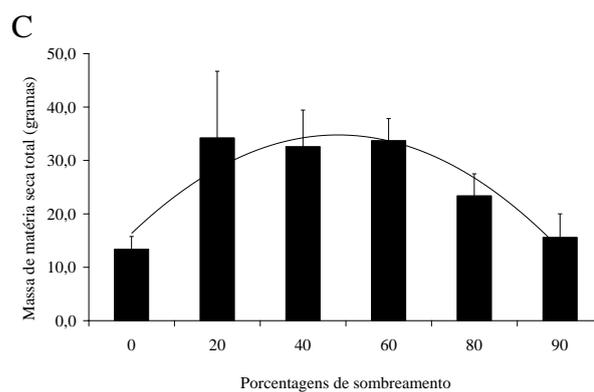
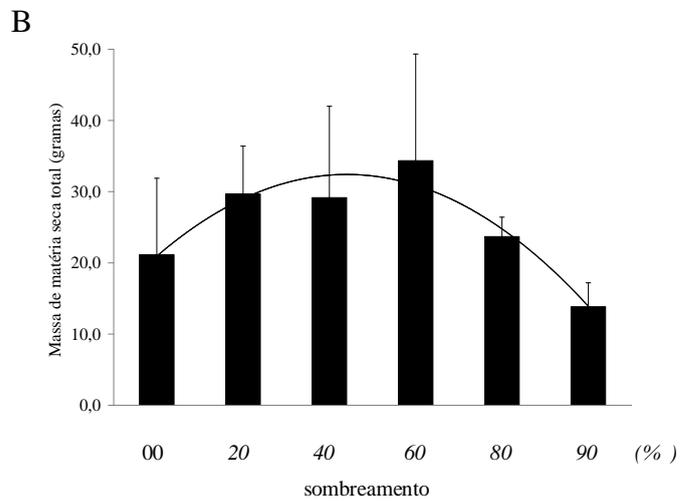
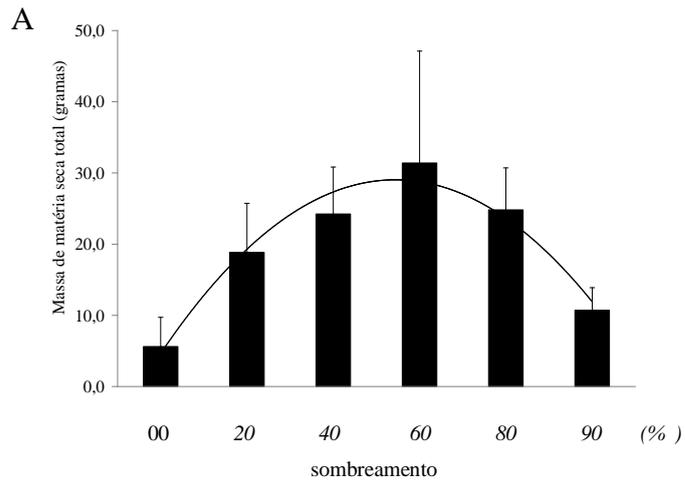


Figura 11 – Massa de matéria seca total por planta nos diversos tratamentos de luminosidade nas espécies de plantas nativas de mata atlântica *Dalbergia nigra* (A), *Caesalpinia peltophoroides* (B) e *Plathymenia reticulata* (C), localizadas na área da EMBRAPA AGROBIOLOGIA.

Nas plantas de *Dalbergia nigra* , os parâmetros analisados indicaram uma melhor adaptação aos níveis de sombreamento de 40%, 60% e 80%. O crescimento dessa espécie ficou comprometido nos tratamentos com as maiores e menores intensidades de luminosidade, a espécie respondeu como secundária tardia. Nas plantas de *Caesalpinia peltophoroides* a melhor resposta foi observada em sombreamento de 20%, 40% e 60%, com uma tendência a melhor adaptação em 20 e 40%. Dessa forma essa espécie apresentou uma resposta ecológica de espécie secundária inicial. Nas plantas de *Plathymenia reticulata* a melhor resposta ocorreu nos níveis de sombreamento de 20%, 40% e 60%, com uma tendência a melhor adaptação em 20%, caracterizando secundária inicial também.

6- CONCLUSÕES

Assim, de forma mais objetiva, foi possível observar que a *Plathymenia reticulata* apresentou melhores respostas no sombreamento de 20%, a *Caesalpinia peltophoroides* no sombreamento de 40% e a *Dalbergia nigra* ao sombreamento de 60%.

Pode-se concluir também que dentre as três espécies, aquela que consegue se ajustar para capturar recursos de forma mais eficiente até sombreamentos muito intensos é a *Dalbergia nigra*.

Estabelecendo uma ordem decrescente de tolerância à sombra podemos enumerar *Dalbergia nigra* > *Caesalpinia peltophoroides* > *Plathymenia reticulata*.

7- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, L.P.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M. de; ZANELA, S. M.; VIEIRA, C. V. Crescimento inicial de *Cryptocarya aschersoniana* Mez. submetidas a diferentes níveis de radiação solar. *Ciência Rural*, Santa Maria, v.34, n.1, p.83-88, 2004.
- ALMEIDA, L.S. et al. Crescimento de mudas de Jacarandá puberula Cham. em viveiro submetidas a diferentes níveis de luminosidades. *Ciência Florestal*, v.15, n.3, p.323-329, 2005a.
- ALMEIDA, S.M.Z. et al. Alterações morfológicas e alocação de biomassa em plantas jovens de espécies florestais sobre diferentes condições de sombreamento. *Ciência Rural*, v.35, n.1, p.62-68, 2005b.
- ALVIM, P. de T. Barreiras do desenvolvimento agrícola nas regiões tropicais da América Latina. SIMPÓSIO FLORESTAL NA BAHIA, 1., Anais..., p.65-78, 1980.
- AMO, S.R. del. Alguns aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. In: GOMES-POMPA, A; AMO, S.R. del. Investigations sobre la regeneracion de selvas altas en Veracruz. Mexico. Editora Alhambra Mexicana.V II, p. 79-92, 1985.
- BARRADAS, V. L.; FANJUL, L. Microclimatic characterization of shaded and open-grown coffee (*Coffea arabica* L.) plantations in Mexico. *Agriculture and Forest Meteorology*, v. 38, p.101-112, 1986.
- BASSO, S.M.S. **Caracterização morfológica e fixação biológica de nitrogênio de espécies de *Adesmia* DC e *Lotus* L.** 1999. 268p. Tese (Doutorado)-Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1999.
- BAZZAZ, F.A.; PICKETT, S.T.A. Physiological ecology of tropical succession: acomparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.11, p.287-310, 1980.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. *Ecology from Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing, 4 ed., p. 759, 2006.
- BENINCASA, M. M. P. Análise de crescimento de plantas (noções básicas). Jaboticabal:FCAV-UNESP, 1988. 41p.
- BOARDMANN, N. K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, v. 28,p. 355-377, 1977.
- BOEGER, M. R.; GARCIA, S. F. P.; SOFFIATTI. Arquitetura foliar de *Impatiens walleriana* Hook. F. (Balsaminaceae). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*. Maringá, v. 31, n. 1, p. 29-34, 2009.
- BONAN, GORDON B. *Ecological climatology: concepts and applications*, Cambridge University press. Cambridge, UK, 2002
- BONGERS, F. & J. POPMA. 1988. Is exposure-related variation in leaf characteristics of tropical rain forest species adaptive? In: Werger, M. J. A., P. J. M. van der Aart, H. J. During and J. T. A. Verhoeven (eds.). *Plant Form and Vegetation Structure*. p. 191-200. SPB Academic Publishing, The Hague. 356 p.

- BRIENZA JÚNIOR, S.; CASTRO, T.C.A.; VIANA, L.M. Ensaio de espécies florestais sob duas diferentes condições ecológicas: 1 – Avaliações silviculturais. In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 6, Campos do Jordão, 1990, Anais... São Paulo, SP, SBS/SBEF, 1990, p. 616-624.
- BUDOWSKI, G. Distribution on tropical american rain forest species in the light of sucessional processes. Turrialba, Turrialba, v.15, n.1, p.40-42, 1965.
- BUDOWSKI, G. Forest sucession in tropical forest. Ecology, Durhan, v.66, p.682-687, 1985.
- CAIN, S. A., G. M. DE O. CASTRO, J. M. PIRES & N. T. DA SILVA. 1956. Application of some phytosociological techniques to Brazilian rain forest. American Journal of Botany 43:911-941.
- CAMPOS, M. A. A.; UCHIDA, T. Influência do sombreamento no crescimento de mudas de três espécies amazônicas. Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília, v.37, n.3, p.281-288, mar. 2002.
- CANCIAN, M. A. E.; CORDEIRO, L. Efeito do sombreamento no crescimento inicial de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl. Acta Botânica Brasílica, v.12, p. 367-373, 1998.
- CARVALHO, N. O. S.; PELACANI, C. R.; RODRIGUES, M. O. de S.; CREPALDI, I. C. Crescimento Inicial de Plantas de Licuri (*syagrus coronata* (Mart.) Becc.) em Diferentes Níveis de Luminosidade. Revista Árvore, Viçosa-MG, v.30, n.3, p.351-357, 2006
- CARVALHO, N.O.S.; PELACANI, C.R.; RODRIGUES, M.O.S., CREPALDI, I.C. Crescimento inicial de plantas de licuri (*Syagrus coronata* (mart.) becc.) em diferentes níveis de luminosidade. Revista Árvore, v.30, n.3, p.351-357, 2006.
- CARVALHO, P. E. R. Espécies Arbóreas Brasileiras. EMBRAPA-CNPQ, Brasília, 2003.
- CARVALHO, P. E. R. Influência da intensidade luminosa e do substrato no crescimento, no conteúdo de clorofila e na fotossíntese de *Cabralea canjerana* (Vell.)MART. Subsp. *Canjerana*, *Calophyllum brasiliense* CAMB. e *Centrolobium robustum* (Vell) MART. EX Benth., na fase juvenil. Curitiba, UFPR, 1996. 157p. Tese Doutorado. Universidade Federal do Parana.
- CARVALHO, P.E.R. Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. EMBRAPA-CNPQ, Brasília-DF.1994.640p,
- CASAROLI, D.; FAGAN, E. B.; SIMON, J.; MEDEIROS, S. P.; MANFRON, P. A.; NETO, D. D.; LIER, Q. J. V.; MÜLLER, J.; MARTIN, T. N. Radiação Solar e Aspectos fisiológicos na cultura de soja – Uma revisão. Revista FZVA, Uruguaiana, v.14, n.2, p. 102-120, 2007.
- CASTRO, E. M.; PINTO, J. E. B. P.; SOARES, A. M.; MELO, H. C.; BERTALUCCI, S. K. V.; VIEIRA, C. V.; JUNIOR, E. C. L. Adaptações anatômicas de folhas de *Mikania glomerata* Sprengel (Asteraceae), em três regiões distintas da planta, em diferentes níveis de sombreamento. Revista Brasileira de Plantas Mediciniais, Botucatu, v.9, n.2, p.8-16, 2007.
- CHAZDON, R.L. & FETCHER, N. Photosynthetic light environment in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. Journal of Ecology, v.72, p. 553-564. 1984.
- CHAZDON, R.L.; FETCHER, N. Photosynthetic light environment in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. Journal of Ecology, v.72, p.553-564, 1984.

- CHIAMOLERA, L. de B. Comportamento de espécies arbóreas nativas implantadas em áreas com diferentes graus de sucessão no reservatório Iraí – PR. Tese (Doutorado – Engenharia Florestal), Universidade Federal do Paraná, Curitiba – PR, 2008.
- CLAUSSEN, J.W. Acclimatation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. *Forest Ecology and Management*, v.80, n. 1/3, p. 245-255, 1996.
- CLAUSSEN, J.W. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. *Forest Ecology and Management*, v.80, p.245-255. 1996.
- CORRÊA, M.P.; PENNA, L.A. Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas. V. 5, Rio de Janeiro: IBDF, 1974. p. 237-247.
- COSTA, G. F. da; MARENCO, R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). *Acta Amazônica*, v.37, n.2, p.229-234, 2007.
- COSTA, L.C.; CONFALONE, A.E.; PEREIRA, C.R. Effect of water stress on the efficiency of capture of water and radiation by soybean. *Tropical Science*, v.39, p.1-7, 1999.
- crescimento das mudas de três espécies florestais. *Revista do Instituto Florestal de São Paulo*, v.4, n.2, p.564-569, 1992.
- DALE, J. E. The control of leaf expansion. *Annual Review of Plant Physiology*, Palo Alto, v. 39, p. 267-295, Jan. 1988.
- DANIEL, O; OHASHI, S.T.; SANTOS, R.A, dos. Producao de mudas de *Goupia glabra* (Cupiuba): Efeito de níveis de sombreamento e tamanho das embalagens. *Revista Árvore*, Vicososa, v. 18, n.1, p. 1-13, 1994.
- DAUBENMIRE, R.F. 1974. *Plants and Environment*. 3 ed. Wiley, New York. 422p.
- DEMUNER, V. G.; HEBLING, S. A.; DAGUSTINHO, D. M. Efeito do sombreamento no crescimento inicial de *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms. *Bol. Mus. Biol. Mello Leitão*, v. 17, p. 45-55. 2004.
- DIAS, D. P.; MARENCO, R. A. Fotossíntese e fotoinibição em mogno acariquara em função da luminosidade temperatura foliar. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 42, n. 3, p. 305-311, mar, 2007.
- DOLEY, D. Photosynthetic productivity of forest canopies in relation to solar radiation and nitrogen cycling. *Australian Forest Research*, Melbourne, v.12, n.4, p. 245-261, 1982.
- DOUSSEAU, S.; ALVARENGA, A. A. de; SANTOS, M. de O.; ARANTES, L. O. Influência de diferentes condições de sombreamento sobre o crescimento de *Tapirira guianensis* Alb. *Revista Brasileira de Biociências*, v. 5, supl. 2, p. 477-479, Porto Alegre, jul. 2007.
- DUZ, S. R.; SIMINSKI, A.; SANTOS, M.; PAULILO, M. T. Crescimento Inicial de Três Espécies Arbóreas da Floresta Atlântica em Resposta à Variação na Quantidade de Luz. *Revista Brasileira de Botânica*, v.27, n.3, p.587-596, jul.-set, 2004.
- EHLERINGER, J. R. & K. S. Werk. 1986. Modification of solar-radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. In: Givnish, T. J. (ed.). *On the Economy of Plant Form and Function*. p. 57-82. Cambridge University Press, Cambridge. 717 pp.
- EHLERINGER, J.; BJÖRKMAN, O. Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants. *Plant Physiology*, v.59, p.86-90, 1977.

- ENGEL, V. L. Influência do sombreamento sobre o crescimento de mudas de essências nativas, concentração de clorofila nas folhas e aspectos de anatomia. Piracicaba, 1989, 202p. Tese de Mestrado- ESALQ/ Universidade de Sao Paulo.
- ENGEL, V. L.; POGGIANI, F. Influência do sombreamento sobre o crescimento de mudas de algumas essências nativas e suas implicações ecológicas e silviculturais. Instituto de Pesquisa e Estudos Florestais, n.43/44, p.1-10, 1990.
- EVANS, G.C. The quantitative analysis of plant growth. Berkeley, University of California Press. Studies in Ecology, I. 743p. 1972.
- EVANS, L.T. The effects of light on growth, development and yield. In: SLATYER, R.O. Plant response to climatic factors, Paris, UNESCO, 1973, p. 21-35.
- FANTI, S. C. & PEREZ, S. C.J.G. de A. Influência do sombreamento Artificial e da Adubação Química na Produção de Mudanças de *Adenantha pavonina* L. Ciência Florestal, Santa Maria, v.13, n.1, p.49-56, 2002.
- FANTI, S.C.; PEREZ, S.C.J.G.A. Influência do sombreamento artificial e da adubação química na produção de mudas de *Adenantha pavonina* L. Ciência Florestal, v.13, n. 1, p. 49-56, 2003.
- FARIAS, V. C. C.& COSTA, S. S. Análise de crescimento de mudas de *cedrorana* (*Cedrelinga catenaeformis* (Ducke) Ducke) cultivadas em condições de viveiro. Revista Brasileira de Sementes, v. 19, n. 2, p. 193-200, 1997.
- FARIAS, V. C. C.; VARELA, V. P.; COSTA, S. S.; BATALHA, L. F. P. Análise de crescimento de mudas de *cedrorana* (*Cedrelinga catenaeformis*) cultivadas em condições de viveiro. Revista Brasileira de Sementes, vol. 19, n. 2, p.192-199, 2007.
- FELFILI, J. M. et al. Comportamento de plântulas de *Sclerolobium paniculatum* Vog. Var. *rubiginosum* (Tul.) Benth. Sob diferentes níveis de sombreamento, em viveiro. Revista Brasileira de Botânica, v.22, n.2, p.297-301, 1999.
- FELIPE, G.M.; SILVA, J.C.S. Estudos de germinação em espécies de cerrado. Revista Brasileira de Botânica, Sao Paulo, v.7, n.2, p: 157-163, 1984.
- FENG, Y.L.; CAO, K.F.; ZHANG, J.L. Photosynthetic characteristics, dark respiration, and leaf mass per unit area in seedlings of four tropical tree species grown under three irradiances. *Photosynthetica*, v.42, n.3, p.431-437, 2004.
- FERREIRA, M. G. M.; CANDIDO, J. F.; CANO, M. A. O. & CONDE, A. R. Efeito do sombreamento na produção de mudas de quatro espécies florestais nativas. *Revista Árvore*, n.1, p. 121-134, 1977.
- FERREIRA, M.G.M. Efeito do sombreamento na produção de mudas de quatro espécies florestais nativas. Vicosá, 1977. 41p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Vicosá.
- FERRI, M. G. 1979. *Fisiologia Vegetal*. Vol. 1. EDUSP, São Paulo. 350 p.
- FERRI, M. G. *Botânica: morfologia externa das plantas - organografia*. Sao Paulo: Melhoramentos, 1977. 149p.
- FIDERJ, Indicadores Climatológicos série SIPE- Rio de Janeiro, 1978, 156p.
- GALVÃO, A. P. M.; FERREIRA, C. A.; TEIXEIRA, L. B. Observações sobre o Comportamento do jacarandá-da-bahia (*Dalbergia nigra* fr. allem.) em Povoamento Puro na Amazônia. Instituto de Pesquisa e Estudos Florestais, n.19, p.47-59, dez.1979.

- GALVAO, F. Variação sazonal da fotossíntese líquida e respiração de *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart., *Ilex paraguariensis* St. Hil. e *Podocarpus lambertii* Kl. Em função da intensidade luminosa e da temperatura. Curitiba, 1986.116p. Tese Doutorado - Universidade Federal do Parana.
- GIVINISH, T.J. Adaptations to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, v.15, p.63-92, 1988.
- GIVINISH, T. J. 1978. On the adaptive significance of compound leaves, with particular reference to tropical trees. In: Tomlinson, P. B. and M. H. Zimmermann (eds.). *Tropical Trees as Living Systems*. p. 351-380. Cambridge University Press, Cambridge.
- GIVINISH, T. J. 1979. On the adaptive significance of leaf form. In: Solbrig, O. T., P. H. Raven, S. Jain & G. B. Johnson (eds.). *Topics in Plant Population Biology*, pp. 375-407. Columbia Univ. Press, New York.
- GONÇALVES, J.L.M. et al. Produção de mudas de espécies nativas: substrato, nutrição, sombreamento e fertilização. In: GONÇALVES, J. L. M.; BENEDETTI, V. *Nutrição e fertilização florestal*. Piracicaba: IPEF, p.310-350. 2000.
- GRACA, M. E. C. Influence of light intensity on growth, nodulation and nitrogen fixation of selected woody actinorhizal species. Purdue. (Doctor of Physiology Thesis – Purdue University),109p.1983.
- GRIME, J. P. Estratégias de adaptación de las plantas que controlam la vegetación. Mexico: Limasa, 1982. 291p.
- HARRITT, M.M; JESUS, M.R. de. Ecology of four hardwood species of the atlantic forest of Brazil. Raleigh: North Carolina State University/Linhares:Reserva Florestal da CVRD, 1987.29p.
- HAY, R.K. and WALKER, A.J. An introduction to the physiology of crop yield, Longman Scientific & Technical, 1989.
- HORN, H. S. 1971. *The Adaptive Geometry of Trees*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 144 pp.
- ILLENSEER, R.; PAULILO, M.T.S. Crescimento e eficiência na utilização de nutrientes em plantas jovens de *Euterpe edulis* mart. sob dois níveis de irradiância, nitrogênio e fósforo. *Acta Botanica Brasílica*, v.16, n.4, 2002.
- INOUE, M. T. Bases ecofisiológicas para a silvicultura de espécies nativas. In: INOUE, M.T.;REICHMANN NETO, F; CARVALHO, P.E.R.; TORRES, M.A.V. *A silvicultura de espécies nativas*. Curitiba, FUPEF, 1983. p.1-8.
- INOUE, M.T. A auto-ecologia do genero *Cedrela*: efeitos da fisiologia do crescimento no estagio juvenil em funcao da intensidade luminosa. *Revista Floresta*. Curitiba. v.2, n.3. p: 58-61. 1977.
- INOUE, M.T. Photosynthesis and transpiration in *Cedrella fissillis* Vell., seedlings in relation to light intensity and temperature. Turrialba, San Jose, v.30.n.3, p.280-283, 1980.
- JANUÁRIO, M., VISWANADHAN, Y. & SENNA, R.C. Radiação solar total dentro de floresta tropical úmida de terra firme (Tucuruí, Pará). *Acta Amazônica*, v.22, p.335-340. 1992.
- JANUÁRIO, M., VISWANADHAN, Y.; SENNA, R.C. Radiação solar total dentro de floresta tropical úmida de terra firme (Tucuruí, Pará). *Acta Amazonica*, v.22, p.335-340, 1992.

- JESUS, R.M. de; LOGISTER, F.; MENANDRO, M. S. Efeito da luminosidade e do substrato na produção de mudas de *Cordia trichotoma* (Vell) Arrab. (Louro). In: CONGRESSO FLORESTAL ESTADUAL, 6. 1988. Nova Prata. Anais. Nova Prata: Prefeitura Municipal/Meridional, 1988. v.1, p. 459-469.
- JONES, H.G. Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 428p.
- JUNIOR, E. C. de, L.; ALVARENGA, A. A. de; CASTRO, E. M. de; VIEIRA, C. V.; OLIVEIRA, H. M. de. Trocas gasosas, características das folhas e crescimento de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. Ciência Rural, Santa Maria, v35, n.5, p.1092-1097, set-out, 2005.
- KAGEYAMA, P. Y; CASTRO, C.E.F. Sucessão secundária estrutura e plantações de espécies arbóreas nativas. IPEF, Piracicaba, v.2, n.14, p.40-41, 1989.
- KERBAUY, G.B. 2004. Fisiologia vegetal. ed. Guanabara Koogan S.A . RJ.
- KITAJIMA, K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. Oecologia, v.98, p.419-428, 1994.
- KOZLOWSKI, T. T.; KRAMER, P. J.; PALLARDY, S.G. The physiological ecology of woody plants. San Diego: Academic Press, 1991. 657p.
- KOZLOWSKI, T.; KRAMER, P. J.; PALLARDY, S. G. The physiological ecology of woody plants. London: Academic Press, 1991. 657p.
- KRAMER, P. J.; KOZLOWSKI, T. Physiology of wood plants. New York, Academic Press, 1979, 811p.
- KRAUSE, G. H.; WEIS, E. Chlorophyllfluorescence and photosynthesis: the basics. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, v. 42, p. 313-319, 1991.
- KUMAR, D.; TIESZEN, L. L. Photosynthesis in *Coffea arabica*. Effects of light and temperature. Experimental Agriculture v.1, n.16, p.13-19, 1980.
- LABOURIAU, L. G. A germinação de sementes. Washington: OEA, 1983. 24p. (Programa Regional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico).
- LANG, A. Effects of some internal and external conditions and seed germination. Encyclopedia of Plant Physiology. Berlin, 1961. p. 848-893.
- LARCHER, W. 1986. Ecofisiologia Vegetal. E.P.U., São Paulo. 319 p.
- LARCHER, W. Ecofisiologia Vegetal. Rima, p.550, 2006.
- LARCHER, W. Ecofisiologia Vegetal. Sao Paulo: Ed. RiMa Artes e Textos. Sao Carlos, Sao Paulo. 2000. 531p.
- LARCHER, W. Physiological plant ecology. Berlin: Springer, 1995. 506p.
- LAUSI, D. & P. L. Nimis. 1986. Leaf and canopy adaptations in a high-elevation desert on Tenerife, Canary Islands. Vegetatio 68: 19-31.
- LAUSI, D., P. L. Nimis & M. Tretiach. 1989. Adaptive leaf structures in a Myrica-Erica stand on Tenerife (Canary Islands). Vegetatio 79: 133-142.
- LAWLOR, D.W. 1987. Photosynthesis: metabolism control and physiology. Longman Scientific and Technical Publishers.

- LAWRENCE, G.H.M. Taxonomia de plantas vasculares. Lisboa, Fund. Calouste Gulbenkian, 1977. 854p.
- LEAL, J.B. Diversidade genética de cacauzeiros (*Theobroma cacao* L.) resistentes à vassoura-de-bruxa com base em marcadores RAPD e microssatélites. 2004. 61f. Dissertação (Mestrado em Genética e Biologia Molecular). Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, 2004.
- LEE, D.W., et al. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. *Oecologia*, v.110, n.1, p 01-09, 1997.
- LELES, P.S.S.; BARROSO, D.G.; NOVAES, A.B.; SANTOS, C.E.S. Comportamento de garapa (*Apuleia leiocarpa*) e jatobá (*Hymenaea courbaril*) plantadas a pleno sol e sob linhas de enriquecimento em mata secundária degradada, no Município de Cardoso Moreira, Estado do Rio de Janeiro. In: SIMPÓSIO NACIONAL DE RECUPERAÇÃO DE ÁREAS DEGRADADAS, 4, Blumenau, 2000, Anais... Blumenau, SC, SOBRAD/FURB, 2000, p.58.
- LEMAIRE, G.; AGNUSDEI, M. Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilization. In: GRASSLAND AND ECOPHYSIOLOGY AND ECOLOGY, 1999, Curitiba. Anais... Curitiba: Universidade Federal do Paraná, 1999. p.165-186.
- LEMEUR, R. & ROSENBERG, N.J. Reflectant induced modification of soybean canopy radiation balance. II. A quantitative and qualitative analysis of radiation reflected from a green soybean canopy. *Agronomy Journal*, v.67, p.301-306, 1975.
- LEMOS-FILHO, J. P.; Fotoinibição em três espécies de cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v. 23, n. 1, p. 45-50, mar. 2000.
- LENZI, M. & ORTH, A. I. Caracterização Funcional do Sistema Reprodutivo da aroeira-vermelha (*Schinus terebenthifolius* Raddi), em Florianópolis-SC, Brasil. *Revista Brasileira de Fruticultura*, Jaboticabal - SP, v. 26, n. 2, p. 198-201, Agosto 2004.
- LEWIS, G., SCHRIRE, B., MACKINDER, B. & LOCK, M. *Legumes of the World*. Royal Botanic Gardens, Kew. 2005
- LIEBERMAN, D. Demography of tropical seedlings: a review. In: SWAINE, M. D. (ed), *Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings*. UNESCO/Parthenon, Paris/Carnforth, p. 131-139. 1996.
- LINDER, S. A proposal for the use of standardized methods for chlorophyll determinations in ecological and ecophysiological investigations. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v.32. p. 154-156, 1974.
- LOACH, K. Shade tolerance in tree seedlings. Leaf photosynthesis and respiration in plants raised under artificial shade. *New Phytologist*, Cambridge, n. 66, p. 607-621, 1967.
- LONG, S.P.; HUMPHRIES, S.; FALKOWSKI, P.G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v.45, p.633-662, 1994.
- LORENZI, H. *Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Nova Odessa: Plantarum, 1992. 352p.
- LORENZI, H. *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. Nova Odessa: Plantarum, 4ed., v.1, p. 368, 2002.

- LUNA, R.G. M. Aplicaciones metodológicas de valoración econômica de bienes y servicios ambientales derivados de bosques naturales y sistemas agroforestales. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE SISTEMAS AGROFLORESTAIS, 4. Ilhéus, Bahia 21 – 26 outubro 2002. Anais... , SBSAF. (CD-ROM).
- LÜTTIGE, U. Physiological ecology of tropical plants. Berlin: Springer, 1995. 384p.
- MACHADO, E. C.; PEREIRA, A. R.; CAMARGO, M. B. P.; FAHL, J. I. Relações radiométricas de uma cultura de cana-de-açúcar. *Bragantia*, Campinas, v.44, n.1, p. 229-238, 1985.
- MACHADO, S. R.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. Estrutura e desenvolvimento de canais secretores em frutos de *Schinus terebenthifolius* Raddi (Anacardiaceae). *Acta Botânica Brasileira*, São Paulo, v. 15, n. 2, p. 189-95, 2001.
- MACIEL, M. de N. M.; WATZLAWICK, L. F.; SCHOENINGER, R.; YAMAJI, F. M. Efeito da radiação solar na dinâmica de uma floresta. *Revista Ciências Exatas e Naturais*, v.4, n.1, jan/jun, 2002.
- MADSEN, P. Growth and survival of *Fagus sylvatica* seedlings in relation to light intensity and soil water content. *Scand. Journal Forest Research*, v. 9, p.316 –322. 1994.
- MARTINEZ-RAMOS, M. Claros, ciclos vitales de los arboles tropicales y regeneracion natural de las selvas perenifolias. In: GOMES-POMPA, A ; DEL AMO, R.S. *Investigations sobre la regeneracion de selvas altas. Veracruz – Mexico. II. Mexico: Alhambra Mexicana, 1985.p. 191-140.*
- MARTINEZ-RAMOS, M.; ALVAREZ-BUYLLA, E.; SARUKHAN, J. Tree demography and gap dynamics us a tropical rain forest. *Ecology*, Durhan, v.70.n. 3, p. 555-558, 1979.
- MEBRAHTU, T; HANOVER, J.W. Leaf age effects on photosynthesis and stomatal conductance of black locust seedlings. *Photosynthetica*, Prague, v.25, n.4, p. 537-544,1991.
- MELO, H. do A. Florestas naturais e plantadas. Industrias florestais. In: *Seminario sobre Planejamento do Desenvolvimento Florestal e do Uso da Terra. Anais... Brasilia. Ministerio da Agricultura. COPLAN. v.2, p: 56- 65. 1978.*
- MIRANDA, E. J.; FILHO, N. P.; PRIANTE, P. C.; CAMPELO Jr., J. H.; SULI, G. S.; FRITZEN, C. L.; NOGUEIRA, J. S.; VOURLITIS, G. L. Maximum leaf photosynthetic light response for three species in a transitional tropical forest in Southern Amazônia. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, Campina Grande, PB, v.8, n.1, p. 164-167, 2004.
- MORAES-NETO, S. P.; GONÇALVES, J. L. M.; MASSANORI, T.; CENCI, S. & GONÇALVES, C. Crescimento de mudas de algumas espécies arbóreas que ocorrem na Mata Atlântica, em função do nível de luminosidade. *Revista Árvore* n. 24 p. 35-45, 2000.
- MOURA, R. G. Estudos das radiações solar e terrestre acima e dentro de uma floresta tropical úmida. *Dissertação (mestrado em Meteorologia)*, INPE. São José dos Campos, 2007.
- NAIR, P.K. The prospects for agroforestry in the tropics. *Word Bank Technical Paper. n.131, The World Bank, Washington, 1990.77p.*

- NAKAZONO, E. M.; COSTA, M. C. da; FUTATSUGI, K.; PAULILO, M. T. S. Crescimento Inicial de *Euterpe edulis* Mart. em Diferentes Regimes de Luz. Revista Brasileira de Botânica, São Paulo, V.24, n.2, p.173-179, jun. 2001.
- NAMBIAR, E.K.S. Sustained productivity of Forest is a continuing challenge to Soil Science. Soil Science Society American Journal, v.60, p.1629-1642, 1996.
- NASCIMENTO, M.T.; SADDI, N. Structure and composition in na área of Cerrado in Cuiabá-MT, Brazil. Revista Brasileira de Botânica, São Paulo, v.15, n.1, p.47-55, 1992.
- NAVE, A. G.; RODRIGUES, R. R.; GANDOLFI, S. Planejamento e recuperação ambiental da fazenda de São Pedro da Mata, Município de Riolândia, SP. In: III Simpósio Nacional De Recuperação De Areas Degradadas, Anais Ouro Preto. Do substrato ao solo: trabalhos voluntários. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, p. 67-77, 1997.
- NAVES, V. L. Crescimento, distribuição de matéria seca, concentração de clorofilas e comportamento estomático de mudas de três espécies florestais submetidas a diferentes níveis de radiação fotossinteticamente ativa. Lavras, 1993.76p. Dissertacao Mestrado - Escola Superior de Agricultura de Lavras.
- NAVES, V. L.; ALVARENGA, A. A.de.; DAVIDE, L.E.M. de. Efeito da luminosidade sobre o desenvolvimento e composicao quimica de duas especies florestais. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FISILOGIA (2.: 1990: Vicosa). Resumos. Vicosa: Universidade federal de Vicosa, 1990. p.30.
- NEFTEL, A., E. MOOR, H. OESCHGER & B. STAUFFER. 1985. The increase of atmospheric CO₂ in the last two centuries. Evidence from polar ice cores. Nature 315(6014):45-47.
- NOBEL, P.S. Physiochemical and environmental plant physiology. San Diego: Academic Press. 1991.635p.
- NOGUEIRA NETO, P; CARVALHO, J. C de M. A programme of ecological stations for Brazil. Environmental Conservation, v.6, n.2. p.95-104. 1979.
- OBERBAUER, S.F. & STRAIN, B.R. Effects of light regime on the growth and physiology of *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae) in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology, v.1, p.303-320. 1985. of Plant Physiology, v. 15, p. 63-92, 1988.
- OLIVEIRA FILHO, A.T. Estudos ecológicos da vegetação como subsídios para programa de revegetação com espécies nativas: uma proposta metodológica. Cerne, Lavras, v.1, n.1, p.113- 117, 1994.
- OLIVEIRA, F.; GROTTA, A. S. Contribuição ao estudo morfológico e anatômico de *Schinus terebenthifolius* Raddi, Anacardiaceae. Rev. Fac. Bioquim. São Paulo, São Paulo, v. 3, n.2, p. 271-93, 1965.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. Estudos ecologicos da vegetacao como subsidios para programa de revegetacao com especies nativas: uma proposta metodologica. Cerne, Lavras, v.1, n.1, p.113-117, 1994.
- OMETTO, J. CARLOS, Bioclimatologia Vegetal, São Paulo, Ed. Agronomica Ceres, 1981
- ORLÓCI, L. 1994. Global warming: the process and its anticipated phytoclimatic effects in temperate and cold zone. Coenoses 9: 69-74.
- OSUNKOYA, O.O. & ASH, J.E. Acclimation to a change in light regime in seedlings of six Australian rainforest tree species. Australian Journal of Botany. v.39, p.591-.605. 1991.

- PALTA, J.P. Leaf Chlorophyll Content. Remote Sensing Reviews. Langhorne, v.5,n.1. p. 207-213.1990.
- PARKHURST, D. F. & O. L. Loucks. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. Journal of Ecology 60: 505-537.
- PEZZOPANE, J.E.M.; REIS, G.G.; REIS, M.G.F.; OLIVEIRA-NETO, S.N.; HIGUCHI, P. Radiação luminosa e fotossíntese em quatro espécies lenhosas no interior de um fragmento de floresta secundária semidecidual. Floresta e Ambiente, v.10, n.1, p.48-57, 2003.
- PILLAR, V. D. P., BOLDRINI, I. I. & LANGE, O. 1992. Padrões de variação da vegetação campestre sob eucalipto. UFRGS, Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia. (não publicado)
- PIMENTEL GOMES, F. P. Curso de Estatística Experimental. ESALQ/USP. Piracicaba, 186p. 1982.
- PIMENTEL, D. et al. Conserving biological diversity in agricultural/ Forest systems. BioScience, v.42, n.5, p.354-362, 1992.
- PINA-RODRIGUES, F. C. M. Germinacao de sementes de *Tabebuia cassinoides* (Lam) DC. sob diferentes condicoes de luz. Informativo ABRATES, Brasilia, v.3, n.3. p. 118. 1990.
- PIÑA-RODRIGUES, F.C.M.; COSTA, L.G.S.; REIS, A. Estratégias de estabelecimento de espécies arbóreas e o manejo de florestas tropicais. In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 6, Campos do Jordão, 1990, Anais... São Paulo, SP, SBS/SBEF, 1990, p. 676-684. (Spreng) Taub em diferentes condições de sombreamento. Ciência Florestal, v.11, n.2, p.163-170, 2001.
- PINA-RODRIGUES, F.C.M.; COSTA, L.S.; REIS, A. Estrategias reprodutivas de espécies arboreas e o manejo de florestas tropicais. In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 6, Campos do Jordao, Sociedade Brasileira de Silvicultura, 1990. Anais... Campos do Jordao, 1990. V.3. p. 672-690.
- PINA-RODRIGUES, F.C.M.; PIRATELLI, A. J. Aspectos ecologicos da producao de sementes. In: AGUIAR, B. de A.; PINA-RODRIGUES, F.C.M; FIGLIOLA, M.B. Sementes Florestais Topicais. ABRATES, Brasilia - DF, 1993, p. 47-81.
- PINA-RODRIGUES, F.C.M; FIGLIOLIA, M. B. Grupos ecologicos e sugestoes de prioridade de pesquisa em tecnologia de sementes florestais. Informativo ABRATES, v.1, n.2, p. 71-72, 1991.
- PINHEIRO, A. L. Estudos de características dendrológicas, anatômicas e taxonômicas de Meliaceae na microrregião de Viçosa-MG. Vicososa, UFV, 1986. 192 p. Dissertacao (Mestrado) - Universidade Federal de Vicosa.
- PINTO, A. M.; VARELA, V. P. Influencia do sombreamento no desenvolvimento de mudas de louro-pirarucu (*Licaria canella* Meissn.). In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 7., Curitiba, Anais... Curitiba. v. 2. p. 762. 1993.
- POGGIANI, F.; BRUNI, S.; BARBOSA, E.S.Q. Efeito do sombreamento sobre o
- POGGIANI, F.; BRUNI, S.; BARBOSA., E.S.Q. Efeito do sombreamento sobre o crescimento de mudas de três espécies florestais. Revista do Instituto Florestal de São Paulo, São Paulo, v.4, n.2, p.564-569, 1992.

- POGGIANI, F; BRUNI, S; BARBOSA, E.S.Q. efeito do sombreamento sobre o crescimento das mudas de tres especies florestais. In: CONGRESSO NACIONAL SOBRE ESSENCIAS NATIVAS (2.: 1992: Sao Paulo). Anais. Sao Paulo: Instituto Florestal, 1992.p.564-569.
- POLHILL, R. M., RAVEN, P. H. (eds). Advances in Legume Systematics - Part 1. Royal Botanic Gardens. Kew. 1981.
- POORTER, L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morfholological and physiological traits. Functional Ecology, v.13, n.3, p. 396- 410, 1999.
- POPINIGIS, F. Fisiologia de Sementes. Brasilia: AGIPLAN, 1977. 289p.
- POPMA, J. & BONGERS, F. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. Journal of Tropical Ecology, v.7, p.85-97, 1991.
- POWLES, S. B. Photoinhibition of Photosynthesis Induced by Visible Light. Annual Review Plant Physiology, v. 35, p. 14-15, 1984.
- QUEIROZ, L.P. Leguminosas da Caatinga. Universidade Estadual de Feira de Santana, Royal Botanic Gardens, Kew e Associação de Plantas do Nordeste. Feira de Santana. 2009.
- QUEIROZ, M.H.; FIAMONCINI, D.I. Dormencia em sementes de Rapanea ferrugínea e Rapena umbellata. In: SIMPOSIO BRASILEIRO SOBRE TECNOLOGIA DE SEMENTES
- REID, D.M.; BEALL, F. D.; PHARIS, R. P. Environment Cues in Plant Growth and Development. In: STEWARD, F. C. (ed). Plant Physiology. Vol. X: Growth and Development, p. 65-181. San Diego: Academic Press Inc. 1991.
- REIS, A.; FANTINI, A.C.; REIS, M.S.; GUERRA, M.P.; DOEBELI, G. Aspectos sobre a conservação da biodiversidade e o manejo da Floresta Tropical Atlântica. In: CONGRESSO NACIONAL DE ESSÊNCIAS NATIVAS, 2, São Paulo, 1992, Anais... São Paulo, SP, IF, 1992, p.169-173.
- REIS, A; FANTINI; A.C; REIS, M. S. GUERRA, M. P.; DOEBELI, G. Aspectos sobre a conservacao da biodiversidade e o manejo da floresta tropical atlantica. Revista do Instituto Florestal, v.4, p. 169-173. 1992.
- REIS, G. G. dos. Crescimento e ponto de compensacao luminico em mudas de espécie florestais nativas submetidas a diferentes niveis de sombreamento. Revista Árvore, Viosa, v. 18, n.2, p.103-111, 1991.
- REIS, M.G.F.; REIS, G.G.; CLEMENTE, E.P.; PEZZOPANE, J.E.; ALMEIDA JÚNIOR, J.S. Influência da radiação solar fotossinteticamente ativa e do índice de área foliar sobre a regeneração natural de espécies arbóreas em fragmento florestal degradado. In: SIMPÓSIO NACIONAL DE RECUPERAÇÃO DE ÁREAS DEGRADADAS, 4, Blumenau, 2000, Anais... Blumenau, SC, SOBRAD/FURB, 2000, p.170.
- RICHLEFS, R. E. A. A. Economia da natureza. Rio de Janeiro. Guanabara Koogan, 30ed. 1996. 470p.
- RIZZINI, C. T. 1995. Árvores e madeiras úteis do Brasil – Manual de Dendrologia Brasileira. 2. ed. São Paulo: Edgard Blucher, 296p.

- ROCHA, M.T. Mudanças climáticas e mercado de carbono In: SANQUETTA, C.R.;BALBINOT, R.; ZILLIOTTO, M.A. Fixação de Carbono: atualidades, projetos e pesquisas. Curitiba-PR, AM Impressos, p 39-54, 2004.
- RONEN, R; GALUN, M. Pigment extraction from lichens with dimethyl sulfoxide (DMSO) and estimation of chlorophyll degradation. *Environmental and Experimental Botany*, v.24. n.3, p. 239-245, 1984.
- SACCO, J.E. Conceituação e terminologia relacionada à dormência de sementes. Pelotas. Universidade Federal de Pelotas, 1974. 20p.
- SAGERS, C.L. Persistence in a tropical understory: clonal growth in *Psychotria horizontalis*. In: SWAINE, M.D. (ed). *Ecology of Tropical Forest Seedlings*. UNESCO/Parthenon, Paris/Camfoth, v. 17, p.163 -172. 1996.
- SALLES, H.G. Expressão morfológica de sementes e plântulas I. *Cephalocercus fluminensis* (Miq) Britton e Rose(Cactaceae). *Revista Brasileira de Sementes*, Brasília, v.9, n.1, p. 73-81, 1987.
- SAMBUICHI, R.H.R. Ecologia da vegetação arbórea de Cabruca - Mata Atlântica raleada utilizada para cultivo de cacau – na região Sul da Bahia.2003. 140f. Tese (Doutorado em Ecologia). Instituto de Ciências Biológicas. Universidade de Brasília, Brasília, 2003.
- SAMBUICHI, R.H.R. Fitossociologia e diversidade de espécies arbóreas em cabruca (Mata Atlântica raleada sobre plantações de cacau) na região sul da Bahia, Brasil. *Acta Botânica Brasília*, v.16, n.1, p.89-101, 2002.
- SANCHES-CORONADO, M.E.; RINCON, E; VASQUEZ-YANES, C. Growth responses of three contrasting *Piper* species growing under different light conditions. *Canadian Journal of Botany*, v. 68, p. 1182 - 1186, 1990.
- SANTIAGO, E. J. A. de; PINTO, J. E. B. P.; CASTRO, E. M. de; LAMEIRA, O. A.; CONCEIÇÃO, H. E. O. da; GAVILANES, M. L. Aspectos da Anatomia Foliar da Pimenta (*Piper hispidinervium* C.D.C.) sob diferentes condições de luminosidade. *Ciência Agrotécnica*, Lavras, v.25, n.5, p.1035-1042, set/out, 2001.
- SANTOS, M.A. Inventário de Emissões de Gases de Efeito Estufa Derivadas de Hidrelétricas. 2000. 147p. Tese (Doutorado em Planejamento Energético). Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2000.
- SCALON, S. de P. Q. Estudo da germinação de sementes e produção de mudas de pau-pereira (*Platycyamus regnelli* Benth.). Lavras, 1991, 62p. Dissertacao (Mestrado) -Escola Superior de Agricultura de Lavras.
- SCALON, S. de P. Q; ALVARENGA, A. A. de. Efeito do sombreamento sobre a formação de mudas de Pau-pereira (*Platycyamus regnelli* Benth). *Revista Árvore*, Vicosa, v.17, n.3, p.265-270, 1993.
- SCALON, S. P. Q.; MUSSURY, R. M.; SCALON FILHO, H.; FRANCELINO, C. S. F. Desenvolvimento de mudas de aroeira (*Schinus terebenthifolius*) e sombrero (*Clitoria fairchildiana*) sob condições de sombreamento. *Ciência Agrotecnica*, Lavras, 30(1): 166-169, 2006.
- SCALON, S. P. Q.; SCALON-FILHO, H.; RIGONI, M.R. Germinação e crescimento de mudas de pitangueira (*Eugenia uniflora* L.) sob condições de sombreamento. *Revista Brasileira de Fruticultura*, v. 23, n.3, p.652-655, 2001.

- SCALON, S.P.Q. et al. Desenvolvimento de mudas de aroeira (*Schinus terebinthifolius*) e sombraireiro (*Clitoria fairchildiana*) sob condições de sombreamento. *Ciência Agrotecnica*, v.30, n.1, p.166-169, 2006.
- SCHIMPER, A. F. W. 1898. *Plant Geography upon a Physiological Basis*. Clarendon Press, Oxford, 1903. 839 p.
- SCHUPP, F. W.; HOME, H. F.; AUGSPURGER, C.K.; LEVEY, D. J. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology*, Durham, v.70, n.3, p.562-564, 1989.
- SHAINÉ, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. *Vegetation*, The Hague, v.75, p.81-86, 1988.
- SILVA, A. F.; SILVA, F. P.; PITOMBEIRA, J. B.; BARROS, L. M.; BEZERRA, A. P. L. Interceptação de luz, matéria seca, área foliar de linhagens de algodoeiro herbáceo. *Revista de Ciência Agrônômica*, vol. 36, n. 1, p 67-73, jan – abr., 2005.
- SILVA, F. A. S. Assistat-Statistical Assistance Software (Assistência Estatística). Versão 7.6 beta. 2011.
- SILVA, L.F.; MENDONÇA, J.R. Mata Atlântica do Sudeste da Bahia: interação ambiental e deterioração do ecossistema. *Revista Especeiaria*. v.1, n. 2, 1998.
- SILVA, L.M.M.; MATOS, V.P.; PEREIRA, D. D.; LIMA, A. A . Morfologia de frutos, sementes e plântulas de *Luetzelburgia auriculata* Duck (pau-serrote) e *Pterogyne nitens* Tu. (madeiranova-do-brejo) - Leguminosae. *Revista Brasileira de Sementes*, Brasília, v. 17, n.2, p. 154-159, 1995.
- SILVA, M.L.; JACOVINE, L.A.G.; VALVERDE, S.R. Oportunidade para o setor florestal brasileiro com o advento do mercado de créditos de carbono. *Revista Ação Ambiental*, n.21, p.14-16, 2001.
- SILVA, R. R. da; FREITAS, G. A. de; SIEBENEICHLER, S. C.; MATA, J. F. da; CHAGAS, J. R. Desenvolvimento inicial de plântulas de *Theobroma grandiflorum* (Willd. Ex Spreng.) Schum. Sob influência de sombreamento. *Acta Amazonica*, v.37, n.3, p. 365-370, 2007.
- SILVA, R.F.A.G.; PIÑA-RODRIGUES, F.C.M., COSTA, L.G.S. Comportamento de crescimento de espécies arbóreas em plantios na Amazônia. In: CONGRESSO INTERNACIONAL DE COMPENSADO E MADEIRA TROPICAL, 2, Belém, 1994, Anais... Rio de Janeiro, RJ, SENAI /DN, 1996, p.297-298.
- SISTEMA PARA ANÁLISES ESTATÍSTICAS E GENÉTICAS. SAEG. Versão 7.0. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 1997.
- SMITH, N.; DUBOIS, J.; CURRENT, D. et al. Experiências florestais na Amazônia brasileira: restrições e oportunidades. In: Programa Piloto para a Proteção das Florestas Tropicais do Brasil, Brasília, Brasil. 1998. 146p.
- SOARES, C.P.B.; OLIVEIRA, M.L.R. Equações para estimar a quantidade de carbono na parte aérea de árvores de eucalipto em Viçosa, Minas Gerais. *Revista Árvore*, v.26, n.5, p.533-539, 2002.
- SOUZA JR. J. O. Fatores edafoclimáticos que influenciam a produtividade do cacauzeiro cultivado no sul da Bahia, Brasil. 1997. Dissertação (Mestrado em Solos e Nutrição de Plantas). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 1997.
- SOUZA, C.A.S.; DIAS, L.A.S. Melhoramento ambiental e sócio-economia. In.: DIAS, L.A.S., ed. Melhoramento genético do cacauzeiro. Viçosa, FUNAPE, UFV, p.1-47, 2001.

- SOUZA, E. N.; PIÑA-RODRIGUES, F. C. M.; Comportamento de germinação de sementes de aroeira (*Schinus terebenthifolius* Raddi) sob diferentes condições de luz e temperatura. In: CONGRESSO E EXPOSIÇÃO NACIONAL SOBRE FLORESTAS, 6., 2000, Porto Seguro. Resumos técnicos. Rio de Janeiro: Instituto Ambiental Biosfera, p. 69, 2000.
- SOUZA, L. J. B. de. Fotomorfose e crescimento de *Cedrella fissilis* Vell. no viveiro e no plantio de enriquecimento em linhas. Curitiba, 1981. 117p. Dissertação, Universidade Federal do Paraná.
- SOUZA, L. J. B. de. Fotomorfose e crescimento de *Cedrella fissilis* Vell. no viveiro e no plantio de enriquecimento em linhas. Curitiba, 1981. 117p. Dissertação Mestrado - Universidade Federal do Paraná.
- SOUZA, V. C. Botânica Sistemática: Guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II/ Vinicius Castro Souza, Harri Lorenzi. 2º ed. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum, 2008.
- SOUZA-SILVA, J.C. Desenvolvimento inicial de *Cabralia canjerana* Saldanha em diferentes condições de luz. Boletim Herbário Ezechias Paulo Heringer, n. 4, p.80-89, 1999.
- SPURR, H.S; BARNES, B.V. Forest ecology. 3. ed. New York: J. Willey, 1980. 687p.
- STERN, W.T. Botanical Latin. History, Grammar, Syntax, Terminology and Vocabulary. Ed. Hafner Publishing Company, New York. 566p. 1992.
- STOUTJESDIJK, P. & BARKMAN, J. J. 1987. Microclimate, Vegetation and Fauna. Oplund, Uppsala. 216 p.
- STOWE, L. G. & J. L. BROWN. 1981. A geographic perspective on the ecology of compound leaves. Evolution 35: 818-821.
- STREIT, N. M.; CANTERLE, L. P.; CANTO, M. W.; HECKTHEUER, L. H. H. As clorofilas – Revisão Bibliográfica. Ciência Rural, v.35, n.3, mai-jun, 2005.
- STURION, J. A. Influência da profundidade de semeadura, cobertura do canteiro e sombreamento, na formação de mudas de *Prunus brasiliensis*. Boletim de Pesquisa Florestal, n.1, p.50-75, 1980.
- STURION, J.A ; IEDE, E. T. Influencia da profundidade de semeadura, cobertura de canteiro e sombreamento na formacao de mudas de *Ocotea porosa* (Ness) Liberato Barroso (Imbuia). In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 4.; 1982: Belo Horizonte. Anais...Sao Paulo: Sociedade Brasileira de Silvicultura., 1983. P. 513-516. (Silvicultura, v.8, n.28, 1983).
- SWAINE, M.; WHITMORE, T.C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. Vegetation, v.75, p.81-86, 1988.
- TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. Clareiras naturais e a riqueza de espécies pioneiras em uma floresta atlântica montana. Revista Brasileira de Biologia, v.59, n.2, 1999.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia Vegetal. 3ed. Porto Alegre: ArtMed., 2004. 719p.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia Vegetal. Porto Alegre Artmed, 3 ed., 2004.
- TEIXEIRA, A. C. B.; GOMIDE, J. A.; OLIVEIRA, J. A. de; ALEXANDRINO, E.; LANZA, D. C. F. Distribuição de Fotoassimilados de Folhas do Topo e da Base do Capim-Mombaça (*Panicum maximum* Jacq.) em Dois Estádios de Desenvolvimento. Revista Brasileira de Zootecnia, v.34, n.2, p.479-488, 2005.

- THOMAS, W.W.; CARVALHO, A.M. Projeto Mata Atlântica Nordeste: estudo fitossociológico de Serra Grande, Uruçuca-BA. In: Congresso Nacional de Botânica. Resumos, P 23, 1993.
- THOMPSON, W.A., HUANG, L.K. & KRIEDEMANN, P.E. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade tolerant rainforest trees. II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. *Australian Journal of Plant Physiology*, v.19, p.19-42, 1992.
- TILMAN, D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 362 p.
- TOGNETTI, R; MICHELOZZI, M; BORGHETTI, M. Response to light of shade-grown beech seedlings subjected to different watering regimes. *Tree Physiology*. v.14. p. 751-758. 1994.
- TOLEDO, F. F; MARCOS FILHO, J. Manual de sementes- tecnologia da produção. Sao Paulo: Agronomica Ceres, 1977. 224p.
- TREVIZAN, S.D.P. Mudanças no Sul da Bahia associadas a Vassoura-de-Bruca do cacau. In: International Cocoa Research Conference, 12, Salvador-1996. Proceedings, Logos: Cocoa Producers Alliance, p. 1109-1116, 1996.
- TUBELIS, A. & NASCIMENTO, F. J. L. do. 1980. *Meteorologia Descritiva*. Nobel, São Paulo. 374p. Walter, H. 1984. *Vegetação e Zonas Climáticas*. EPU, São Paulo, 1986.326p.
- TURNBULL, H. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rainforest trees species. *Oecologia*, v.87. p:110-117. 1991.
- UZÊDA, M.C. Agroecologia: nova forma de análise no resgate da diversidade. In: UZÊDA, M. C. et al.. *O desafio da agricultura sustentável: alternativas viáveis para o Sul da Bahia*. Ilhéus-BA: Editus. p123-131, 2004.
- VALLADARES, F.; WRIGHT, S.J.; LASSO, E.; KITAJIMA, K.; PEARCY, R.W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*, v.81, n.7, p.1925-1936, 2000.
- VALVERDE, S.R.; REZENDE, J.L.P.; CARVALHO, R.M.M.A. Mercado de créditos de carbono. *Revista Ação Ambiental*, n.21, p.8-11, 2001.
- VANDER-PIJL, L. Principles of seed dispersal in higher plants. Berlin: Springer Verlag, 1972. 162 p.
- VARELA, V.P.; SANTOS, J. Influencia do sombreamento na producao de mudas de Angelim-pedra *Dinizia excelsa* Ducke. In: SIMPOSIO INTERNACIONAL O DESAFIO DAS FLORESTAS NEOTROPICAIS (1991: Curitiba). *O desafio das florestas neotropicais*. Curitiba: Universidade Federal do Parana, 1991, p: 372 (Resumo).
- VIANELLO, RUBENS LEITE; ALVES, ADIL RAINIER- *Meteorologia Básica e Aplicações/ viçosa: UFV, 2006*
- VIDAL, V.N.; VIDAL, M.R.R. *Botânica - organografia*. Vicosa: UFV, 1995.114p.
- VIERLING, L.A.; WESSMAN, C.A. Photosynthetically active radiation heterogeneity within a monodominant Congolese rain forest canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*, v.103, p.265-278. 2000.

- WARDLAW, I. F. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist*, v. 116, p. 341-181. 1990.
- WELANDER, N.T.; OTTOSSON, B. Influence of photosynthetic photon flux on growth and transpiration in seedlings of *Fagus sylvatica*. *Tree Physiology*, v.17, p.133-140. 1997.
- WELANDER, N.T.; OTTOSSON, B. The influence of low light, drought and fertilization on transpiration and growth in young seedlings of *Quercus robur* L. *Forest Ecology and Management*. v.127, n.1/3, p.139-151, 2000.
- WHATLEY, J.M.; WHATLEY, F. R. *A luz e a vida das plantas*. Sao Paulo: EDUSP, 1982.101p. (Temas de Biologia, 30).
- WHITMORE, T.C. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. In: SWAINE, M.D. (Ed). *The ecology of tropical forest tree seedlings - man and the biosphere series*. New York, v.17, p.3-39, 1996.
- WHITMORE, T.C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, v.70, n.3, p.536-538. 1983.
- WHITMORE, T.C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, v.70, n.3, p.536-538. 1983.
- WHITMORE, T.C. Secondary succession from seed in tropical rain forest. *Forestry Abstracts*, Oxford, v. 44, n.12, p. 767-779, 1983.
- WOOD, J. G. 1934. The physiology of xerophytism in Australian plants. The stomatal frequencies, transpiration and osmotic pressures of sclerophyllous and tomentosesucculent leaved plants. *Journal of Ecology* 22: 69-87.
- ZELITCH, I. The close relationship between net photosynthesis and crop yield. *Bioscience*, v.32, n.10, p.796-802, 1982.