

**SÔNIA REGINA DUZ**

**RESPOSTAS DE CRESCIMENTO DE TRÊS ESPÉCIES  
ARBÓREAS DA FLORESTA ATLÂNTICA À VARIAÇÃO NA  
QUANTIDADE DE LUZ**

Dissertação apresentada ao  
Programa de Pós Graduação em  
Biologia Vegetal da Universidade  
Federal de Santa Catarina para  
obtenção do grau de Mestre em  
Biologia Vegetal.

**Orientador: Prof<sup>a</sup>. Dra. Maria Terezinha Silveira Paulilo**

**Florianópolis**

**2001**

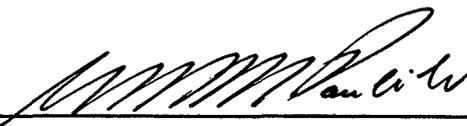
**"RESPOSTAS DE CRESCIMENTO DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREAS DA  
FLORESTA ATLÂNTICA À VARIAÇÃO NA QUANTIDADE DE LUZ "**

**POR**

**SÔNIA REGINA DUZ**

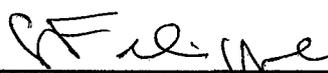
**Dissertação julgada e aprovada, em sua  
forma final, pelo Orientador e membros  
da Comissão Examinadora.**

**Comissão Examinadora:**



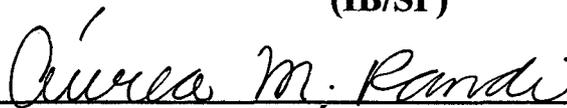
---

**Profa. Dra. Maria Terezinha Silveira Paulilo  
(BOT/CCB/UFSC)**



---

**Prof. Dr. Gil Martins Felipe  
(IB/SP)**



---

**Profa. Dra. Áurea Maria Randi  
(BOT/CCB/UFSC)**

Florianópolis, fevereiro de 2001

## AGRADECIMENTOS

À Prof<sup>a</sup>. Dra. Maria Terezinha Silveira Paulilo pela orientação, dedicação e apoio durante a realização deste trabalho.

À Prof<sup>a</sup>. Dra. Marisa dos Santos pela co-orientação e apoio para a realização deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Ademir Reis pelo auxílio e esclarecimentos que contribuíram para a realização deste trabalho.

À prof<sup>a</sup>. Maíke H. de Queiroz pelo fornecimento de sementes utilizadas neste trabalho.

À todos os professores e funcionários do Departamento de Botânica que em algum momento prestaram sua colaboração a este trabalho.

Ao colega Alexandre Siminsk, pela participação e apoio durante todas as etapas deste trabalho.

À todos os amigos e colegas que estiveram presentes durante a realização deste trabalho pela convivência, colaboração e estímulo, em especial à sempre presente, amiga Claudete Santa Catarina.

À meu marido André pela força, paciência e dedicação durante a realização deste trabalho.

Aos meus pais e irmão, que mesmo à distância, sempre estiveram presentes.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo auxílio financeiro.

## INDICE

	Página
<b>RESUMO</b>	iv
<b>INTRODUÇÃO</b>	1
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b>	5
1 – Material vegetal	5
2 - Obtenção de plantas e condições de crescimento	7
3 - Número de coletas e análise estatística	9
4 - Medidas de massa seca, área foliar, comprimento do caule e comprimento médio dos entrenós	10
5 - Análise de crescimento	10
6 - Extração e dosagem de clorofila	11
7 - Determinação da densidade e tamanho de estômatos	12
8 - Determinação da inclinação de folhas de <i>C. glazioui</i>	14
<b>RESULTADOS</b>	15
<b><i>CEDRELA FISSILIS</i></b>	15
<b>A - Crescimento de plantas em diferentes níveis de luz</b>	15
1 - Massa seca, raiz/parte aérea, área foliar e comprimento do caule	15
2- Análise de crescimento	16
3 - Teor de clorofila	17
4 - Densidade estomática e dimensões da célula-guarda e do poro de estômatos	18
<b>B - Crescimento de plantas transferidas de um nível de luz para outro</b>	19
1 - Massa seca, raiz/parte aérea, área foliar e comprimento médio do entrenó	19
2 - Análise de crescimento	26
3 – Teor de clorofila	29
<b><i>CECROPIA GLAZIOUI</i></b>	30
<b>A - Crescimento de plantas em diferentes níveis de luz</b>	30

1 – Massa seca, raiz/parte aérea, área foliar e comprimento do caule	31
2- Análise de crescimento	31
3 - Teor de clorofila	33
4 - Densidade estomática e dimensões da célula-guarda e do poro de estômatos	34
5- Determinação da inclinação das folhas	35
<b>B - Crescimento de plantas transferidas de um nível de luz para outro</b>	<b>37</b>
1 - Massa seca, raiz/parte aérea, área foliar e comprimento médio do entrenó	37
2 – Análise de crescimento	43
3 – Teor de clorofila	45
<b>BATHYSA AUSTRALIS</b>	<b>47</b>
<b>A - Crescimento de plantas</b>	<b>47</b>
1 – Massa seca, raiz/parte aérea, área foliar e comprimento do caule	47
2- Análise de crescimento	48
3 - Teor de clorofila	49
4 - Densidade estomática e comprimento e largura da célula-guarda e do poro de estômatos	50
<b>DISCUSSÃO</b>	<b>54</b>
<b>A – Crescimento de plantas em diferentes níveis de luz</b>	<b>54</b>
1 – Taxas de crescimento e alocação de biomassa	54
2 - Altura do caule e inclinação das folhas	57
3 - Teor de clorofila	59
4 – Densidade e dimensão dos estômatos	60
<b>B – Plantas transferidas de um nível de luz para outro</b>	<b>61</b>
<b>C - Considerações finais</b>	<b>63</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>66</b>
<b>ANEXO</b>	<b>77</b>

## RESUMO

A variação na disponibilidade de luz tem papel fundamental na dinâmica sucessional e na estrutura de florestas tropicais, uma vez que as espécies diferem na sua tolerância e resposta à quantidade de luz incidente. As espécies vegetais podem aclimatar-se à variação de luz no ambiente, através de mudanças morfofisiológicas reversíveis. O objetivo deste trabalho foi obter dados sobre o efeito da quantidade da luz no crescimento inicial de três espécies da floresta Tropical Atlântica de diferentes estágios sucessionais: *Cecropia glazioui* Sneth. (início de sucessão), *Cedrela fissilis* Veil. (intermediária na sucessão) e *Bathysa australis* (St Hil.) Hook. ex. Sch. (final de sucessão). As plantas, provindas da germinação de sementes, cresceram sob tela sombrite, permitindo a passagem de 50%, 30%, 15% e 2% da luz solar, por todo o tempo ou 78 dias, sendo, então, parte das plantas transferida para os outros níveis de luz, exceto *B. australis*, devido ao lento desenvolvimento das plântulas e por insuficiência de material. As três espécies apresentaram maior acúmulo de biomassa quando crescidas a 30% de luz. As taxas de crescimento relativo e de assimilação líquida mostraram uma tendência a menores valores nas menores irradiâncias e maiores valores nas maiores irradiâncias. *C. glazioui*, apresentou maior comprimento do caule nas menores irradiâncias, sem que este estivesse associado ao aumento de massa seca do caule. *C. fissilis* apresentou maior comprimento de caule em maior irradiância, sendo este associado com o aumento de massa seca. *B. australis* não mostrou variação do comprimento do caule com a variação da irradiância. *C. glazioui*, apresentou modificação do ângulo de inclinação das folhas, tomado-as mais perpendiculares ao solo em irradiâncias mais altas. As três espécies mostraram aumento do teor de clorofila total em termos de massa seca foliar em menor irradiância, e plasticidade para o aumento da densidade estomática em maior irradiância, sendo que apenas *B. australis* mostrou plasticidade para aumentar o tamanho do estômato com a diminuição da irradiância. Após a transferência, *C. fissilis* e *C. glazioui*, mostraram alterações morfofisiológicas no sentido de aclimatar a planta à nova irradiância, ou seja, aumento de captação de luz quando transferidas para baixa irradiância e aumento da taxa de assimilação líquida e diminuição da transpiração quando transferidas para alta irradiância.

## INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são ecossistemas heterogêneos, que apresentam grande diversidade biológica e alta variação nas condições ambientais (Ashton, 1977, Whittaker & Levin, 1972 *in* Pickett, 1983;). Os recursos na floresta tropical, individualmente ou em combinação, freqüentemente ocorrem em gradientes distintos ao longo dos quais as espécies competem diferencialmente (Ricklefs, 1977). A luz nas florestas tropicais é freqüentemente um fator limitante (Denslow *et al.*, 1990; Chazdon *et al.*, 1996; Kitajima, 1996).

A luz dentro de uma floresta tropical é um recurso altamente variável. A radiação incidente nas folhas do dossel pode diferir daquela incidente nas folhas próximas ao chão, devido à atenuação da radiação através dos vários estratos da cobertura vegetal; além disto, aberturas no dossel provocadas pela queda ou retirada de árvores alteram bruscamente a quantidade de luz que chega ao solo da floresta (Turnbull, 1991).

Esta variação na disponibilidade de luz dentro da floresta tem um papel fundamental na dinâmica sucessional e na estrutura da floresta, uma vez que as espécies diferem na sua tolerância e resposta à quantidade de luz incidente (Canham, 1988; Ellsworth & Reich, 1992; Wayne & Bazzaz, 1993).

Com base na sua resposta de crescimento à luz, as espécies arbóreas podem ser diferenciadas ecologicamente em dois grupos ecológicos extremos: intolerantes e tolerantes à sombra (Hartshorn, 1980). Plantas jovens de espécies intolerantes à sombra dominam estágios sucessionais iniciais e tendem a ser restritas a ambientes abertos com alta quantidade de luz, onde

crecem rapidamente; enquanto plantas jovens de espécies tolerantes à sombra dominam estágios sucessionais mais tardios e são abundantes sob o dossel fechado da floresta, onde são presumivelmente hábeis para crescer ou sobreviver (Spurr & Barnes, 1980 *in* Walters & Reich, 1996). Estes dois grupos representam os extremos de um gradiente contínuo de respostas à luz, existindo um grande número de espécies com grau intermediário de respostas à luz entre estes dois extremos (Osunkoya *et al.*, 1994).

As espécies vegetais podem ser capazes de aclimatar-se à variação de luz no ambiente. Esta aclimação dá-se através de mudanças morfofisiológicas reversíveis, que as ajudam a manter o funcionamento quando as condições ambientais são alteradas (Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1991). Esta capacidade de aclimação das espécies a mudanças de luz é variável de espécie para espécie e parece estar relacionada com a variabilidade e imprevisibilidade do ambiente no qual a espécie ocorre (Bazzaz & Pickett, 1980). Assim, as espécies que aparecem num estágio sucessional mais inicial parecem ter maior flexibilidade fisiológica que espécies de estágios sucessionais mais tardios (Bazzaz, 1979), embora haja casos em que espécies de estágios sucessionais mais tardios mostrem maior potencial de aclimação à variação de luz (Turnbull, 1991).

Muitos dos estudos do comportamento de espécies arbóreas tropicais em relação à variação de luz, têm sido feitos fazendo plantas crescerem em diferentes quantidades de luz constante, entretanto, na natureza uma mesma plântula experimenta variações na quantidade de luz devido a abertura ou fechamento de clareiras e a resposta da planta ao novo ambiente pode ser

afetada pelo ambiente prévio ao qual ela estava submetida (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1991; Kitajima, 1996).

A aclimação de plantas à quantidade de luz leva a maximizar o ganho total de carbono na planta e isto pode se dar através de dois caminhos: a) mudança nas propriedades de assimilação de carbono pelas folhas, envolvendo ajustamentos fisiológicos e morfológicos, e b) mudança no padrão de alocação de biomassa em favor da parte vegetativa mais severamente afetada pela mudança (Chow & Anderson, 1987; Osunkoya & Ash, 1991; Popma & Bongers, 1991).

As principais mudanças ocorridas nas folhas, decorrentes de aumento na quantidade de luz, e que redundam em melhor aproveitamento de carbono são: diminuição na produção de clorofila "b" em relação à clorofila "a", resultante da diminuição na quantidade de antenas coletoras de luz do fotossistema II, que são mais ricas em clorofila "b" que "a" (Givnish, 1988; Thompson *et al.*, 1992; Nikolaeva, 1994); aumento na quantidade de nitrogênio foliar, resultante de aumentos das quantidades de fotossistema II, de carregadores eletrônicos, tais como citocromo b/f e plastoquinona, de ATP sintetase e de ribulose bifosfato carboxilase-oxigenase (RUBISCO), enzima de fixação de gás carbônico no processo fotossintético (Anderson, 1986; Chow & Anderson, 1987); aumento na espessura foliar, resultando no aumento da relação massa foliar/área foliar (Popma & Bongers, 1991; Dias-Filho, 1997); aumento na densidade estomática e diminuição no tamanho dos estômatos (Abrams *et al.*, 1992; Lee *et al.*, 2000); maior alocação de biomassa para as raízes (Anderson, 1986; Chow &

Anderson, 1987; Givnish, 1988; Osunkoya *et al.*, 1994), variação na altura do caule (Poorter, 1999) e orientação das folhas (Ishida *et al.*, 1999).

O conhecimento das respostas morfológicas e fisiológicas das espécies em relação às variações das condições de luz pode ajudar a explicar e a prever seus padrões de ocorrência e abundância sob condições ambientais específicas (Dias-Filho, 1997; Mailly & Kimmins, 1997), como por exemplo, a manutenção e reposição das espécies após o aparecimento de clareiras, ou após o fechamento do dossel. Pode também, trazer subsídios para a exploração sustentada de espécies, ou para a implantação de planos de restauração de áreas degradadas.

Neste trabalho, foi avaliada a resposta morfofisiológica e o grau de aclimação, em relação à variação na quantidade de luz, de três espécies arbóreas da Floresta Ombrófila Densa. Estas espécies, *Cedrela fissilis* Vell., *Cecropia glazoui* Sneth. e *Bathysa australis* (St Hil.) Hook. ex Sch., em vista de seus habitats de ocorrência, supõe-se que difiram em sua resposta à variação na quantidade de luz.

## MATERIAL E MÉTODOS

### 1 – Material vegetal

Foram utilizadas plantas jovens de *Cedrela fissilis* Vell (Meliaceae), *Cecropia glazoui* Sneth. (Cecropiaceae) e *Bathysa australis* (St. Hil.) Hook. ex Sch. (Rubiaceae), provindas da germinação em laboratório de sementes recém coletadas. As sementes de *C. fissilis* foram cedidas pelo Instituto de Pesquisas Florestais (IPEF) - São Paulo, as de *C. glazoui* foram coletadas no município de Santo Amaro da Imperatriz (27° 41' 17" S, 48° 46' 43" O) e no município de Florianópolis (27° 35' 48" S, 48° 32' 57" O), SC, e as de *B. australis* foram coletadas no município de Águas Mornas (27° 41' 38" S, 48° 49' 25" O), SC.

*Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae), conhecida popularmente como cedro, é uma espécie arbórea de 20 a 35 m de altura (Lorenzi, 1998), encontrada desde Minas Gerais até o Rio Grande do Sul, principalmente distribuída nas florestas semidecídua<sup>1</sup> e pluvial Atlântica<sup>1</sup>, ocorrendo, porém em menor intensidade por todo o país (Reitz *et. al.*, 1978; Klein, 1984). É frequentemente encontrada nos capoeirões e matas secundárias (Reitz *et. al.*, 1978; Klein, 1984), ou em clareiras ou bordas da mata (Durigan *et al.*, 1997). É espécie heliófita ou esciófita, prefere solos com bastante umidade, como os encontrados nos vales e planícies aluviais (Lorenzi, 1998). Apresenta crescimento rápido, fornecendo muitas sementes viáveis com germinação rápida (Reitz *et al.*, 1978).

---

<sup>1</sup> Correspondência de terminologias, segundo Leite e Klein (1990):

Floresta semidecídua = Floresta Estacional Decidual.

Floresta Pluvial Atlântica, Mata da Planície Costeira, Mata Pluvial da encosta Atlântica = Floresta Ombrófila Densa.

Possui madeira de grande valor no mercado sendo utilizada em contraplacados, carpintaria, marcenaria, esquadrias, forros, molduras, caixilhos, construção naval e aeronáutica, caixas de charuto, instrumentos musicais, etc. (Rizzini, 1981).

***Cecropia glazioui*** Sneth. (Cecropiaceae), conhecida popularmente como embaúba, é uma espécie arbórea, encontrada desde a Bahia até o Rio Grande do Sul, ocorrendo na mata pluvial da encosta Atlântica<sup>1</sup> e na mata da planície costeira<sup>1</sup>. Espécie de rápido crescimento, atingindo de 8 a 16 metros de altura, dotada de copa pequena, mais ou menos corimbosa, com tronco ereto e cilíndrico, fistuloso, que abriga formigas agressivas no seu interior (Lorenzi, 1998). Planta pioneira (Tabarelli *et al.*, 1993), perenifólia, heliófita, seletiva higrófila, ocorrendo preferencialmente em capoeiras e capoeirões de derrubadas recentes. Sem valor comercial significativo, esta espécie é de grande importância ecológica para reflorestamentos mistos com essências nativas destinados a recuperação da vegetação de áreas degradadas (Lorenzi, 1998).

***Bathysa australis*** (St Hil.) Hook. ex Sch. (Rubiaceae), conhecida popularmente como macaqueiro, é uma espécie arbórea, encontrada desde o Rio de Janeiro até o Rio Grande do Sul, exclusiva da Floresta Ombrófila Densa da encosta Atlântica<sup>1</sup> do Sul do Brasil. Espécie de sub-bosque (Tabarelli *et al.*, 1993), esciófita e seletiva higrófila, desenvolvendo-se preferencialmente nos vales fechados ao longo de regatos, das planícies aluviais e solos úmidos. É uma das espécies características e mais expressivas do estrato das arvoretas nas florestas primárias de encosta. Atinge de 8 a 20 m de altura, com tronco

geralmente tortuoso, escavado ou angulado, com casca cinzenta e folhas enormes, tornando a espécie inconfundível nas florestas do Sul do Brasil. Apresenta madeira moderadamente pesada utilizada para caixotaria (Smith *et al.*, no prelo).

## 2 - Obtenção de plantas e condições de crescimento

As sementes, previamente desinfetadas com hipoclorito de sódio a 5% e lavadas em água corrente, foram colocadas em bandejas contendo papel de filtro umedecido com solução de Benlat (fungicida) na concentração de 100mg/ml. As bandejas foram recobertas com filme de PVC e mantidas em laboratório sob luz fluorescente branca, com densidade de fluxo de fótons de  $3\mu\text{mol de fótons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , fotoperíodo de oito horas, a  $24^{\circ}\text{C}\pm 2$ . *C. fissilis* e *C. glazioui* permaneceram nestas condições por sete dias e *B. australis*, por quatro meses. Após este período, as plântulas obtidas foram transplantadas para bandejas contendo terra de mata e vermiculita na proporção de 2:1. As bandejas foram recobertas com filme de PVC e permaneceram em laboratório sob as mesmas condições de luz e temperatura anteriores, sendo irrigadas sempre que necessário. As plantas permaneceram nestas condições por 20 dias (*C. fissilis*), 80 dias (*C. glazioui*) ou 125 dias (*B. australis*), quando então foram transplantadas para as condições definitivas de crescimento. Para padronização do tamanho no momento do transplante foram utilizadas, plantas de *C. fissilis* com cerca de 6,5cm de altura, de *C. glazioui*, com cerca de 1,5cm de altura e de *B. australis*, com cerca de 3cm de altura. As plântulas foram

transplantadas para sacos plásticos de 20 x 7cm, contendo terra de mata e compostagem termofílica na proporção de 1:1. A análise deste substrato encontra-se no anexo. Os sacos plásticos, contendo uma planta cada, foram divididos em quatro lotes de 100 plantas, por espécie. Cada lote foi colocado sob caixa de 1m<sup>3</sup>, confeccionada com tela sombrite de diferentes cortes de luz, as quais permitiam a passagem de 50%, 30%, 15% e 2% da luz solar incidente. As caixas de sombrite foram colocadas a céu aberto, evitando o auto-sombreamento. As plantas de *C. fissilis* e *C. glazioui*, permaneceram nestas condições de dezembro a maio e as de *B. australis* de maio a julho.

As medidas de corte de luz foram determinadas através de um quantômetro LICOR 250, tomando-se a densidade de fluxo de fótons a pleno sol e sob as telas sombrite, calculando-se, então, a porcentagem de corte de luz. A densidade de fluxo de fótons a pleno sol e em cada nível de luz foi medida ao meio dia, de um dia claro, com valor máximo a pleno sol de 1800  $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

A proporção de vermelho e vermelho extremo em cada nível de luz, foi medida com o quantômetro SKYE R/FR sensor (gentilmente cedido pelo Instituto de Botânica de São Paulo).

A temperatura dentro das caixas foi determinada através de termômetros de máxima e de mínima. A temperatura máxima entre as caixas de diferentes cortes de luz variou entre 32,5 °C e 33 °C e a mínima, entre 18,5 °C e 21 °C, sendo sempre as maiores temperaturas em caixas com menor corte de luz.

Após 78 dias de crescimento, 75 plantas de cada nível de luz foram transferidas para os outros três níveis de luz (25 plantas por nível de luz) e 25

plantas permaneceram no nível inicial de luz. Para *B. australis* não foram realizadas transferências de plantas de um nível de luz para outro, devido ao lento desenvolvimento das plântulas, não permitindo que o experimento fosse realizado dentro do tempo previsto, e a baixa taxa de germinação que levou a insuficiência de material.

### **3 - Número de coletas e análise estatística**

Para *C. fissilis* e *C. glazioui* foram realizadas três coletas, a primeira imediatamente antes das plantas serem colocadas nos diferentes níveis de luz (plantas consideradas com idade zero), a segunda, aos 78 dias de crescimento em cada nível de luz, coincidindo com a data da transferência de plantas de *C. fissilis* e *C. glazioui* de um nível de luz para outro, e a terceira, após 54 dias (*C. fissilis*) ou 67 dias (*C. glazioui*) desta transferência.

Para *B. australis*, foram realizadas duas coletas, uma imediatamente antes das plantas serem colocadas nos diferentes níveis de luz (plantas consideradas com idade zero) e uma segunda coleta aos 93 dias de crescimento em cada nível de luz.

As médias entre tratamentos foram comparadas por análise de variância seguida de teste de TUKEY para três ou mais tratamentos e teste t-Student para 2 tratamentos, através do programa computacional STATGRAPHICS (1993).

#### **4 - Medidas de massa seca, área foliar, comprimento do caule e comprimento médio dos entrenós**

Para a obtenção da massa seca, as plantas foram colocadas em estufa a 80°C por 48 horas, sendo, após este período, raiz, caule, pecíolo e folhas pesados separadamente.

A área foliar foi obtida escaneando-se as folhas das plantas e calculando-se a área da imagem obtida com o auxílio do programa computacional IDRISI para medidas de área (Eastman, 1997).

Determinou-se o comprimento do caule, com uma régua milimetrada, medindo-se a distância entre a transição raiz/ caule e a base da gema apical. O comprimento médio dos entrenós foi determinado dividindo-se o comprimento do caule pelo número de entrenós.

O comprimento do caule e entrenós foi também registrado através de fotografia de caule de plantas crescidas em diferentes níveis de luz.

Utilizaram-se nove plantas por tratamento, para a obtenção destas medidas.

#### **5 - Análise de crescimento**

A taxa média de crescimento relativo foi calculada pela equação  $TCR = (\ln M_2 - \ln M_1) / (T_2 - T_1)$ , a taxa média de assimilação líquida, pela equação  $TAL = [(M_2 - M_1) / (T_2 - T_1)] \times [(\ln A_2 - \ln A_1) / (A_2 - A_1)]$ , a razão média de área foliar, pela equação  $RAF = [(A_1 / M_1) + (A_2 / M_2)] / 2$ , a massa foliar específica, pela equação  $MFE = M_{foliar} / A$  e a razão de massa foliar, pela

equação  $RMF = M_{\text{foliar}} / M_{\text{total}}$ , onde: M representa a massa seca, T representa o tempo (1= inicial e 2= final) e A representa a área foliar (Hunt, 1982). Esta análise foi feita utilizando-se nove plantas por tratamento.

## 6 - Extração e dosagem de clorofila

Para as medidas do teor de clorofila, foram utilizadas três plantas por nível de luz, com três repetições para cada planta.

Da região mediana da folha mais jovem totalmente expandida, de plantas de cada nível de luz foram retirados discos, com área conhecida, até atingir o peso de 50mg. Para *C. fissilis*, os discos foliares foram colocados em tubos de ensaio contendo 3ml de Dimetil-Sulfóxido (DMSO) e levados à estufa, a 65°C por duas horas, para a retirada total da clorofila. Após este período, a solução de DMSO mais clorofila foi transferida para tubos graduados, completando-se o volume para 5ml, com DMSO (Hiscox & Israelstam, 1979). Os tubos de ensaio foram agitados e alíquotas desta solução foram utilizadas para medir o teor de clorofila. Devido à toxicidade da solução de DMSO e pelo fato do teor de clorofila não ser comparado entre espécies, optou-se pela utilização de solução cetônica para a extração da clorofila nas outras duas espécies. Para *C. glazioui* e *B. australis*, os discos foliares foram macerados em acetona 80% com o auxílio de um cadinho e mortar (Arnon, 1949). O extrato obtido foi centrifugado e alíquotas do sobrenadante utilizadas para a dosagem do teor de clorofila. O teor de clorofila foi medido segundo Arnon (1949): foi verificada a absorbância

de alíquotas das soluções de DMSO ou cetônica a 663nm para a clorofila "a"; 645nm para a clorofila "b". O teor de clorofila total (Cl) foi calculado a partir da seguinte fórmula:

$$Cl\ a = \{ [12,7x(A663)] - [2,69x(A645)] \} \times Vol(ml) / [peso(mg)x1000]$$

$$Cl\ b = \{ [22,9x(A645)] - [4,68x(A663)] \} \times Vol(ml) / [peso(mg)x1000]$$

$$Cl\ total = Cl\ a + Cl\ b$$

Onde: A = absorvância, Cl a = clorofila a e Cl b = clorofila b.

## 7 - Determinação da densidade e tamanho de estômatos

Em plantas de *C. fissilis* e de *B. australis*, réplicas da superfície da face abaxial da folha foram retiradas com esmalte incolor para unhas, e montadas em lâmina e lamínula (Kamaludin & Grace, 1992). Em *C. glazioui*, devido à presença de inúmeros tricomas na epiderme abaxial, não foi possível observar estômatos através das réplicas de esmalte, por este fato utilizou-se a técnica de dissociação de tecidos descrita a seguir. Porções de folhas de *C. glazioui* foram diafanizados através de fervura em álcool 98° até a descoloração total, lavadas em água e colocadas em solução de Jeffrey (Joahnsen, 1940) por três horas para dissociação dos tecidos e novamente lavadas em água. Pequenos pedaços de epiderme da face abaxial foram coletados com o auxílio de um pincel e corados com Giemsa (Lillie, 1965), sendo então montados em lâmina e lamínula com glicerina líquida 50%. A contagem dos estômatos por mm<sup>2</sup> da epiderme, face abaxial (única face com estômatos, nas três espécies), foi feita em áreas intercostais da região mediana da folha mais jovem totalmente

expandida. Utilizou-se microscópio óptico, marca Zeiss, modelo Laboval, com magnitude de 400 X. As imagens foram projetadas, com auxílio de câmara-clara, sobre área demarcada de 200 x 200  $\mu\text{m}$ . Posteriormente foi estabelecida a equivalência do número de estômatos obtidos, nesta área, em  $\mu\text{m}^2$ , para 1  $\text{mm}^2$ . Foram utilizadas três plantas por nível de luz. Para cada folha foram feitas oito repetições, totalizando 24 repetições por nível de luz. Este número excedeu em todos os casos o número mínimo amostral, o qual foi calculado pela equação  $n = (t^2 \cdot s^2) \cdot d^{-2}$ , onde  $t$  é dado pela tabela de Student (considerando  $n-1$  para significância 0,5),  $s$  é o desvio padrão e  $d$  é igual a  $E/100 \times \text{média}$ ,  $E=10$  para 10% de probabilidade, valor considerado satisfatório.

Para a obtenção das medidas de comprimento e largura das células-guarda e do poro dos estômatos, as imagens foram projetadas com o auxílio de câmara clara acoplada a microscópio. Marcaram-se em papel os limites do maior comprimento e da maior largura da célula-guarda e do poro. Posteriormente, obtiveram-se as medidas destes limites com auxílio de uma régua milimetrada, as quais foram, então, convertidas para  $\mu\text{m}$ . Para cada tratamento foram utilizadas três plantas, medindo-se oito estômatos em cada uma.

Fotomicrografias de réplicas da superfície da face abaxial da lâmina foliar de *C. fissilis* e de *B. australis* e de pequenos pedaços de epiderme da face abaxial da lâmina foliar de *C. glazioui* foram feitas utilizando filme Kodak TMAX 135/100 ASA, em microscópio Olympus BH2, equipado com fotoautomático, no Laboratório de Citologia da UFSC. As imagens foram reproduzidas usando

Scanner Genius com Microsoft Photo Editor. Pequenos pedaços de lâmina foliar foram desidratadas em estufa, a 40°C, foram montados em suportes usando cola de prata (esmalte incolor + prata) e cobertos com Carbono em aparelho Baltec, modelo SCD-050. As fotomicrografias dos estômatos foram efetivadas em microscópio eletrônico de varredura, marca Phillips, modelo XL30, no Laboratório de Materiais da UFSC.

### **8 - Determinação da inclinação de folhas de *C. glazioui***

Para a determinação da inclinação das folhas de *C. glazioui*, mediu-se, através de transferidor, o ângulo formado entre a superfície inferior do pecíolo e o caule e entre a face inferior da folha e o pecíolo. Foram utilizadas seis plantas crescidas por 146 dias a 50% e 2% de luz.

## RESULTADOS

### ***CEDRELA FISSILIS***

#### **A - Crescimento de plantas em diferentes níveis de luz**

Os efeitos dos diferentes níveis de luz sobre os parâmetros analisados foram mais marcantes em plantas crescidas por mais tempo nos diferentes sombreamentos (131 dias), embora com menos tempo de tratamento (78 dias) algumas tendências já puderam ser evidenciadas.

#### **1 - Massa seca, raiz/parte aérea, área foliar e comprimento do caule**

Observa-se pela tabela 1, que em termos de massa seca total, as plantas apresentaram menor crescimento a 2% de luz (78 ou 131 dias de crescimento) e maior crescimento a 30% de luz (131 dias de crescimento). A razão raiz/parte aérea (R/PA) em plantas crescidas a 2% de luz mostra que houve maior alocação de biomassa para a parte aérea neste nível de luz do que nos outros após 78 e 131 dias de crescimento, enquanto que nos demais níveis de luz, a R/PA foi semelhante. A área foliar não mostrou diferença significativa entre os diversos tratamentos no período estudado. As plantas apresentaram menores comprimentos de caule quando crescidas nos dois extremos de luz, 50% e 2%, já as crescidas nos níveis intermediários de luz, 30% e 15%, apresentaram maior altura de caule.

**Tabela 1.** Massa seca de raiz, caule, folhas, parte aérea e total, razão raiz/parte aérea (R/PA), área foliar e comprimento do caule de plantas de *C. fissilis* crescidas em condições de laboratório, por 20 dias (idade 0) e por 78 e 131 dias sob diferentes níveis de luz.

Idade (dias)	Nível de luz	Raiz (mg)	Caule (mg)	Folhas (mg)	PA (mg)	Total (mg)	R/PA	Área foliar (cm <sup>2</sup> )	Caule (cm)
0	-	5	7	21	28	34	0,18	11,2	-
78	50%	259 <sub>a</sub>	128 <sub>ab</sub>	397 <sub>ab</sub>	525 <sub>ab</sub>	784 <sub>ab</sub>	0,49 <sub>a</sub>	182,1 <sub>a</sub>	-
	30%	287 <sub>a</sub>	208 <sub>a</sub>	536 <sub>a</sub>	744 <sub>a</sub>	1031 <sub>a</sub>	0,38 <sub>a</sub>	271,3 <sub>a</sub>	-
	15%	302 <sub>a</sub>	199 <sub>ab</sub>	636 <sub>a</sub>	835 <sub>a</sub>	1137 <sub>a</sub>	0,37 <sub>a</sub>	287,9 <sub>a</sub>	-
	2%	75 <sub>b</sub>	111 <sub>b</sub>	226 <sub>b</sub>	337 <sub>b</sub>	412 <sub>b</sub>	0,24 <sub>b</sub>	153,8 <sub>a</sub>	-
131	50%	684 <sub>b</sub>	507 <sub>b</sub>	753 <sub>b</sub>	1260 <sub>b</sub>	1944 <sub>b</sub>	0,54 <sub>a</sub>	274,7 <sub>a</sub>	14,83 <sub>b</sub>
	30%	1002 <sub>a</sub>	769 <sub>a</sub>	995 <sub>a</sub>	1764 <sub>a</sub>	2766 <sub>a</sub>	0,56 <sub>a</sub>	293,5 <sub>a</sub>	20,38 <sub>a</sub>
	15%	577 <sub>b</sub>	579 <sub>b</sub>	788 <sub>b</sub>	1367 <sub>b</sub>	1944 <sub>b</sub>	0,42 <sub>b</sub>	353,1 <sub>a</sub>	22,12 <sub>a</sub>
	2%	211 <sub>c</sub>	234 <sub>c</sub>	425 <sub>c</sub>	659 <sub>c</sub>	870 <sub>c</sub>	0,31 <sub>b</sub>	251,9 <sub>a</sub>	16,11 <sub>b</sub>

Letras comparam na vertical apenas dentro de uma mesma idade. Valores seguidos de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

## 2- Análise de crescimento

Observa-se pela tabela 2, que as taxas médias de crescimento relativo (TCR) e de assimilação líquida (TAL) foram menores ou tendendo a menor valor, enquanto a razão média de área foliar (RAF) foi maior ou tendendo a maior valor, a 2% de luz que no demais tratamentos. A massa foliar específica (MFE) e a razão de massa foliar (RMF) não mostraram diferença significativa

aos 78 dias de crescimento, mas aos 131 dias de crescimento a MFE foi maior nos dois maiores níveis de luz e a RMF foi maior no menor nível de luz.

**Tabela 2.** Taxa média de crescimento relativo (TCR), taxa média de assimilação líquida (TAL), razão média de área foliar (RAF), massa foliar específica (MFE) e razão de massa foliar (RMF) de plantas de *C. fissilis* crescidas entre 0 e 78 dias e entre 78 e 131 dias sob diferentes níveis de luz.

Intervalo de tempo (dias)	Níveis de luz	TCR (mg. mg <sup>-1</sup> . dia <sup>-1</sup> )	TAL (mg.cm <sup>-1</sup> .dia <sup>-1</sup> )	RAF (cm <sup>2</sup> .mg <sup>-1</sup> )	MFE* (mg.cm <sup>-2</sup> )	RMF*
0 - 78	50%	0,0402 <sub>a</sub>	0,153 <sub>ab</sub>	0,291 <sub>a</sub>	1,86 <sub>a</sub>	0,45 <sub>a</sub>
	30%	0,0437 <sub>a</sub>	0,154 <sub>ab</sub>	0,308 <sub>a</sub>	1,63 <sub>a</sub>	0,44 <sub>a</sub>
	15%	0,0445 <sub>a</sub>	0,185 <sub>a</sub>	0,309 <sub>a</sub>	2,15 <sub>a</sub>	0,46 <sub>a</sub>
	2%	0,0323 <sub>b</sub>	0,098 <sub>b</sub>	0,353 <sub>a</sub>	1,37 <sub>a</sub>	0,46 <sub>a</sub>
78 - 131	50%	0,0193 <sub>a</sub>	0,111 <sub>ab</sub>	0,196 <sub>b</sub>	2,38 <sub>b</sub>	0,34 <sub>b</sub>
	30%	0,0208 <sub>a</sub>	0,133 <sub>a</sub>	0,194 <sub>b</sub>	2,92 <sub>a</sub>	0,30 <sub>b</sub>
	15%	0,0146 <sub>a</sub>	0,063 <sub>b</sub>	0,256 <sub>ab</sub>	1,83 <sub>c</sub>	0,33 <sub>b</sub>
	2%	0,0144 <sub>a</sub>	0,050 <sub>b</sub>	0,321 <sub>a</sub>	1,48 <sub>c</sub>	0,41 <sub>a</sub>

Letras comparam na vertical apenas dentro de um mesmo intervalo de tempo. Valores seguidos de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey. \* MFE e RMF foram calculadas aos 78 e 131 dias.

### 3 - Teor de clorofila

Observa-se pela tabela 3, que o conteúdo de clorofila a e b e total apresentou uma tendência ao aumento com a diminuição do nível de luz, em termos de massa foliar, sendo maior a 2% de luz que a 50% de luz. Em termos de unidade de área foliar, houve tendência à diminuição do conteúdo de

clorofila a ou b e total com a diminuição dos níveis de luz. A razão clorofila a/clorofila b (Cl a/b) foi similar em plantas a 30%, 15% e 2% de luz e ligeiramente maior, embora não significativamente a 50% de luz.

**Tabela 3.** Teor de clorofila (Cl) por unidades de massa e área foliares e razão clorofila a/clorofila b (Cl a/b) em plantas de *C. fissilis* crescidas por 131 dias sob diferentes níveis de luz.

Níveis de luz	Cl a		Cl b		Cl total		Cl a/b
	(µg/mg)	(µg/cm <sup>2</sup> )	(µg/mg)	(µg/cm <sup>2</sup> )	(µg/mg)	(µg /cm <sup>2</sup> )	
50%	0,743 <sub>c</sub>	2,697 <sub>a</sub>	1,487 <sub>b</sub>	5,410 <sub>a</sub>	2,230 <sub>a</sub>	8,107 <sub>a</sub>	0,500 <sub>a</sub>
30%	0,793 <sub>bc</sub>	2,723 <sub>a</sub>	1,707 <sub>ab</sub>	5,860 <sub>a</sub>	2,497 <sub>ab</sub>	8,583 <sub>a</sub>	0,467 <sub>a</sub>
15%	0,993 <sub>a</sub>	2,890 <sub>a</sub>	2,170 <sub>a</sub>	6,313 <sub>a</sub>	3,170 <sub>a</sub>	9,207 <sub>a</sub>	0,457 <sub>a</sub>
2%	0,943 <sub>ab</sub>	2,337 <sub>a</sub>	2,033 <sub>a</sub>	5,020 <sub>a</sub>	2,980 <sub>a</sub>	7,357 <sub>a</sub>	0,467 <sub>a</sub>

Letras comparam na vertical. Valores seguidos de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

#### 4 - Densidade estomática e dimensões da célula-guarda e do poro de estômatos

Pela tabela 4, observa-se que a densidade estomática foi menor em plantas a 2% de luz que a 30% e 50% de luz. Também, quando se considera o número total de estômatos na folha (área foliar x densidade estomática), observa-se que a 2% de luz, o número total de estômatos foi menor (cerca de 65.000) que nos demais tratamentos (cerca de 100.000). O comprimento da célula-guarda foi maior nos dois extremos de luz (50% e 2%), e menor nos níveis intermediários de luz (30% e 15%), enquanto que a largura não mostrou diferença significativa. O comprimento do poro foi maior a 50% de luz, e menor

nos demais níveis de luz, e a largura do poro foi maior a 50% e 2% de luz e menor a 30% e 15% de luz. A figura 1 ilustra, através de fotomicrografias, a densidade estomática em plantas sob diferentes níveis de luz.

**Tabela 4.** Área foliar, densidade estomática, dimensões da célula-guarda e do poro de estômatos da epiderme abaxial de folhas de plantas de *C. fissilis* crescidas por 131 dias sob diferentes níveis de luz.

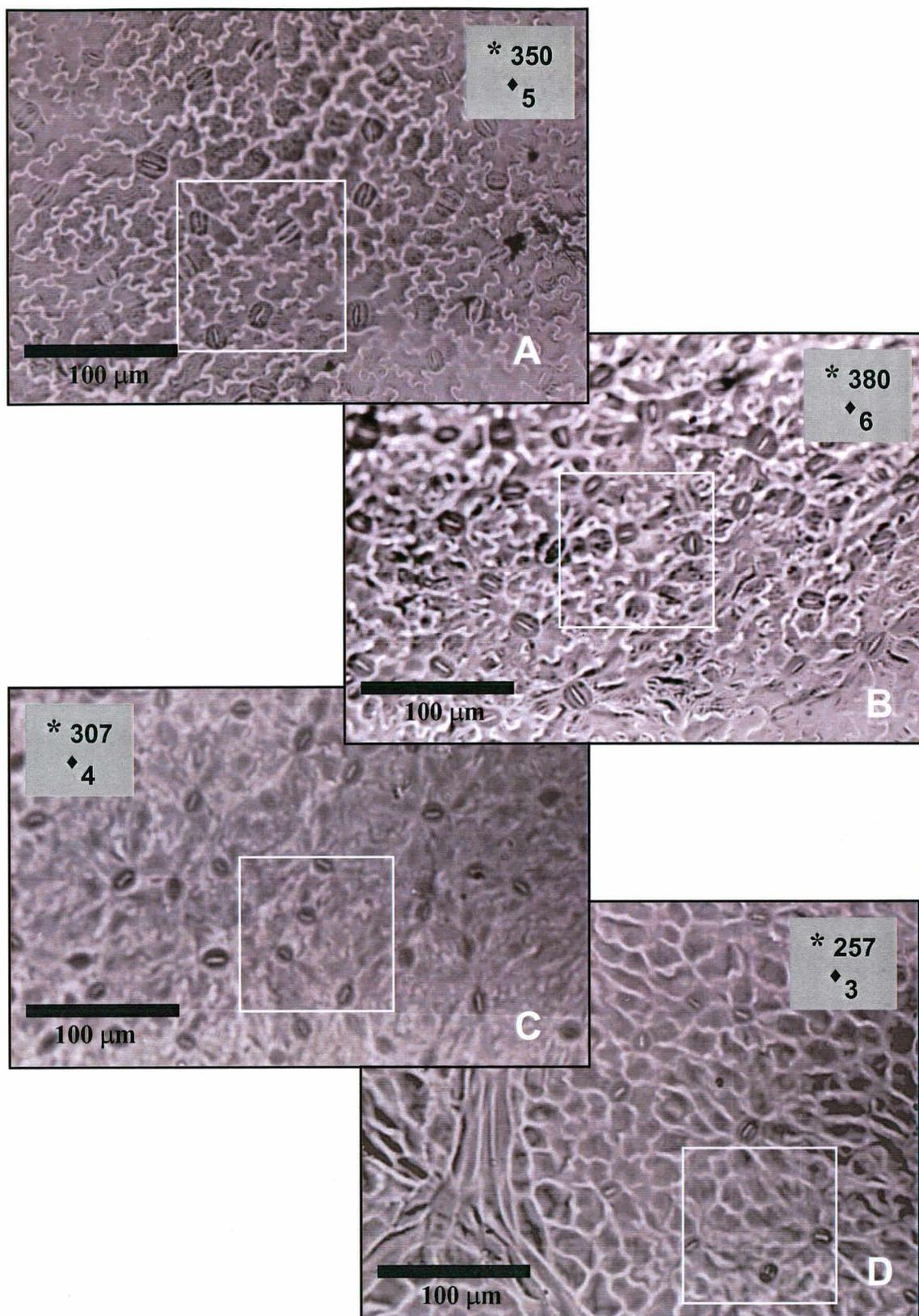
Níveis de luz	Área foliar* (cm <sup>2</sup> )	Densidade estomática (n°)	Comprimento da célula-guarda (µm)	Largura da célula-guarda (µm)	Comprimento do poro (µm)	Largura do poro (µm)
50%	274,65 <sub>a</sub>	350 <sub>ab</sub>	18,28 <sub>a</sub>	4,71 <sub>a</sub>	11,69 <sub>a</sub>	3,11 <sub>ab</sub>
30%	293,49 <sub>a</sub>	380 <sub>a</sub>	16,08 <sub>b</sub>	5,03 <sub>a</sub>	9,26 <sub>b</sub>	1,00 <sub>bc</sub>
15%	353,12 <sub>a</sub>	307 <sub>bc</sub>	15,21 <sub>b</sub>	4,39 <sub>a</sub>	8,58 <sub>b</sub>	0,76 <sub>c</sub>
2%	251,93 <sub>a</sub>	257 <sub>c</sub>	18,44 <sub>a</sub>	4,75 <sub>a</sub>	9,22 <sub>b</sub>	3,91 <sub>a</sub>

Letras comparam na vertical. Valores seguidos de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.\* A área foliar diz respeito à área da folha na qual foi medida a densidade estomática.

## **B - Crescimento de plantas transferidas de um nível de luz para outro**

### **1 - Massa seca, raiz/parte aérea, área foliar e comprimento médio do entrenó**

Pela figura 2, observa-se que as plantas crescidas inicialmente a 50% de luz e posteriormente transferidas para menor nível de luz, apresentaram, com exceção daquelas transferidas para 30% de luz, menor massa seca total, ou uma tendência à diminuição da massa seca total, em relação as que permaneceram a 50% de luz. As plantas crescidas inicialmente a 30% de luz e



**Figura 1.** Fotomicrografia, em MO, da epiderme na face abaxial de folhas de *C. fissilis* crescidas por 131 dias sob diferentes níveis de luz. **A:** 50% de luz, **B:** 30% de luz, **C:** 15% de luz, **D:** 2% de luz. \* Indica o valor da densidade estomática presente na tabela 4, ♦ indica o valor da densidade estomática no espaço delimitado pelo quadrado.

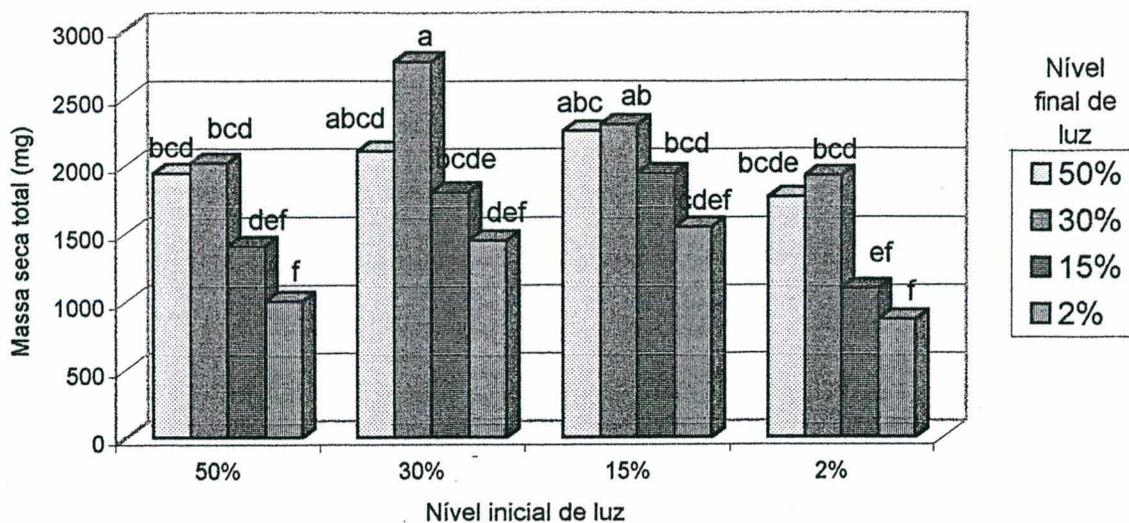
transferidas para maior ou menor nível de luz, apresentaram menor massa seca total, ou uma tendência a menor valor em relação as que permaneceram a 30% de luz. Quando crescidas inicialmente a 15% de luz e transferidas para maior ou menor nível de luz, as plantas apresentaram uma tendência a ter menor massa seca total quando transferidas para menor nível de luz e maior massa seca quando transferidas para maior nível de luz, em relação as que permaneceram a 15% de luz. As plantas, crescidas inicialmente a 2% de luz e transferidas para maior nível de luz, apresentaram maior massa seca total quando transferidas para 50% ou 30% de luz e uma tendência a ter maior massa seca quando transferidas para 15% de luz. Comparando todos os tratamentos em conjunto, observa-se que houve uma tendência das plantas a apresentarem maior massa seca quando o nível inicial de luz foi de 30% e 15%.

Pela figura 3, observa-se que a razão raiz/parte aérea de plantas mostrou uma tendência a diminuir quando transferidas para menor nível de luz e a aumentar quando transferidas para maior nível de luz, com exceção das plantas transferidas de 50% de luz para 30% de luz.

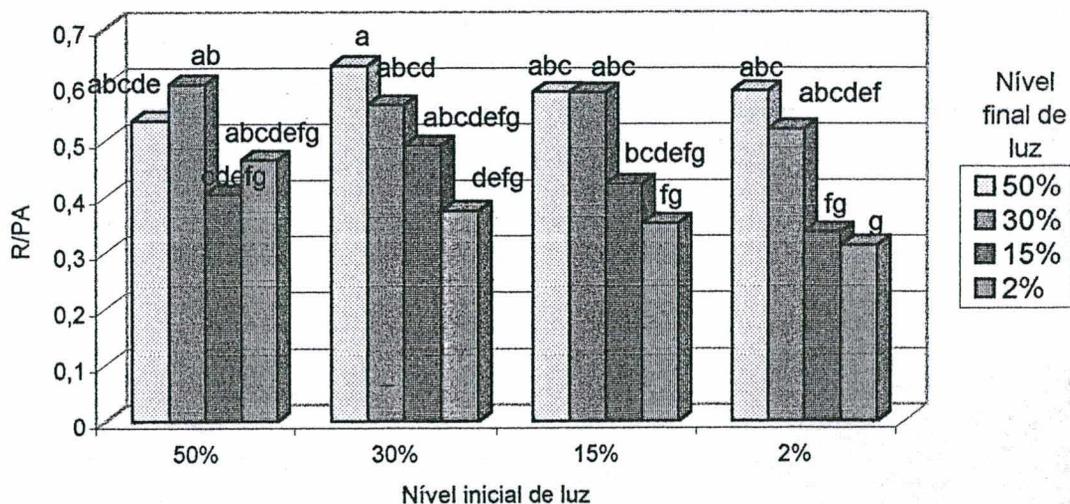
Pela figura 4, observa-se que a área foliar de plantas não apresentou diferença significativa, ou mesmo tendência que possa ser observada quando as plantas foram transferidas de um nível de luz para outro, com exceção das plantas inicialmente a 50% de luz, que mostraram uma tendência à diminuição da área foliar com a diminuição do nível de luz.

Pela figura 5, observa-se que o comprimento médio do entrenó apresentou uma tendência a diminuir quando as plantas foram transferidas para níveis de luz menores e uma tendência ao aumento, quando transferidas de 2%

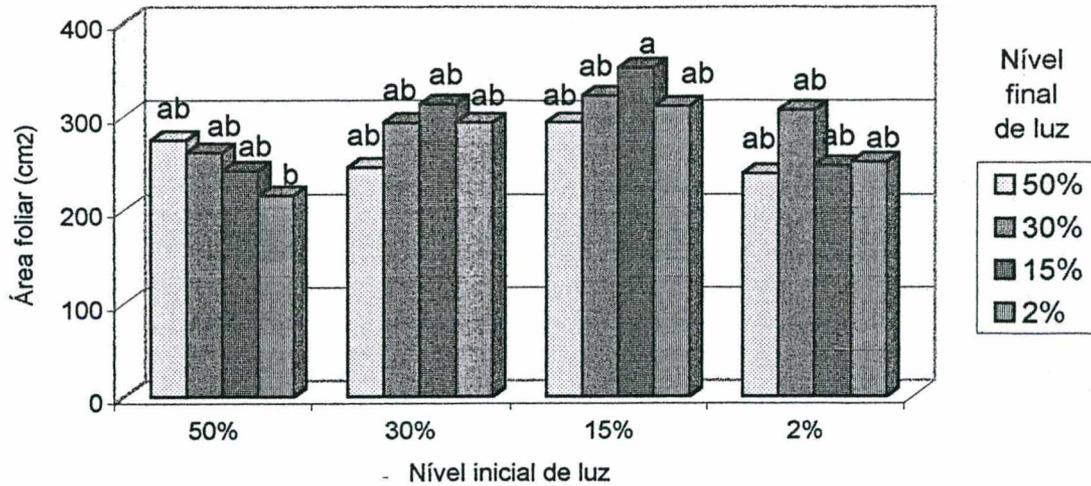
para níveis de luz maiores. Quando crescidas inicialmente a 30% e 15% de luz, nenhuma tendência pôde ser observada quando transferidas para outros níveis de luz. A figura 6, ilustra o ocorrido com plantas crescidas a 50% ou 2% de luz e transferidas para 50% ou 2% de luz. A porção basal do caule mostra o efeito do nível inicial de luz e a porção apical, o efeito do nível final de luz. Na figura 6A, observa-se que os entrenós crescidos a 2% de luz (parte basal) são mais longos que os crescidos a 50% de luz (parte apical). Já na figura 6B, não é observada diferença entre o comprimento do entrenó a 50% de luz (parte basal) e 2% de luz (parte apical). O resultado observado na figura 6A é contraditório ao observado na figura 6B e não coincide com o comportamento em altura do caule de plantas de *C. fissilis* crescidas sob diferentes níveis de luz (tabela1). Lá, o menor comprimento do caule foi a 50% e 2% de luz, contrariamente ao mostrado na figura 6A. Também, não coincide com a tendência observada na figura 5, onde os entrenós diminuíram com a diminuição do nível de luz. O que deve ter ocorrido é que se fotografou não o comportamento médio, mas sim uma exceção.



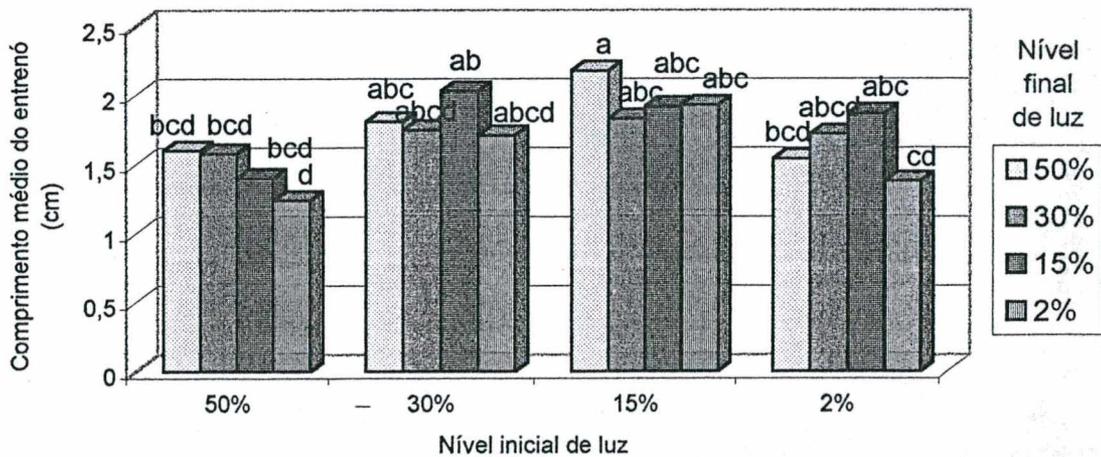
**Figura 2.** Massa seca total de plantas de *C. fissilis* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível de luz (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 54 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.



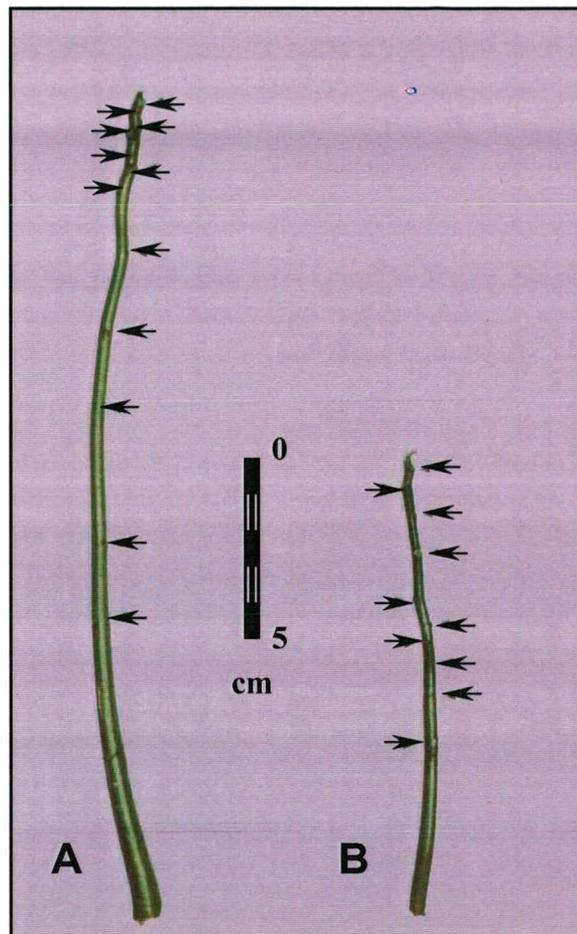
**Figura 3.** Razão raiz/parte aérea de plantas de *C. fissilis* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível de luz (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 54 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.



**Figura 4.** Área foliar de plantas de *C. fissilis* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível de luz (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 54 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.



**Figura 5.** Comprimento médio do entrenó de plantas de *C. fissilis* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível de luz (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 54 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.



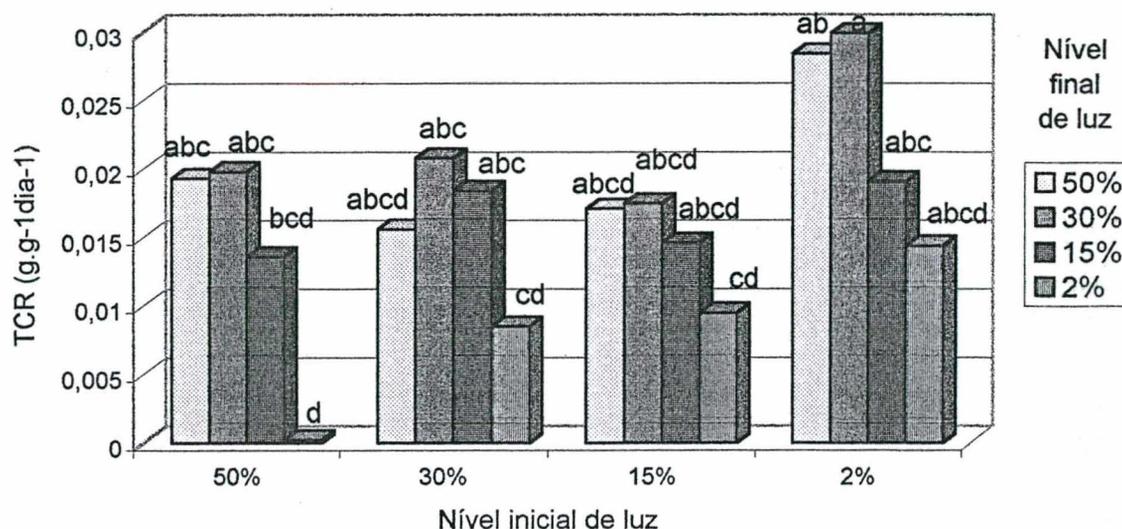
**Figura 6.** Fotografia de caule de plantas de *C. fissilis* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível de luz (nível final). **A:** plantas crescidas por 78 dias a 2% de luz e transferidas para 50% de luz por 114 dias. **B:** plantas crescidas por 78 dias a 50% de luz e transferidas para 2% de luz por 114 dias. Setas indicam a posição dos nós.

## 2 - Análise de crescimento

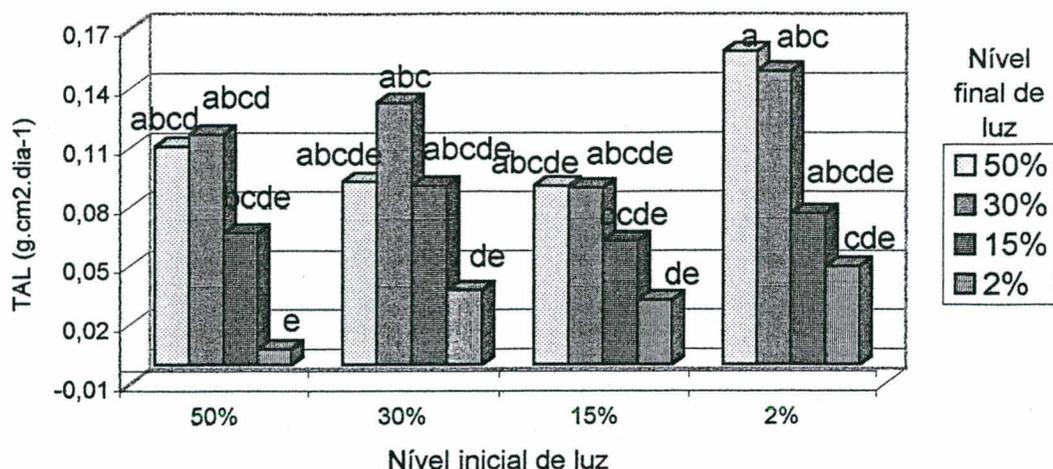
Observa-se pela figura 7, que plantas crescidas inicialmente a 50% de luz e transferidas para 2% de luz apresentaram a menor TCR. As plantas crescidas inicialmente a 30% de luz e transferidas para os demais níveis de luz mostraram uma tendência à diminuição da TCR quando transferidas para outros níveis de luz. Plantas crescidas a 15% de luz, mostraram tendência a diminuir a TCR quando transferidas para menor nível de luz e a aumentar a TCR quando transferidas para maior nível de luz. Plantas crescidas inicialmente a 2% apresentaram a maior TCR ou uma tendência ao aumento, quando transferidas para maior nível de luz.

Observa-se pela figura 8, que o ocorrido para a TAL seguiu o ocorrido para a TCR, ou seja, plantas crescidas inicialmente a 50% de luz apresentaram menor valor, ou tendência a apresentarem menores valores de TAL, quando transferidas para 15% e 2% de luz. Quando crescidas inicialmente a 30% de luz, apresentaram menor TAL, ou uma tendência a menores valores desta taxa, quando transferidas para qualquer nível de luz. Nas plantas crescidas inicialmente a 15% de luz, houve tendência ao aumento da TAL, quando transferidas para maior nível de luz e diminuição da TAL quando transferidas para menor nível de luz. Plantas crescidas inicialmente a 2% de luz apresentaram um aumento na TAL, ou uma tendência ao aumento desta taxa, quando transferidas para maior nível de luz.

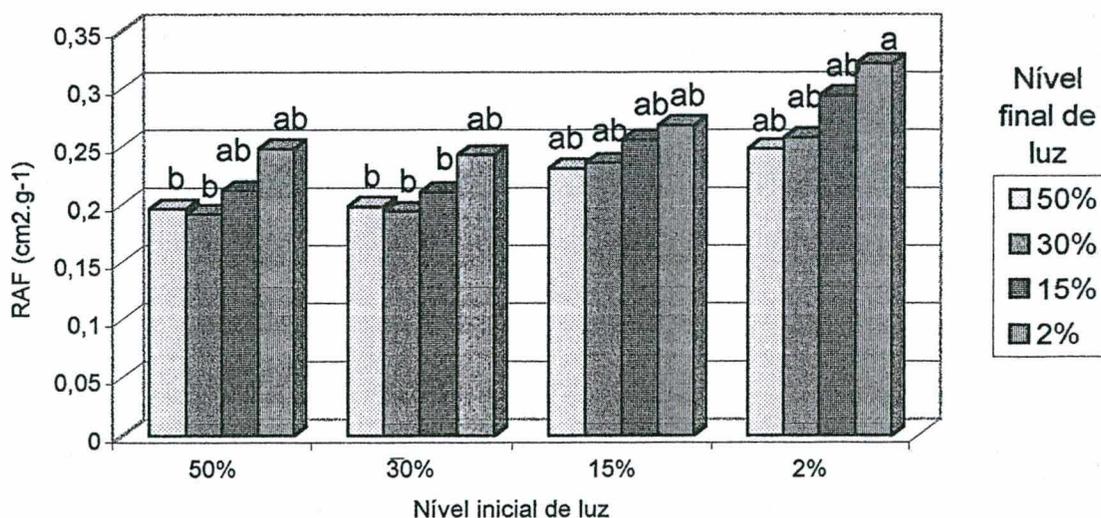
Pela figura 9, observa-se que as plantas transferidas para menor nível de luz tendem a aumentar a RAF, enquanto as transferidas para maior nível de luz tendem a diminuir esta razão.



**Figura 7.** Taxa média de crescimento relativo (TCR) de plantas de *C. fissilis* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível de luz (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 54 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey. Taxa calculada apenas no período em que as plantas permaneceram no nível final de luz.



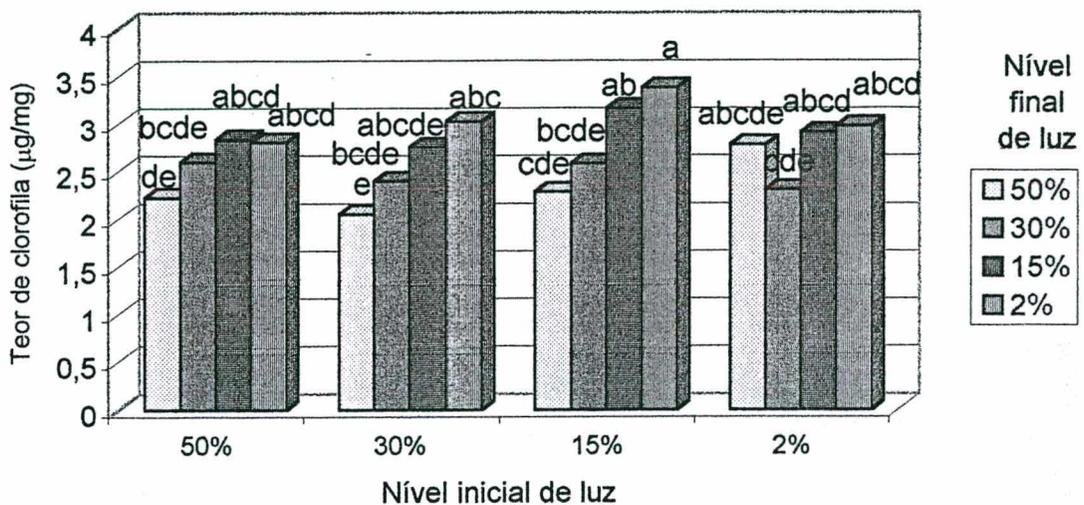
**Figura 8.** Taxa média de assimilação líquida (TAL) de plantas de *C. fissilis* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível de luz (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 54 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey. Taxa calculada apenas no período em que as plantas permaneceram no nível final de luz.



**Figura 9.** Razão média de área foliar (RAF) de plantas de *C. fissilis* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível de luz (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 54 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey. Taxa calculada apenas no período em que as plantas permaneceram no nível final de luz.

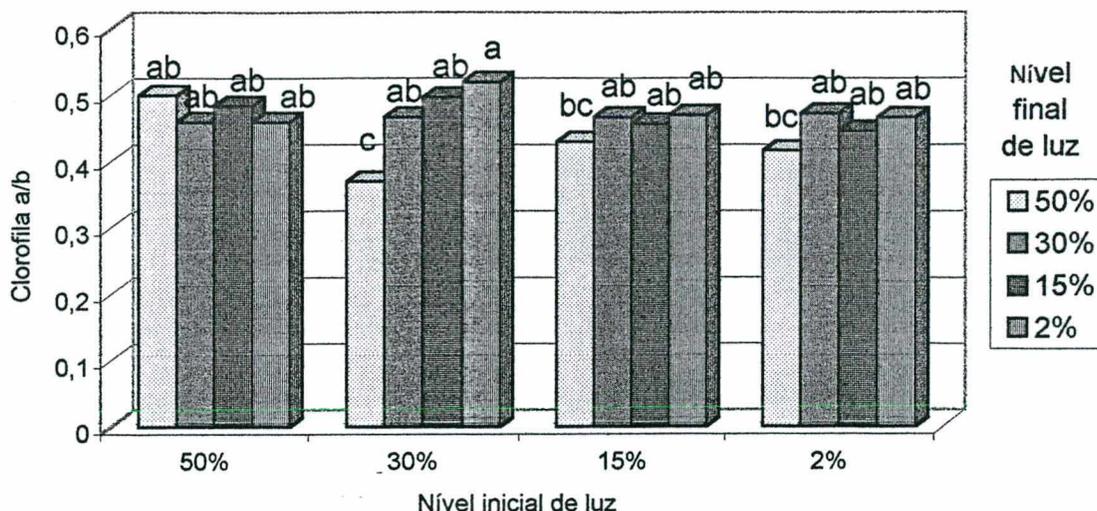
### 3 – Teor de clorofila

Observa-se pela figura 10, que o teor de clorofila tende a aumentar em plantas transferidas para menor nível de luz e a diminuir em plantas transferidas para maior nível de luz.



**Figura 10.** Teor de clorofila de plantas de *C. fissilis* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível de luz (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 54 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

Observa-se pela figura 11, que as plantas crescidas inicialmente a 50%, 15% ou 2% de luz e transferidas para os demais níveis de luz não apresentaram diferença significativa na razão Cl a/b. Quando crescidas inicialmente a 30% de luz e transferidas para 50% de luz houve uma diminuição da razão clorofila a/b, e quando transferidas para menor nível de luz apresentaram uma tendência ao aumento desta razão.



**Figura 11.** Razão de clorofila a/b de plantas de *C. fissilis* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível de luz (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 54 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

## ***CECROPIA GLAZIOUI***

### **A - Crescimento de plantas em diferentes níveis de luz**

Os efeitos dos diferentes níveis de luz foram mais marcantes em plantas crescidas por maior tempo nos diferentes sombreamentos (146 dias), embora com menor tempo de tratamento (78 dias) algumas tendências já puderam ser evidenciadas.

## **1 – Massa seca, raiz/parte aérea, área foliar e comprimento do caule**

Pela tabela 5, observa-se que em termos de massa seca total e de parte aérea, as plantas apresentaram tendência a menor crescimento (78 dias) ou menor crescimento (146 dias) a 50% de luz. Os maiores valores de massa seca total e de parte aérea foram a 30% e 15% de luz aos 146 dias de crescimento. A R/PA foi decrescendo com a diminuição do nível de luz. A área foliar foi aumentando com a diminuição do nível de luz. O comprimento do caule das plantas aumentou à medida que se diminuiu o nível de luz.

## **2- Análise de crescimento**

Observa-se pela tabela 6, que o maior valor da TCR foi a 15% ou 30% de luz, dependendo do intervalo de tempo considerado, embora estas diferenças não tenham sido estatisticamente diferentes. A TAL apresentou tendência a maiores valores quanto maior o nível de luz, sendo menor a 2% que a 50% de luz. A RAF tendeu a aumentar com a diminuição do nível de luz, sendo maior a 2% de luz que nos demais níveis de luz. A MFE tendeu a diminuir à medida que o nível de luz foi diminuído, sendo menor a 2% e 15% de luz, que a 30% e 50% de luz, aos 78 dias de crescimento. Aos 146 dias a MFE foi menor quanto menor o nível de luz. A RMF foi maior a 2% de luz que nos demais níveis de luz.

**Tabela 5.** Massa seca de raiz, caule, folhas, parte aérea e total, razão raiz/parte aérea (R/PA), área foliar e comprimento do caule de plantas de *C. glazioui* crescidas em condições de laboratório, por 80 dias (idade 0) e por 78 e 146 dias sob diferentes níveis de luz.

Idade (dias)	Nível de luz	Raiz (mg)	Caule (mg)	Folhas (mg)	PA (mg)	Total (mg)	R/PA	Área foliar (cm <sup>2</sup> )	Caule (cm)
0	-	1	1	7,0	8,0	9,8	0,125	5,0	-
78	50%	106 <sub>ab</sub>	49 <sub>a</sub>	142 <sub>b</sub>	191 <sub>b</sub>	297 <sub>a</sub>	0,58 <sub>a</sub>	59,6 <sub>c</sub>	-
	30%	99 <sub>ab</sub>	50 <sub>a</sub>	217 <sub>ab</sub>	267 <sub>ab</sub>	366 <sub>a</sub>	0,38 <sub>ab</sub>	91,7 <sub>bc</sub>	-
	15%	128 <sub>a</sub>	100 <sub>a</sub>	282 <sub>a</sub>	382 <sub>ab</sub>	510 <sub>a</sub>	0,34 <sub>ab</sub>	145,0 <sub>ab</sub>	-
	2%	48 <sub>b</sub>	81 <sub>a</sub>	282 <sub>ab</sub>	363 <sub>a</sub>	411 <sub>a</sub>	0,16 <sub>b</sub>	167,6 <sub>a</sub>	-
146	50%	315 <sub>b</sub>	193 <sub>b</sub>	295 <sub>b</sub>	486 <sub>b</sub>	802 <sub>c</sub>	0,65 <sub>a</sub>	72,5 <sub>c</sub>	6,80 <sub>d</sub>
	30%	502 <sub>a</sub>	378 <sub>a</sub>	442 <sub>a</sub>	820 <sub>a</sub>	1322 <sub>a</sub>	0,61 <sub>a</sub>	141,5 <sub>b</sub>	10,97 <sub>c</sub>
	15%	327 <sub>b</sub>	424 <sub>a</sub>	439 <sub>a</sub>	863 <sub>a</sub>	1190 <sub>ab</sub>	0,38 <sub>b</sub>	171,2 <sub>b</sub>	17,00 <sub>b</sub>
	2%	184 <sub>c</sub>	300 <sub>ab</sub>	487 <sub>a</sub>	787 <sub>a</sub>	971 <sub>bc</sub>	0,24 <sub>c</sub>	300,8 <sub>a</sub>	24,44 <sub>a</sub>

Letras comparam na vertical apenas dentro de uma mesma idade. Valores seguidos da mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

**Tabela 6.** Taxa média de crescimento relativo (TCR), taxa média de assimilação líquida (TAL), razão média de área foliar (RAF), massa foliar específica (MFE) e razão de massa foliar (RMF) de plantas de *C. glazioui* crescidas entre 0 e 78 e entre 78 e 146 dias sob diferentes níveis de luz.

Intervalo de tempo (dias)	Níveis de luz	TCR (mg. mg <sup>-1</sup> . dia <sup>-1</sup> )	TAL (mg.cm <sup>-1</sup> .dia <sup>-1</sup> )	RAF (cm <sup>2</sup> .mg <sup>-1</sup> )	MFE* (mg/cm <sup>2</sup> )	RMF*
0 – 78	50%	0,0414 <sub>a</sub>	0,163 <sub>a</sub>	0,366 <sub>b</sub>	2,61 <sub>a</sub>	0,48 <sub>b</sub>
	30%	0,0450 <sub>a</sub>	0,148 <sub>a</sub>	0,391 <sub>b</sub>	2,34 <sub>ab</sub>	0,60 <sub>ab</sub>
	15%	0,0482 <sub>a</sub>	0,144 <sub>a</sub>	0,417 <sub>b</sub>	1,86 <sub>bc</sub>	0,56 <sub>b</sub>
	2%	0,0439 <sub>a</sub>	0,088 <sub>b</sub>	0,515 <sub>a</sub>	1,26 <sub>c</sub>	0,63 <sub>a</sub>
78 – 146	50%	0,0166 <sub>a</sub>	0,136 <sub>a</sub>	0,149 <sub>b</sub>	3,83 <sub>a</sub>	0,35 <sub>b</sub>
	30%	0,0197 <sub>a</sub>	0,128 <sub>a</sub>	0,183 <sub>b</sub>	2,90 <sub>b</sub>	0,31 <sub>b</sub>
	15%	0,0145 <sub>a</sub>	0,072 <sub>ab</sub>	0,227 <sub>b</sub>	2,35 <sub>c</sub>	0,34 <sub>b</sub>
	2%	0,0162 <sub>a</sub>	0,043 <sub>b</sub>	0,410 <sub>a</sub>	1,45 <sub>d</sub>	0,45 <sub>a</sub>

Letras comparam na vertical, apenas dentro de um mesmo intervalo de tempo, valores seguidos da mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey. \* MFE e RMF calculadas aos 78 e 146 dias.

### 3 - Teor de clorofila

Observa-se pela tabela 7, que o teor de clorofila a e b, em termos de unidade de massa foliar, tende a aumentar com a diminuição do nível de luz, enquanto que a unidade de área foliar tende a diminuir com a diminuição do nível de luz. A razão Cl a/b tende a aumentar com a diminuição do nível de luz.

**Tabela 7.** Teor de clorofila (Cl) por unidade de massa e área foliar e razão clorofila a/ clorofila b (Cl a/b) em plantas de *C. glazioui* crescidas por 146 dias sob diferentes níveis de luz.

Níveis de luz	Cl a		Cl b		Cl total		Cl a/ b
	( $\mu\text{g}/\text{mg}$ )	( $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ )	( $\mu\text{g}/\text{mg}$ )	( $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ )	( $\mu\text{g}/\text{mg}$ )	( $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ )	
50%	0,617 <sub>b</sub>	3,504 <sub>a</sub>	1,915 <sub>b</sub>	10,841 <sub>a</sub>	2,533 <sub>c</sub>	14,345 <sub>a</sub>	0,325 <sub>ab</sub>
30%	0,635 <sub>b</sub>	2,849 <sub>a</sub>	2,239 <sub>ab</sub>	10,041 <sub>ab</sub>	2,874 <sub>bc</sub>	12,890 <sub>a</sub>	0,284 <sub>b</sub>
15%	1,007 <sub>a</sub>	3,813 <sub>a</sub>	2,554 <sub>ab</sub>	9,603 <sub>ab</sub>	3,562 <sub>ab</sub>	13,416 <sub>a</sub>	0,393 <sub>a</sub>
2%	1,042 <sub>a</sub>	2,921 <sub>a</sub>	2,676 <sub>a</sub>	7,478 <sub>b</sub>	3,718 <sub>a</sub>	10,399 <sub>a</sub>	0,393 <sub>a</sub>

Letras comparam na vertical, valores seguidos da mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

#### 4 - Densidade estomática e dimensões da célula-guarda e do poro de estômatos

Pela tabela 8 observa-se, que a densidade estomática tendeu a diminuir à medida que o nível de luz diminuiu, sendo menor a 2% de luz que nos demais níveis de luz. Entretanto, quando se considera o número total de estômatos na folha (área foliar x densidade estomática), observa-se que o número total de estômatos na folha foi maior quanto maior o nível de luz (cerca de 3600 em 2% de luz e 15000 a 50% de luz). Em relação ao comprimento da célula-guarda e largura do poro, não foi observada diferença significativa entre os tratamentos ou houve uma tendência de comportamento em relação à variação da luz. A largura da célula-guarda foi menor a 30% de luz que nos demais tratamentos. O comprimento do poro foi diferente apenas entre 15% e 2% de luz. A figura 12

ilustra através de fotomicrografia da epiderme, a variação na densidade estomática em relação à variação de luz, já relatada na tabela 8.

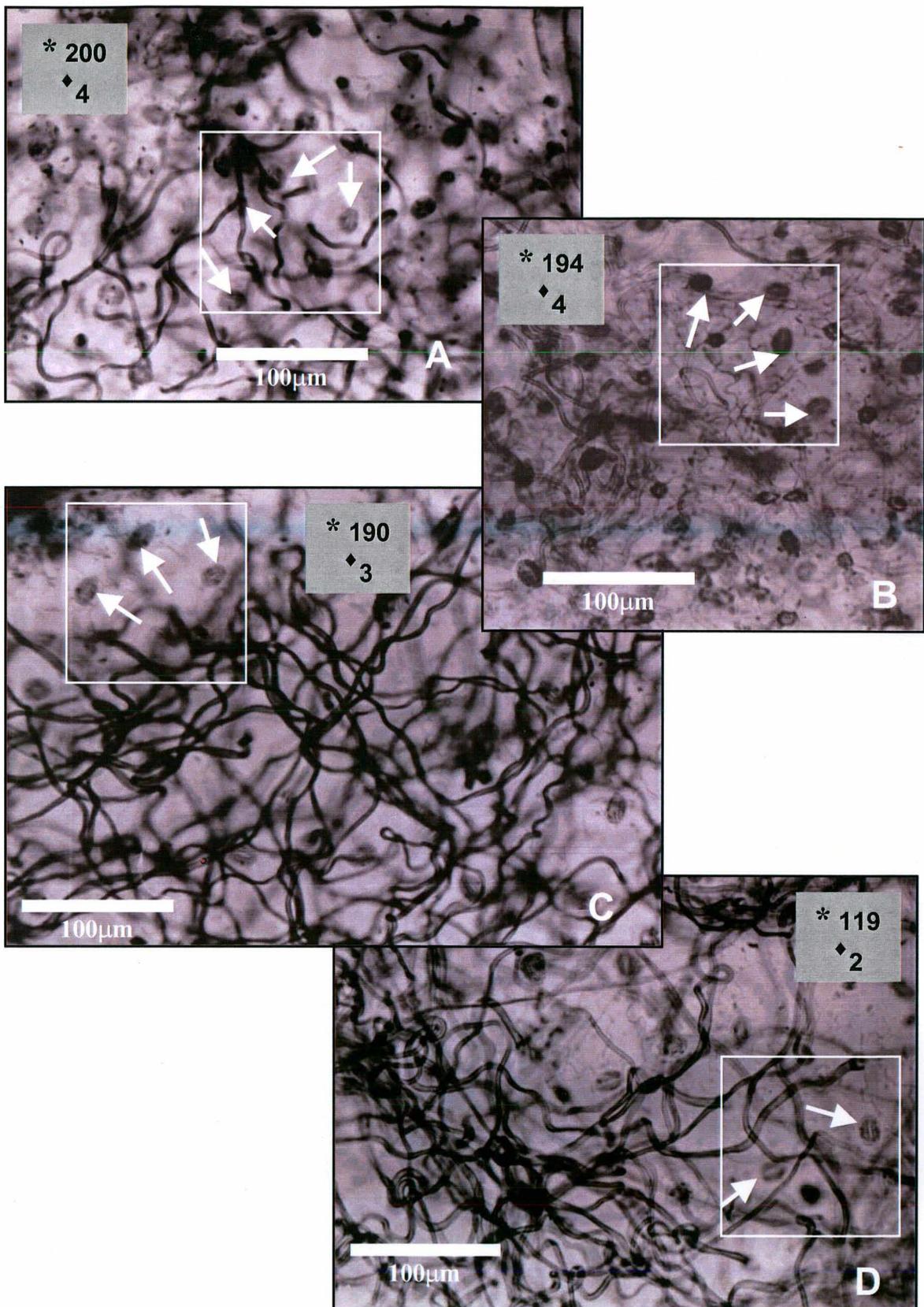
**Tabela 8.** Área foliar, densidade estomática, dimensões da célula-guarda e do poro de estômatos de plantas de *C. glazioui* crescidas por 146 dias sob diferentes níveis de luz.

Níveis de luz	Área foliar* (cm <sup>2</sup> )	Densidade estomática (n <sup>o</sup> )	Comprimento da célula-guarda (μm)	Largura da célula-guarda (μm)	Comprimento do poro (μm)	Largura do poro (μm)
50%	72,55 <sub>c</sub>	200 <sub>a</sub>	19,23 <sub>a</sub>	6,38 <sub>a</sub>	9,91 <sub>ab</sub>	1,91 <sub>a</sub>
30%	141,50 <sub>b</sub>	194 <sub>a</sub>	19,19 <sub>a</sub>	5,47 <sub>b</sub>	8,99 <sub>ab</sub>	3,45 <sub>a</sub>
15%	171,21 <sub>b</sub>	190 <sub>a</sub>	18,97 <sub>a</sub>	6,02 <sub>ab</sub>	8,77 <sub>b</sub>	2,28 <sub>a</sub>
2%	300,83 <sub>a</sub>	119 <sub>b</sub>	20,11 <sub>a</sub>	6,02 <sub>ab</sub>	10,28 <sub>a</sub>	1,95 <sub>a</sub>

Letras comparam na vertical, valores seguidos da mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey. \* A área foliar diz respeito à folha na qual foi medida a densidade estomática.

### 5- Determinação da inclinação das folhas

A tabela 9 e a figura 13 apresentam a inclinação das folhas de *C. glazioui* crescidas por 146 dias em dois níveis de luz. O ângulo medido entre o pecíolo e o caule não apresentou diferença significativa, entretanto o ângulo medido entre a lâmina foliar e o pecíolo foi maior em plantas crescidas a 2% de luz, fazendo com que as folhas ficassem mais perpendiculares ao solo.



**Figura 12.** Fotomicrografia, em MO, da epiderme na face abaxial de folhas de *C. glazioui* crescidas por 146 dias sob diferentes níveis de luz. **A:** 50% de luz, **B:** 30% de luz, **C:** 15% de luz, **D:** 2% de luz. \* Indica o valor da densidade estomática presente na tabela 4, ♦ indica o valor da densidade estomática no espaço delimitado pelo quadrado. Setas indicam estômatos.

**Tabela 9.** Medidas de inclinação das folhas de plantas de *C. glazioui* crescidas por 146 dias sob diferentes níveis de luz.

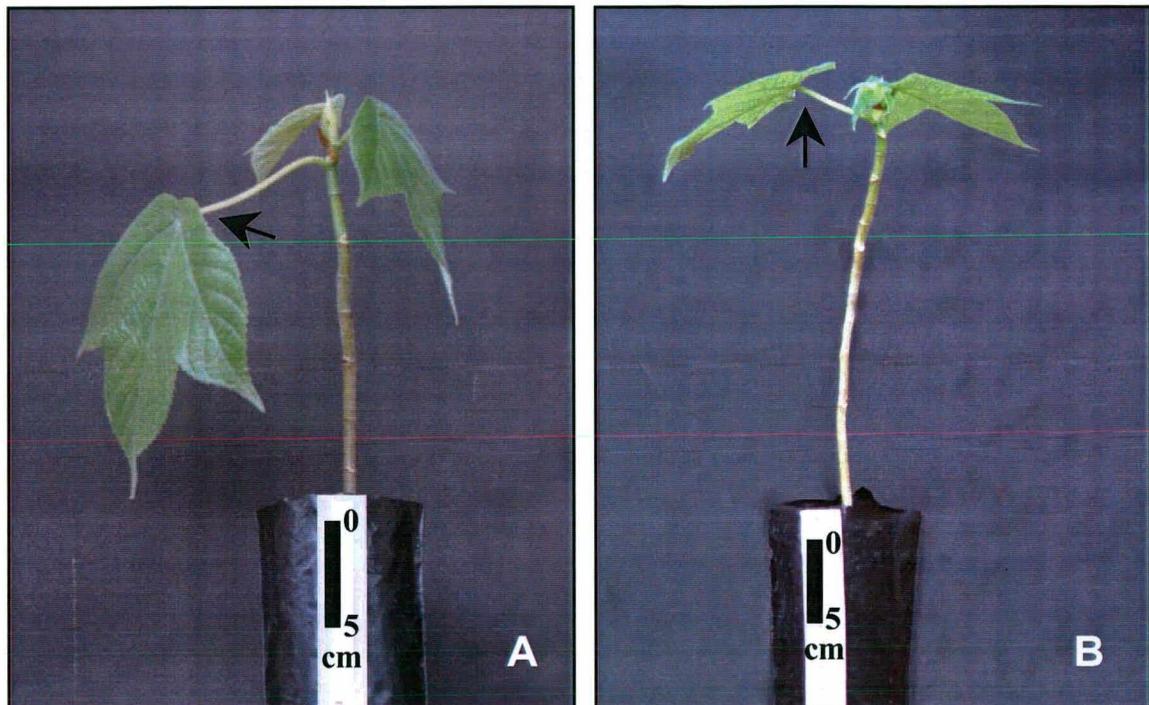
Níveis de luz	Ângulo entre pecíolo e caule	Ângulo entre pecíolo e lâmina foliar
50%	131° <sub>a</sub>	102° <sub>b</sub>
2%	130° <sub>a</sub>	120° <sub>a</sub>

Letras comparam na vertical, valores seguidos da mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de t-Student.

## **B - Crescimento de plantas transferidas de um nível de luz para outro**

### **1 - Massa seca, raiz/parte aérea, área foliar e comprimento médio do entrenó**

Observa-se pela figura 14, que plantas crescidas inicialmente a 50% de luz e transferidas para 30% ou 15% de luz apresentaram uma tendência ao aumento da massa seca; quando transferidas para 2% de luz, apresentaram diminuição da massa seca. Quando crescidas inicialmente a 30% de luz apresentaram tendência à diminuição da massa seca quando transferidas para maior ou menor nível de luz. Plantas crescidas inicialmente a 15% de luz, apresentaram tendência ao aumento da massa seca quando transferidas para maior nível de luz e tendência à diminuição de massa seca quando transferidas para menor nível de luz. Plantas crescidas inicialmente a 2% de luz apresentaram aumento da massa seca quando transferidas para os maiores níveis de luz. Observa-se, também, que o nível de luz inicial teve influência no crescimento final das plantas. Assim, as plantas mostraram uma tendência a

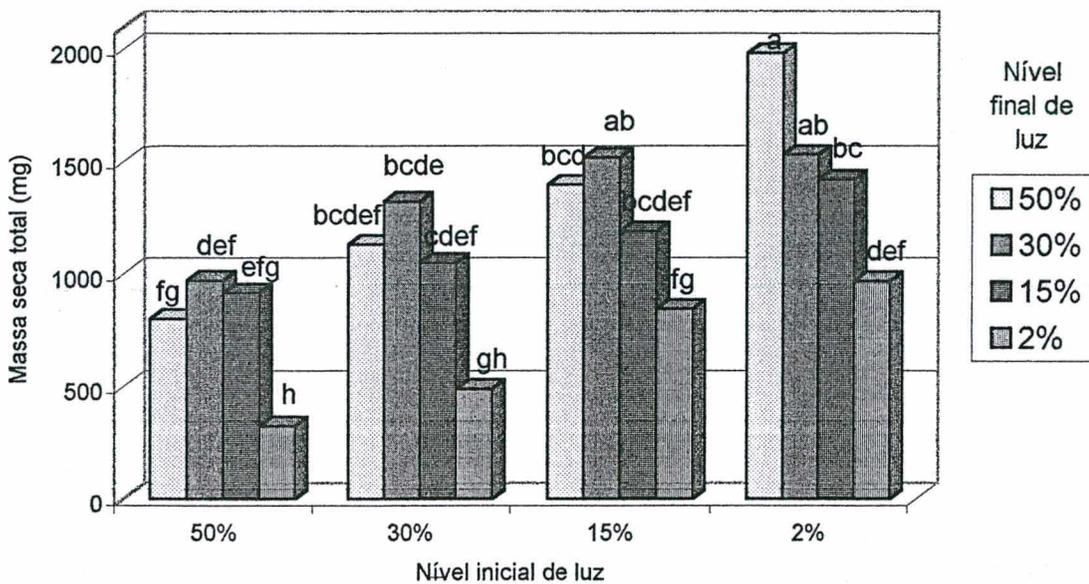


**Figura 13.** Fotografia de plantas de *C. glazioui* crescidas por 146 dias sob diferentes níveis de luz. **A:** 50% de luz e **B:** 2% de luz. As setas indicam o ângulo de inserção da lâmina foliar no pecíolo.

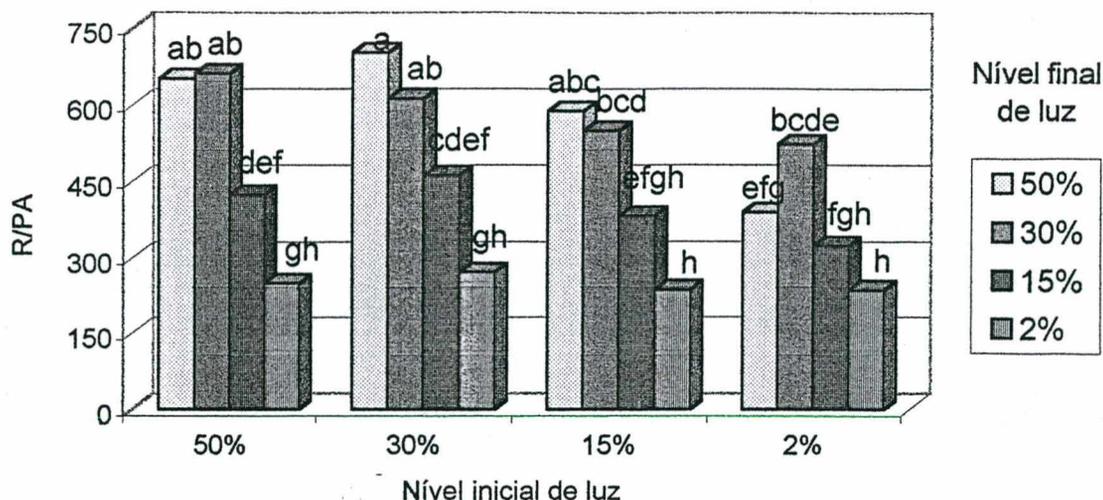
apresentar maior massa seca final após transferência, quanto menor o nível de luz inicial.

A R/PA tendeu a diminuir quando as plantas foram transferidas para menor nível de luz e a aumentar quando transferidas para maior nível de luz (figura 15).

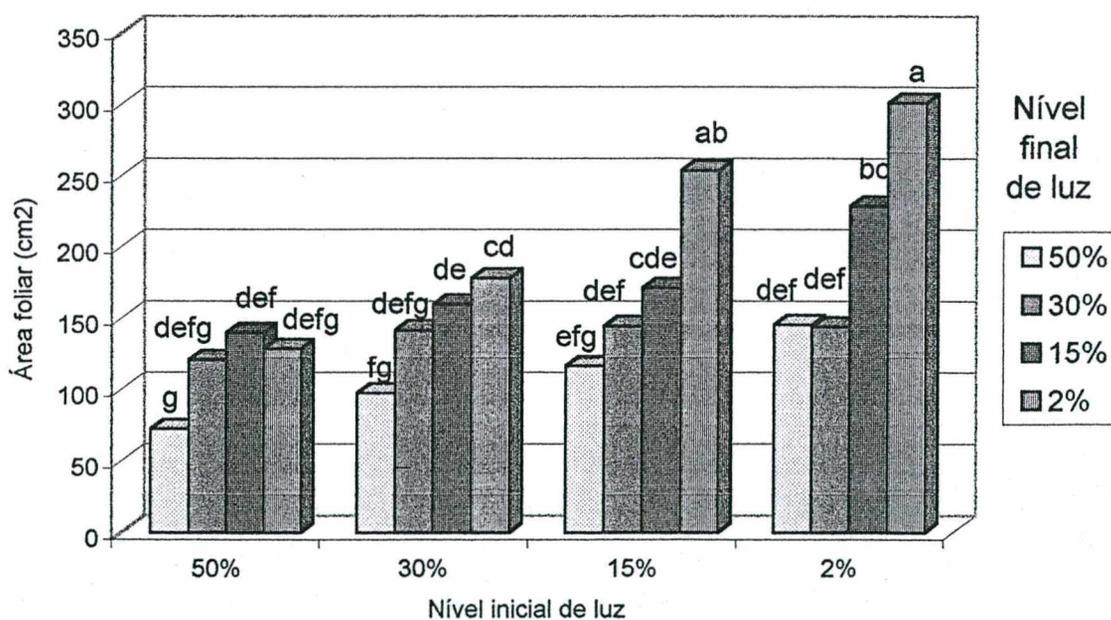
A área foliar tendeu a aumentar quando as plantas foram transferidas para menor nível de luz e a diminuir quando transferidas para maior nível de luz (figura 16).



**Figura 14.** Massa seca total de plantas de *C. glazioui* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 67 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

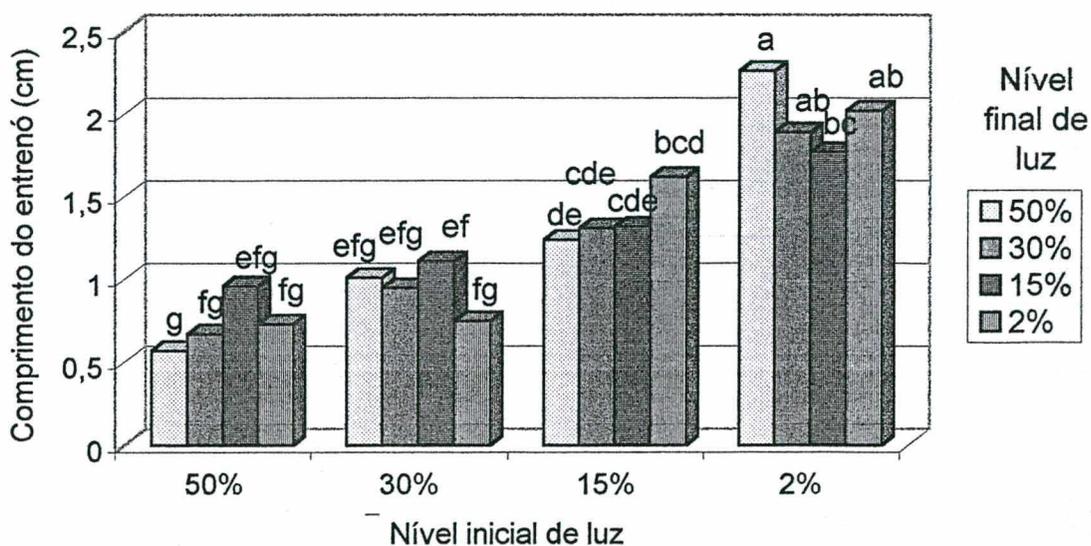


**Figura 15.** Razão raiz-parte aérea de plantas de *C. glazioui* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 67 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

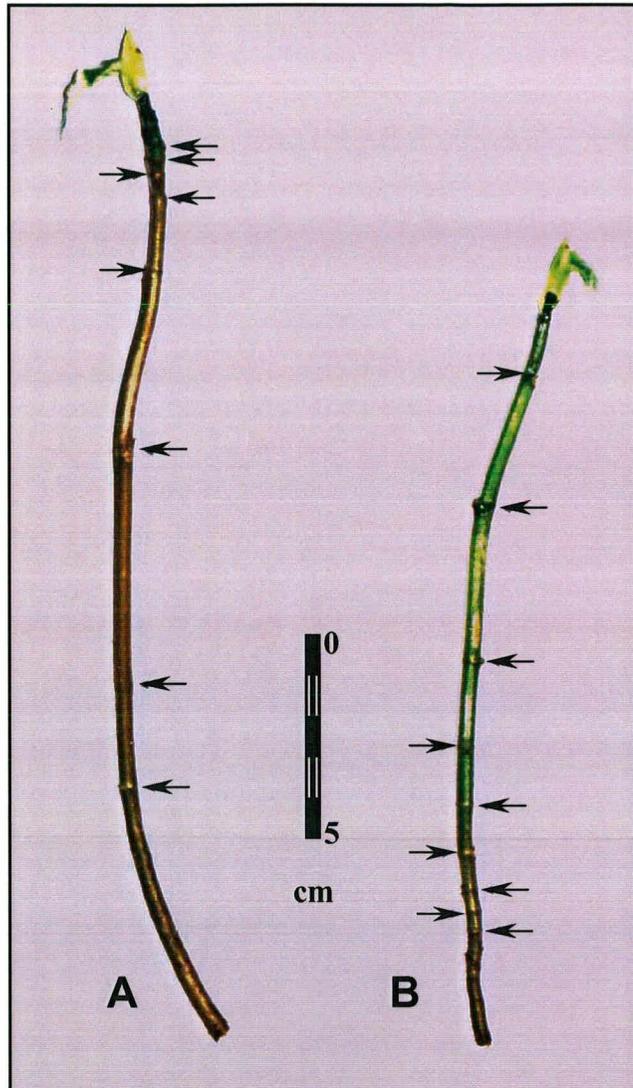


**Figura 16.** Área foliar de plantas de *C. glazioui* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 67 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

Pela figura 17 observa-se, que em plantas transferidas de um nível de luz para outro, não houve diferença no comprimento médio dos entrenós, mas observou-se, que quanto menor o nível inicial de luz, maior o comprimento médio do entrenó no nível final de luz. A figura 18 mostra o efeito da quantidade inicial e final de luz no comprimento de entrenós. A porção basal do caule mostra o efeito do nível inicial de luz e a porção apical, o efeito do nível final de luz. Nota-se, que em menor nível de luz o comprimento do entrenó foi maior, e no maior nível de luz o comprimento do entrenó foi menor.



**Figura 17.** Comprimento médio do entrenó de plantas de *C. glazioui* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 67 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

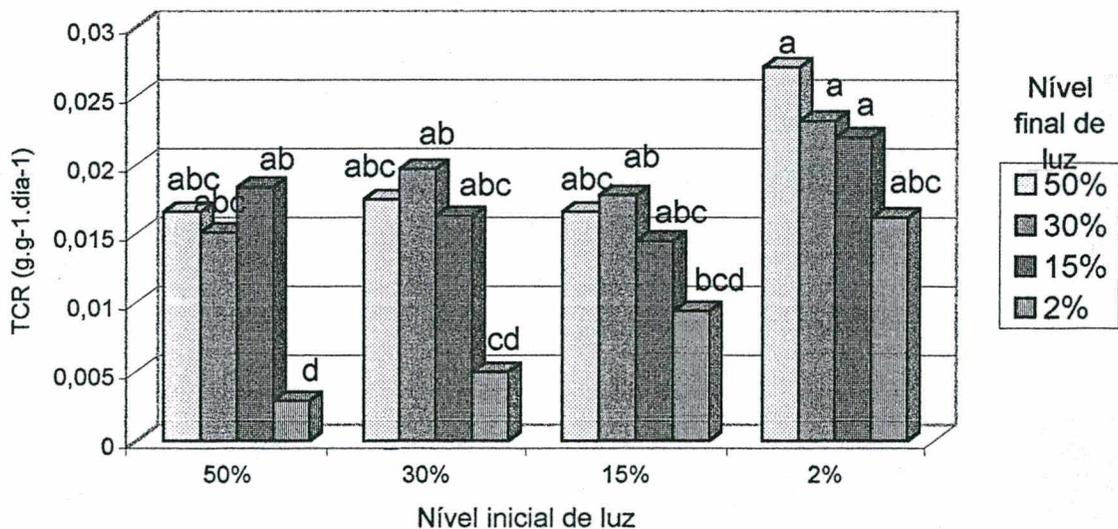


**Figura 18.** Fotografia de caule de plantas de *C. glazioui* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível de luz (nível final). **A:** plantas crescidas por 78 dias a 2% de luz e transferidas para 50% de luz por 127 dias. **B:** plantas crescidas por 78 dias a 50% de luz e transferidas para 2% de luz por 127 dias. Setas indicam a posição dos nós.

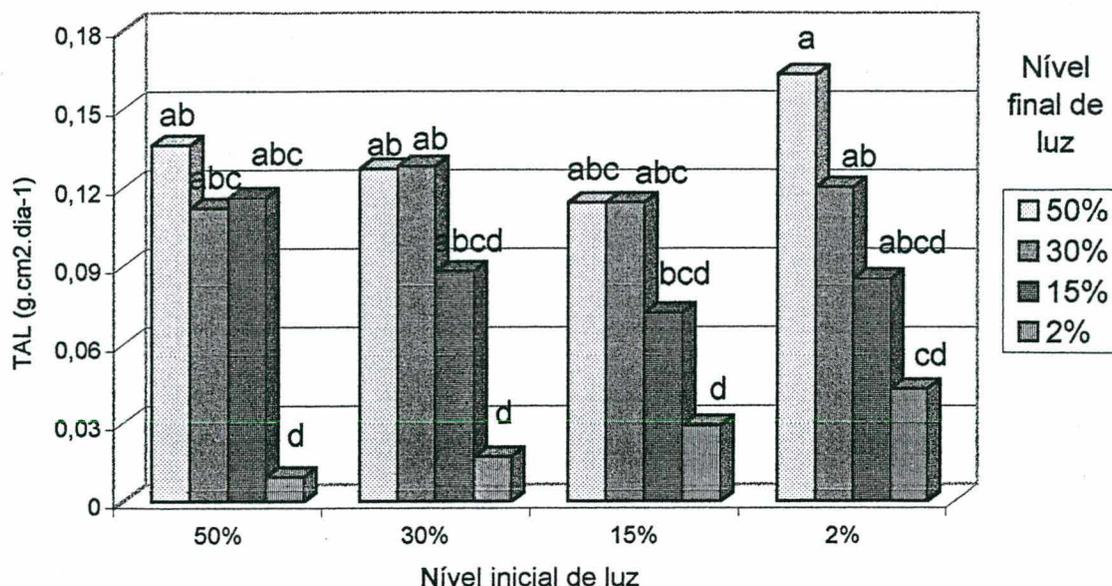
## 2 – Análise de crescimento

Nas figuras 19 e 20, observam-se a TCR e a TAL de plantas de *C. glazioui* crescidas por 78 dias no nível inicial de luz e 67 dias no nível final de luz.

As plantas crescidas inicialmente a 50% e 30% de luz, só apresentaram diminuição significativa da TCR quando transferidas para 2% de luz. Em plantas crescidas inicialmente a 15% de luz houve uma tendência ao aumento da TCR quando transferidas para maior nível de luz e tendência à diminuição da TCR quando transferidas para menor nível de luz. Este foi o mesmo comportamento observado para a TAL. Em plantas crescidas a 2% de luz e transferidas para os maiores níveis de luz houve uma tendência ao aumento da TCR e da TAL juntamente com o aumento do nível de luz.

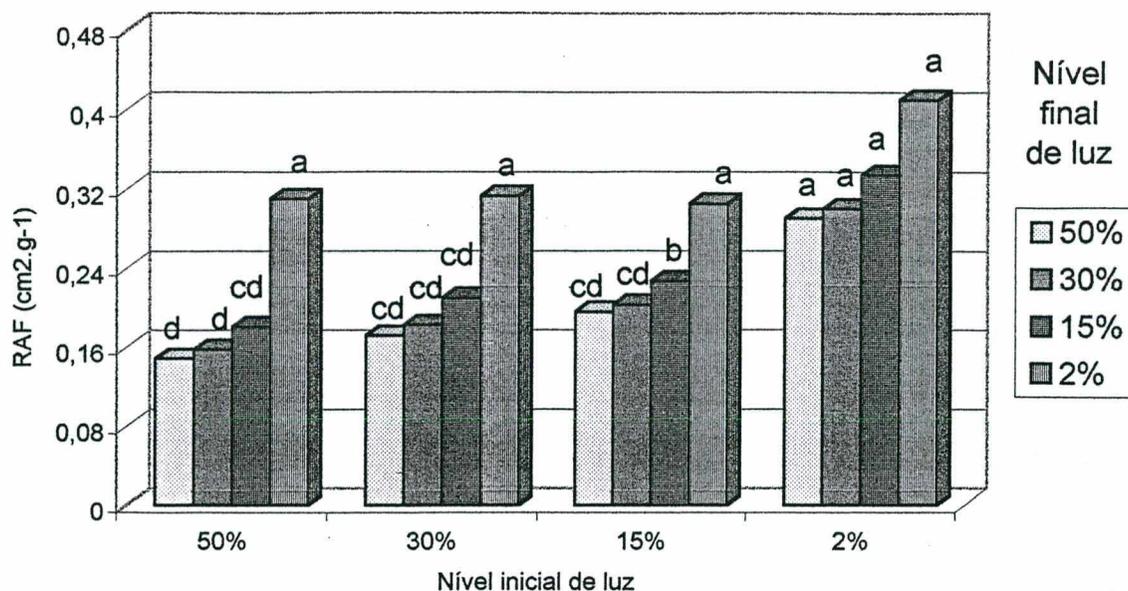


**Figura 19.** Taxa média de crescimento relativo (TCR) de plantas de *C. glazioui* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 67 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey. Taxa calculada apenas no período em que as plantas permaneceram no nível final de luz.



**Figura 20.** Taxa média de assimilação líquida (TAL) de plantas de *C. glazioui* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 67 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey. Taxa calculada apenas no período em que as plantas permaneceram no nível final de luz.

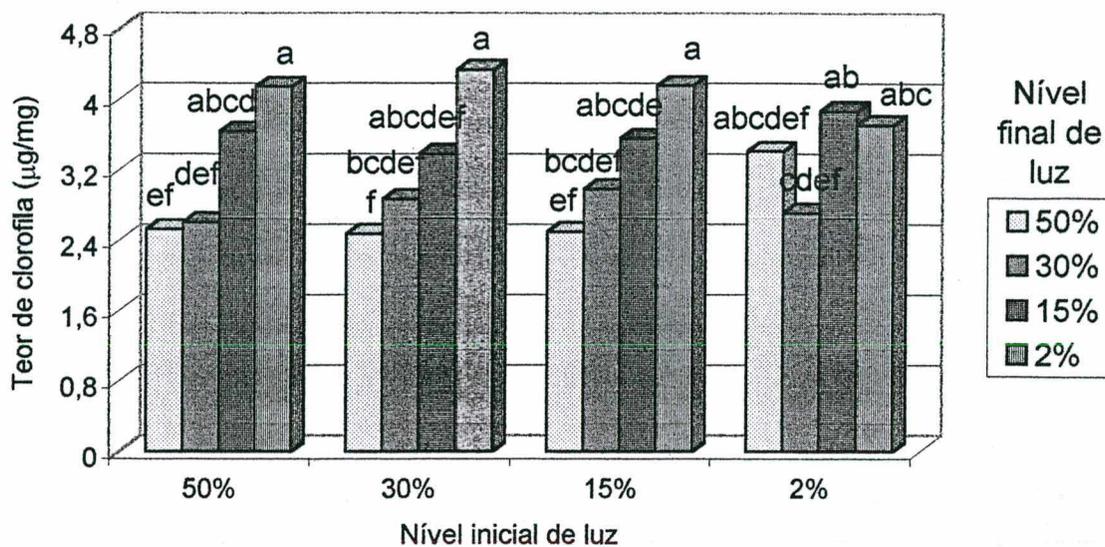
Pela figura 21 observa-se, que a RAF tendeu a diminuir quando as plantas foram transferidas para maior nível de luz e a aumentar quando transferidas para menor nível de luz.



**Figura 21.** Razão média de área foliar (RAF) de plantas de *C. glazioui* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 67 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey. Taxa calculada apenas no período em que as plantas permaneceram no nível final de luz.

### 3 – Teor de clorofila

Pela figura 22 observa-se, que em nível inicial de luz de 50%, 30% e 15%, o teor de clorofila tendeu a aumentar em plantas transferidas para menor nível de luz e a diminuir em plantas transferidas para maior nível de luz. Nas plantas crescidas a 2% de luz e transferidas para os demais níveis de luz houve uma tendência à diminuição do teor de clorofila quando transferidas para 30% e 50% de luz.



**Figura 22.** Teor de clorofila de plantas de *C. glazioui* crescidas em um nível de luz (nível inicial) e posteriormente transferidas para outro nível (nível final). As plantas permaneceram 78 dias no nível inicial de luz e 67 dias no nível final de luz. Letras comparam todos os tratamentos. Barras seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

Na figura 23, observa-se a razão Cl a/b. Plantas transferidas de 50% ou 30% de luz para menor nível de luz mostraram uma tendência ao aumento da razão Cl a/b, enquanto que plantas transferidas de 2% e 15% de luz para maior nível de luz mostraram uma tendência à diminuição da razão Cl a/b.

maior a 30% de luz e menor a 2% de luz. Observa-se, que a altura do caule não diferiu estatisticamente entre 2% e 30% de luz. Estes parâmetros não foram comparados para plantas crescidas a 50% e 15% de luz, pelo fato destas apresentarem tamanho diferente das dos demais níveis de luz no início dos tratamentos.

**Tabela 10.** Massa seca de raiz, caule, folhas, parte aérea e total, razão raiz/parte aérea, área foliar e comprimento do caule de plantas de *B. australis* crescidas em condições de laboratório por 125 dias (idade 0) e por 93 dias sob 30% e 2% de luz.

Idade (dias)	Níveis de luz	Raiz (mg)	Caule (mg)	Folhas (mg)	PA (mg)	Total (mg)	R/PA	Área foliar (cm <sup>2</sup> )	Caule (cm)
0	-	1,9	1,2	11,3	12,5	14,4	0,15	4,8	-
93	30%	41 <sub>a</sub>	36,8 <sub>a</sub>	190,9 <sub>a</sub>	227,2 <sub>a</sub>	268,7 <sub>a</sub>	0,18 <sub>a</sub>	58,7 <sub>a</sub>	3,92 <sub>a</sub>
	2%	6,2 <sub>b</sub>	8,1 <sub>b</sub>	53,8 <sub>b</sub>	61,9 <sub>b</sub>	68,1 <sub>b</sub>	0,10 <sub>b</sub>	29,5 <sub>b</sub>	2,93 <sub>a</sub>

Letras comparam na vertical, valores seguidos de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste t-Student.

## 2- Análise de crescimento

Observa-se pela tabela 11, que em plantas de *B. australis* a TCR teve menor valor a 2% de luz. A TAL tendeu a decrescer com a diminuição do nível de luz, tendo menor valor a 2% de luz que nos demais tratamentos. Os menores valores de RAF foram a 50% e 30% de luz, e maiores a 15% e 2% de luz. A MFE diminuiu à medida que o nível de luz diminuiu. A RMF não

apresentou diferença estatística, embora tendeu a ser maior no menor nível de luz.

**Tabela 11.** Taxa média de crescimento relativo (TCR), taxa média de assimilação líquida (TAL), razão média de área foliar (RAF), massa foliar específica (MFE) e razão de massa foliar (RMF) de plantas de *Bathysa australis* crescidas entre 0 e 93 dias sob diferentes níveis de luz.

Níveis de luz	TCR (mg. mg <sup>-1</sup> . dia <sup>-1</sup> )	TAL (mg.cm <sup>-1</sup> .dia <sup>-1</sup> )	RAF (cm <sup>2</sup> .mg <sup>-1</sup> )	MFE* (mg.cm <sup>-2</sup> )	RMF*
50%	0,038 <sub>a</sub>	0,133 <sub>a</sub>	0,285 <sub>ab</sub>	3,82 <sub>a</sub>	0,722 <sub>a</sub>
30%	0,036 <sub>a</sub>	0,124 <sub>a</sub>	0,274 <sub>b</sub>	3,28 <sub>b</sub>	0,711 <sub>a</sub>
15%	0,036 <sub>a</sub>	0,107 <sub>a</sub>	0,336 <sub>a</sub>	2,79 <sub>b</sub>	0,724 <sub>a</sub>
2%	0,022 <sub>b</sub>	0,045 <sub>b</sub>	0,381 <sub>a</sub>	1,80 <sub>c</sub>	0,791 <sub>a</sub>

Letras comparam na vertical, valores seguidos de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

\* MFE e RMF calculadas aos 93 dias.

### 3 - Teor de clorofila

Pela tabela 12 observa-se, que houve uma tendência ao aumento do teor de clorofila a e um aumento do teor de clorofila b, em termos de unidade de massa foliar, e tendência a diminuição deste teor, em termos de unidade de área foliar, com a diminuição do nível de luz. A razão Cl a/b tendeu a ser menor a 2% de luz, e maior a 50% de luz.

**Tabela 12.** Teor de clorofila (Cl) por unidade de massa e área foliar e razão clorofila a/ clorofila b (Cl a/b) de plantas de *B. australis* crescidas por 93 dias sob diferentes níveis de luz.

Níveis de luz	Cl a		Cl b		Cl total		Cl a/Cl b
	( $\mu\text{g}/\text{mg}$ )	( $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ )	( $\mu\text{g}/\text{mg}$ )	( $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ )	( $\mu\text{g}/\text{mg}$ )	( $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ )	
50%	0,401 <sub>a</sub>	3,853 <sub>a</sub>	0,998 <sub>b</sub>	9,598 <sub>a</sub>	1,399 <sub>b</sub>	13,451 <sub>a</sub>	0,407 <sub>a</sub>
30%	0,377 <sub>a</sub>	3,389 <sub>a</sub>	1,139 <sub>ab</sub>	10,226 <sub>a</sub>	1,516 <sub>ab</sub>	13,615 <sub>a</sub>	0,332 <sub>a</sub>
15%	0,429 <sub>a</sub>	3,152 <sub>a</sub>	1,278 <sub>ab</sub>	9,348 <sub>a</sub>	1,706 <sub>ab</sub>	12,500 <sub>a</sub>	0,341 <sub>a</sub>
2%	0,446 <sub>a</sub>	3,037 <sub>a</sub>	1,425 <sub>a</sub>	9,701 <sub>a</sub>	1,871 <sub>a</sub>	12,737 <sub>a</sub>	0,313 <sub>a</sub>

Letras comparam na vertical, valores seguidos de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

#### 4 - Densidade estomática e comprimento e largura da célula-guarda e do poro de estômatos

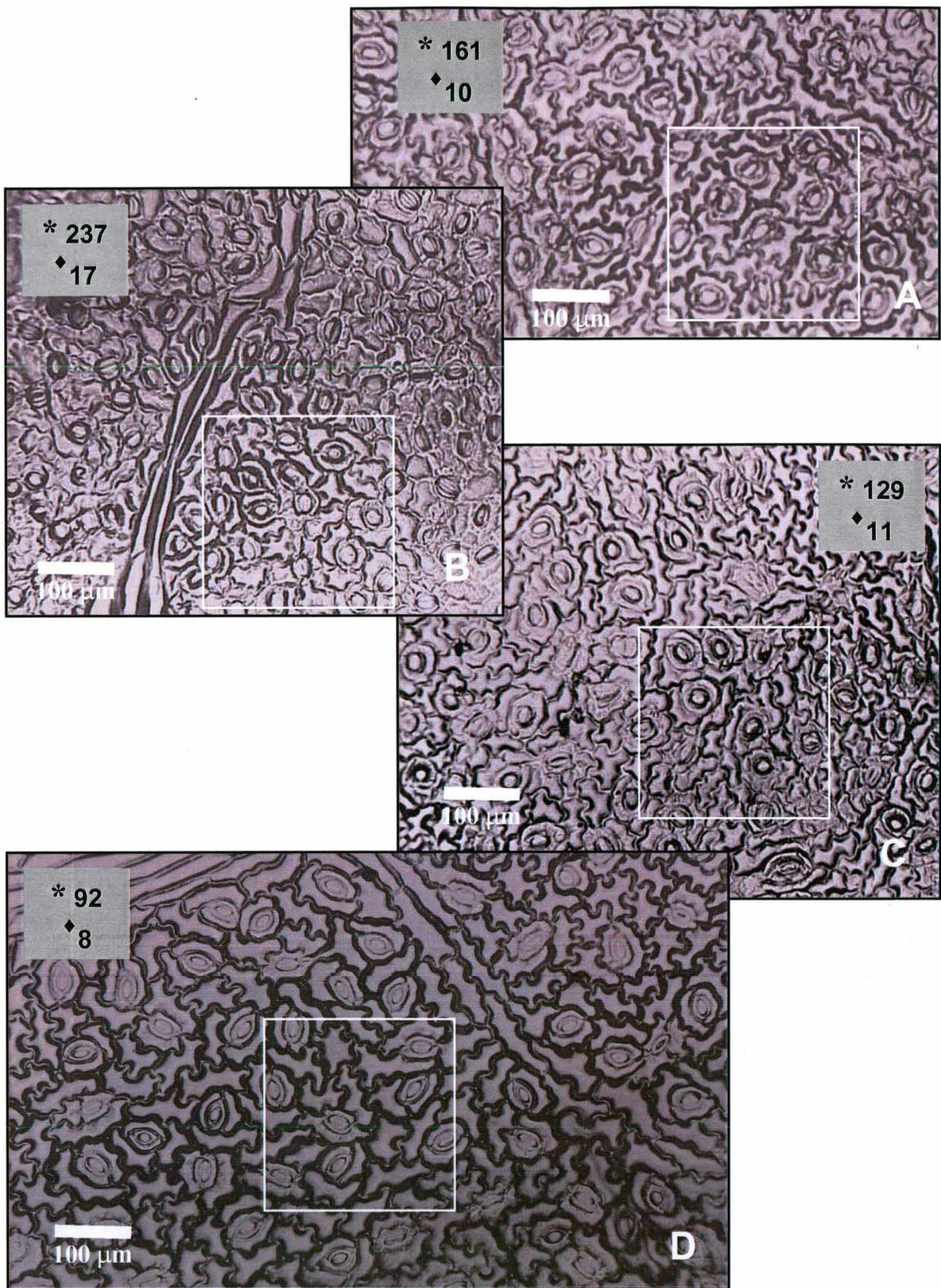
Pela tabela 13, observa-se que a densidade estomática foi menor em plantas crescidas a 2% de luz que a 30% de luz. O comprimento da célula-guarda foi maior a 2% de luz que a 30% de luz. A largura da célula-guarda e o comprimento e largura do poro não diferiram em plantas a 2% ou 30% de luz.

As figuras 24 e 25 ilustram, através de fotomicrografias, os dados observados na tabela 13.

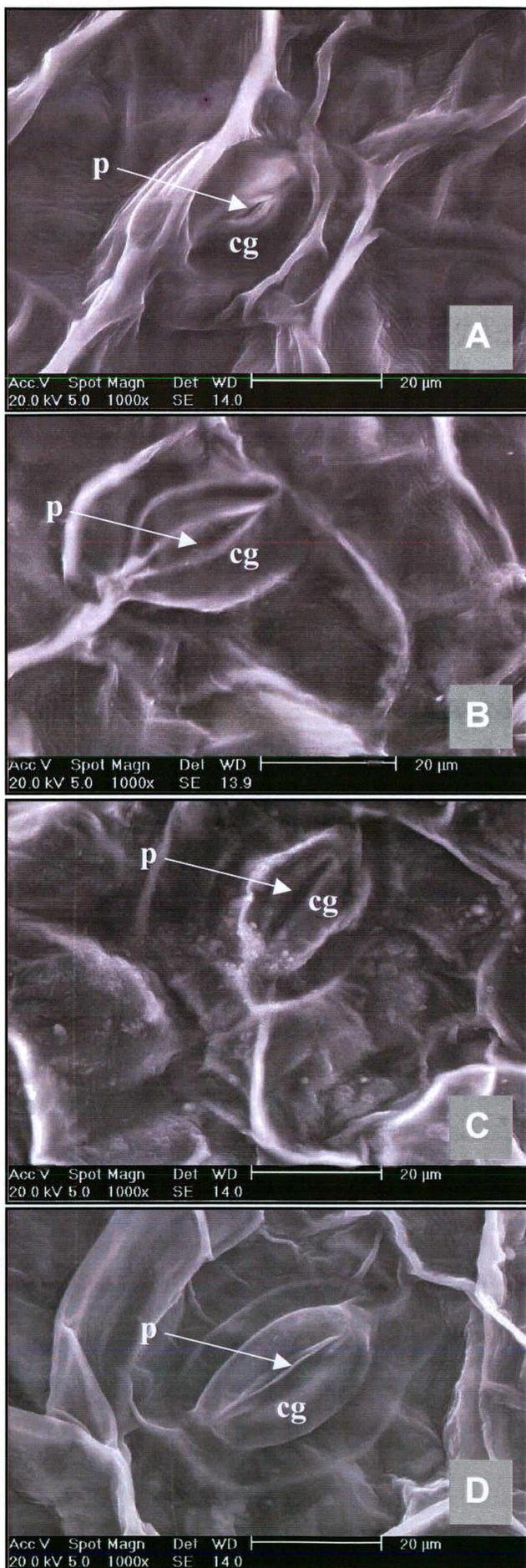
**Tabela 13.** Área foliar, densidade estomática, dimensões da célula-guarda e do poro de estômatos de plantas de *B. australis* crescidas por 93 dias sob diferentes níveis de luz.

Níveis de luz	Área foliar (cm <sup>2</sup> )	Densidade estomática (n° /mm <sup>2</sup> )	Comprimento da célula-guarda (µm)	Largura da célula-guarda (µm)	Comprimento do poro (µm)	Largura do poro (µm)
50% *	90,14	161	27,23	7,82	20,18	0,81
30%	58,67 <sub>a</sub>	237 <sub>a</sub>	27,27 <sub>b</sub>	7,78 <sub>a</sub>	16,51 <sub>a</sub>	4,41 <sub>a</sub>
15% *	42,88	129	27,19	8,48	16,96	1,25
2%	29,51 <sub>b</sub>	92 <sub>b</sub>	37,76 <sub>a</sub>	9,58 <sub>a</sub>	16,18 <sub>a</sub>	5,14 <sub>a</sub>

Letras comparam na vertical, valores seguidos de mesma letra não diferem estatisticamente entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey. \* Os dados para 50% e 15% não são comparáveis aos demais níveis de luz pelo fato das plantas apresentarem tamanho diferente no início dos tratamentos.



**Figura 24.** Fotomicrografia, em MO, da epiderme na face abaxial de folhas de *B. australis* crescidas por 93 dias sob diferentes níveis de luz. **A:** 50% de luz, **B:** 30% de luz, **C:** 15% de luz, **D:** 2% de luz. \* Indica o valor da densidade estomática presente na tabela 4, ♦ indica o valor da densidade estomática no espaço delimitado pelo quadrado.



**Figura 25.** Fotomicrografia, em MEV, de estômatos de folhas de *B. australis* crescidas por 93 dias sob diferentes níveis de luz. **A:** 50% de luz, **B:** 30% de luz, **C:** 15% de luz e **D:** 2% de luz. Os dados para 50% e 15% não são comparáveis aos demais níveis de luz pelo fato das plantas apresentarem tamanho diferente no início dos tratamentos. Legenda: p – poro; cg – célula-guarda.

## DISCUSSÃO

### A – Crescimento de plantas em diferentes níveis de luz

#### 1 – Taxas de crescimento e alocação de biomassa

Embora as diferenças entre os valores de TCR, TAL ou RAF entre os diferentes níveis de luz, encontrados neste estudo, não tenham sido, em alguns casos, estatisticamente diferentes, considerou-se como sendo diferentes. A não significância estatística destas diferenças dá-se pelo fato de não se poder utilizar a mesma planta no tempo  $T_1$  e no tempo  $T_2$  para o cálculo destas taxas, já que se trabalha com a massa seca das plantas em cada tempo, e a utilização de plantas diferentes em cada tempo eleva muito a variância. Entretanto, apesar dos testes estatísticos de comparação de médias não acusarem diferença significativa entre estas taxas em plantas sob diferentes tratamentos, o efeito cumulativo destas diferenças diárias ao final do período de crescimento é grande, levando a diferenças bastante significativas na biomassa final entre tratamentos (Causton, 1994).

Tipicamente, quando em baixa quantidade de luz, as plantas aumentam a interceptação de luz através de maior alocação de biomassa para as folhas, biomassa esta distribuída em maior área (folhas mais finas, baixa MFE), levando ao aumento da RAF e a uma diminuição da razão R/PA. Quando em alta quantidade de luz, as plantas diminuem a transpiração e aumentam a absorção de carbono através do aumento da espessura foliar e diminuição de

área foliar (folhas mais grossas, alta MFE), levando à diminuição da RAF e aumento da R/PA (Popma & Bongers, 1991; Niinemets & Kull, 1999; Dias-Filho, 1999). Uma alta MFE significa folhas menores com menor camada adjacente entre atmosfera e folha, permitindo melhor perda de calor por convecção para o ambiente, sendo necessária, desta maneira, menor transpiração para resfriar a folha em ambientes ensolarados; um aumento na R/PA significa maior investimento de biomassa para as raízes e maior absorção de água. A espessura da folha é aumentada devido à formação de várias camadas de parênquima fotossinteticamente ativo, aumentando, desta maneira, a capacidade fotossintética (Poorter, 1999). As três espécies estudadas seguiram este comportamento, mostrando, dentro de uma determinada faixa de variação na irradiância, entre 2% e 30% de luz, plasticidade para o aumento de captação de luz quando em baixa irradiância e plasticidade para diminuição da transpiração e aumento do ganho de carbono quando em maior irradiância. Surpreendentemente, *C. fissilis* e *C. glazioui*, espécies encontradas em ambientes mais ensolarados, mostraram um declínio em crescimento, em termos de biomassa e TCR na mais alta irradiância experimentada (50% de luz), enquanto *B. australis*, embora considerada uma espécie de sombra, não mostrou diminuição da TCR a 50% de luz. A taxa de crescimento (TCR) é fruto da capacidade fotossintética da planta (TAL) e da quantidade de área fotossintetizante por massa da planta (RAF). Quando se observam estes parâmetros, vê-se que a TCR em *C. fissilis* foi menor a 50% que a 30% de luz devido a menor RAF (no período inicial do crescimento), ou a menor TAL (no período final do crescimento). Já *C. glazioui* mostrou menor TCR devido a uma

menor RAF. Uma diminuição na RAF leva à diminuição da transpiração, mas, em consequência, ocasiona uma diminuição da TCR (Poorter 1999). Diminuição na TAL em muita luz ocorre devido a fotoinibição do aparato fotossintético devido à quantidade excedente de fótons de luz (Demmig-Adams & Adams, 1992; Claussen, 1996). Assim, enquanto a limitação do crescimento em alta irradiância em *C. glazioui* foi sempre no sentido de diminuir a transpiração (diminuição da RAF), em *C. fissilis*, esta resposta só ocorreu em plantas mais jovens; em plantas mais velhas a limitação do crescimento deu-se por inibição da fotossíntese. *B. australis* não limitou seu crescimento em maior irradiância porque não limitou a transpiração através de uma diminuição da RAF e ainda teve a TAL aumentada em maior irradiância. Outras espécies consideradas de sol também mostraram menor crescimento em altas irradiâncias (Claussen, 1996; Dailing *et al.*, 1999; Poorter, 1999), enquanto que há relato de espécies clímax apresentando maior TCR em maior nível de luz (Steege, 1994). Isto mostra que não necessariamente espécies de estágios iniciais de sucessão crescem melhor quanto mais luz houver, ou que espécies de estágios sucessionais mais tardios tenham seu crescimento inibido por alta quantidade de luz. As três espécies estudadas mostraram significativo crescimento em baixa irradiância (2% de luz), comparável a irradiância encontrada sob dossel fechado da floresta (Chazdon & Fetcher, 1984; Januário *et al.*, 1992), a despeito de duas delas, *C. fissilis* e *C. glazioui*, serem encontradas em estágios iniciais de sucessão. Na verdade, a intolerância à sombra tem sido detectada em poucas espécies, conhecidas como pioneiras, sendo a maioria das espécies arbóreas florestais tolerantes à sombra em algum grau, podendo crescer ou

sobreviver sob o dossel fechado da floresta (Popma & Bongers, 1991; Poorter, 1999). Em estudos na floresta tropical do Panamá (Welden *et al.*, 1991) e do México (Bongers *et al.*, 1988), por exemplo, foi verificado que 79% das espécies, no primeiro caso, e 85% das espécies, no segundo caso, eram tolerantes à sombra.

## **2 - Altura do caule e inclinação das folhas**

A altura do caule pode variar em resposta à variação de irradiância. Em alta irradiância algumas espécies podem apresentar caule mais alto que em baixa irradiância, devido à maior biomassa alocada, em virtude de taxa fotossintética mais alta (Kitajima, 1996). Exemplos de espécies que se comportam desta maneira são encontrados, por exemplo, nos trabalhos de Fairbairn & Neustein (1970 *in* Varela & Santos, 1992) e Varela & Santos (1992). Por outro lado, outras espécies podem apresentar caules mais altos em baixa irradiância, mesmo com menor biomassa alocada para este órgão. O alongamento do caule em baixa irradiância ocorre em resposta à diminuição da quantidade de luz azul, percebida pelo pigmento criptocromo, ou ao aumento da proporção de vermelho-extremo em relação à luz vermelha, percebido pelo pigmento fitocromo (Ballaré *et al.*, 1995). A literatura é farta em exemplos de espécies que se comportam desta maneira (Poggiani *et al.*, 1992; Pinto *et al.*, 1993; Walters *et al.*, 1993; Vladimirova *et al.*, 1997). Neste estudo, a proporção de vermelho e vermelho-extremo incidente não foi alterada pelas telas sombrite que proporcionaram os diferentes níveis de luz (sombreamento neutro).

Entretanto, esta proporção pode ter sido diferente ao nível das plantas em cada tratamento, uma vez que diferença na proximidade das plantas, causada pela maior ou menor área foliar em cada nível de luz, pode causar alteração na reflexão de vermelho e vermelho-extremo, alterando a razão de vermelho/vermelho-extremo entre os diferentes níveis de luz (Balaré *et al.*, 1997). A percepção desta diferença na reflexão de luz, de acordo com a proximidade ou densidade de plantas, permite às plantas responderem com alongamento do caule, antes que o sombreamento por plantas vizinhas se torne uma realidade (Ballaré *et al.*, 1997). Em *C. fissilis*, o maior comprimento do caule não foi associado à menor irradiância, mas sim ao aumento da massa seca do caule em irradiâncias mais altas. Em *C. glazioui* o maior comprimento do caule deu-se nas menores irradiâncias, sem que este comprimento estivesse associado ao aumento de massa seca do caule. *B. australis* não mostrou plasticidade para variação na altura do caule em resposta à variação na irradiância. O alongamento do caule em baixa irradiância exibido por *C. glazioui*, pode ser importante na competição por luz quando as plantas estiverem sombreadas por vegetação circundante (Welander & Ottoson, 1998), e é um comportamento que se supõe ser restrito a espécies que demandam bastante luz para seu crescimento (Poorter, 1999). Esta suposição explica os dados encontrados para *C. glazioui*, espécie pioneira, e para *B. australis*, que por ser espécie de ambiente mais sombreado não responderia com alongamento do caule quando em menor irradiância. *C. fissilis*, embora seja encontrada em ambientes mais abertos, também é encontrada em vegetação mais fechada,

apresentando, talvez, por este motivo, falta de plasticidade para este parâmetro em relação à variação na irradiância.

O ângulo de inclinação e a orientação das folhas apresentam efeitos significativos nas trocas gasosas e nos processos fotoquímicos que ocorrem nas folhas (Ishida *et al.*, 1999). *C. fissilis* e *B. australis* não mostraram reorientação das folhas com a alteração da irradiância. Entretanto, *C. glazioui* modificou o ângulo de inclinação das folhas com alteração da irradiância, tornando as folhas mais perpendiculares ao solo em irradiâncias mais altas. Torção das folhas com modificação da irradiância também foi observada em outra espécie do gênero *Cecropia*, *C. obtusifolia* (Ackerly & Bazzaz, 1995). Em *Viola* spp (Givnish, 1986 *in* Cailan & Kennedy, 1995) e *Stokesia laevis* (Callan & Kennedy, 1995), onde este comportamento foi também observado, a inclinação das folhas em mais luz evita que os raios de sol atinjam perpendicularmente a folha, reduzindo com isto a transpiração (Cailan & Kennedy, 1995).

### 3 - Teor de clorofila

Um traço característico da aclimatação de muitas espécies à variação na irradiância é uma mudança no teor de clorofila total e na razão  $Cl_a/Cl_b$ . Tipicamente, o teor de clorofila total em termos de massa seca aumenta e a razão  $Cl_a/Cl_b$  diminui em resposta à redução no nível de luz (Anderson *et al.*, 1988; Tinoco-Ojanguren & Pearcy, 1995). Estas modificações costumam ocorrer tanto com redução apenas na quantidade de luz, como com alteração na qualidade de luz (diminuição na razão vermelho/vermelho-extremo), porque,

num ou noutro caso, há aumento na quantidade de Fotossistema II, mais rico em clorofila b que o Fotossistema I (Tinoco-Ojanguren & Pearcy, 1995). As três espécies estudadas mostraram aumento do teor de clorofila total em termos de massa seca foliar, em resposta à diminuição da irradiância. Em termos de área foliar este conteúdo mostrou uma tendência a diminuir com a diminuição da irradiância porque a lâmina foliar apresentou-se mais fina, presumivelmente, com menor quantidade de tecido clorofiliano por área. Com relação à razão Cla/C1b, as três espécies mostraram pouca plasticidade em alterar este parâmetro com a variação de irradiância. Falta de plasticidade em adequar a razão Cla/C1b com variação na irradiância, como observado nas espécies aqui estudadas já foi relatada para outras espécies (Chow *et al.* 1991; Lance & Guy, 1992; Osborne *et al.*, 1994). Segundo Osborne *et al.* (1994), uma inabilidade em aclimatar a quantidade de fotossistema II à variação da irradiância, não impede à espécie de colonizar ambientes de diferentes irradiâncias, pois ela pode modificar outros traços da estrutura que talvez sejam mais importantes.

#### **4 – Densidade e dimensão dos estômatos**

A densidade estomática costuma aumentar em plantas submetidas a altas irradiâncias (Abrans *et al.*, 1992; Ashton & Berlyn, 1994; Lee *et al.*, 1997), estando este aumento correlacionado com aumento da condutância estomática (Muchow & Sinclair, 1989; Allard *et al.*, 1991). Um aumento na condutância estomática representa aumento na absorção de CO<sub>2</sub>, que pode ser um fator limitante em plantas em altas radiâncias (Peat & Fitter, 1994). A dimensão dos

estômatos e do poro estomático pode ser menor em mais luz (Abrans & Kubiske, 1990 *in* Abrans *et al.*, 1992), minimizando a perda excessiva de água pela planta, aumentando, com isto, a eficiência na utilização de água em plantas em ambientes ensolarados (Abrans *et al.*, 1992). As três espécies estudadas apresentaram plasticidade para o aumento da densidade estomática, com provável aumento de captação de CO<sub>2</sub>, com aumento de irradiância de 2% para 30% ou 50% de luz. *C. fissilis* e *B. australis* apresentaram maior plasticidade com relação a este parâmetro que *C. glazioui*, já que a amplitude de variação da densidade estomática foi maior nas duas primeiras espécies. Apenas *B. australis* mostrou plasticidade para diminuir o tamanho do estômato com aumento da irradiância, podendo, através desta característica, apresentar uma potencialidade para diminuir a perda de água em altas irradiâncias.

## **B – Plantas transferidas de um nível de luz para outro**

É esperado que espécies da floresta tropical tenham plasticidade para responder à variação de irradiância (Osunkoya & Ash, 1991; Huante & Rincón, 1998), já que neste ecossistema é comum a quantidade de luz variar devido à morte de árvores, que causa um aumento de luz ao nível do chão da floresta, ou, crescimento de plantas, que diminuem o tamanho de clareiras existentes (Osunkoya & Ash, 1991). Neste estudo, as duas espécies analisadas sobre este aspecto, *C. fissilis* e *C. glazioui*, mostraram alterações morfológicas e fisiológicas quando a irradiância aumentou ou diminuiu. Estas alterações foram no sentido de aclimatar a planta à nova irradiância, ou seja, tornar a planta

transferida para uma irradiância qualquer similar à planta que sempre esteve naquela irradiância. Entretanto, tem-se observado que plantas transferidas de menor para maior irradiância, costumam apresentar TCR e TAL maiores que as das plantas que permaneceram sempre em maior irradiância, e que plantas transferidas de maior para menor irradiância apresentam menor TCR que as que permaneceram sempre em menor irradiância (Popma & Bongers, 1991; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1991; Huante & Rincón, 1998). Este padrão foi também observado para *C. fissilis* e *C. glazioui*, tendo as duas espécies mostrado maior TCR e TAL quando transferidas de 2% de luz para maior nível de luz, em comparação àquelas que permaneceram sempre em maior nível de luz, e menor TCR e TAL em plantas transferidas de maior para menor irradiância, em relação àquelas que sempre estiveram sob menor irradiância.

Osunkoya & Ash (1991) encontraram, nas espécies de início de sucessão por eles estudadas, aclimação mais rápida ao aumento de irradiância que à diminuição de irradiância. Esta tendência foi também observada para as duas espécies de início de sucessão estudadas neste trabalho. *C. fissilis*, e *C. glazioui*, cerca de 60 dias após a transferência de menor para maior irradiância, apresentaram para a maioria dos parâmetros analisados (massa seca, R/PA, área foliar, MFE, teor de clorofila) valores similares, ou, no caso da TCR e TAL, valores até maiores que os de plantas que permaneceram sempre no maior nível de luz. Isto indica uma aclimação quase completa às novas condições. Por outro lado, os valores destes parâmetros em plantas transferidas de maior para menor nível de luz, ao final do período de transferência, não foram similares aos valores apresentados

pelas plantas que sempre estiveram em menor nível de luz, mostrando uma aclimatação incompleta.

### **C - Considerações finais**

As três espécies estudadas, a despeito de pertencerem a estágios sucessionais diferentes, *C. glazioui*, pioneira, *C. fissilis*, intermediária na sucessão e *B. australis*, clímax, apresentaram para a maioria dos parâmetros analisados o mesmo tipo de resposta, levando ao aumento de captação de luz quando em baixa irradiância e aumento da TAL e diminuição da transpiração quando em maior irradiância. Como resposta particular de uma espécie, houve o crescimento em altura do caule e modificação da inclinação da folha em *C. glazioui* sob maior irradiância, resultado em concordância com o estágio mais inicial de sucessão desta espécie em relação às outras duas espécies.

Há a hipótese de que espécies de estágios sucessionais mais iniciais são mais plásticas à alteração da irradiância que espécies de estágios sucessionais mais tardios (Pearcy, 1987). Entretanto, esta tendência não foi observada neste trabalho. *B. australis* foi muito mais plástica em alterar a densidade estomática, a massa seca e a RAF em resposta à alteração na irradiância que *C. glazioui*. Nos demais parâmetros houve pouca diferença na magnitude das respostas em maior ou menor irradiância entre as três espécies.

As respostas apresentadas por *C. glazioui* justificam sua ocorrência em grandes clareiras, inclusive, apresentando características particulares para aproveitar melhor alta luminosidade, como a capacidade inerente de aumentar a

TAL em mais luz e mecanismos para evitar a transpiração excessiva em ambientes de alta irradiação (rotação da folha, presença de camada densa de pêlos nas folhas e expressiva diminuição na RAF). A inibição do crescimento em irradiação de 50% de luz solar não é observada para outra espécie do gênero *Cecropia* (Van der Meer *et al.*, 1998), mas este comportamento não impede a ocorrência desta espécie em fases iniciais de sucessão, uma vez que a provável existência de vegetação herbácea nestes estágios proporciona sombreamento inicial, o qual, como visto nos experimentos de transferência de plantas de menor para maior irradiação, favorece o posterior crescimento da espécie em alta irradiação. Por outro lado, sua tolerância à sombra, apresentando considerável taxa de crescimento a 2% de luz, não explica a ausência desta espécie em estágios mais tardios de sucessão. Isto significa que outros fatores, que não simplesmente a resposta à luz, devem interagir para a sua posição sucessional. Kitajima (1996) discute que a sobrevivência no subosque pode ser mais dependente da prevenção de herbivoria e resistência a patógenos que de alta taxa de crescimento. A posição de *B. australis*, como espécie presente apenas em estágio sucessional mais avançado, também não pode ser explicada pelo seu comportamento em relação à luz, já que por este comportamento poderia ocorrer em ambientes mais iluminados. Também neste caso, outros fatores devem interagir para a sua posição sucessional. Uma possível explicação seria o tamanho extremamente pequeno das sementes (cerca de 10 vezes menor que a cabeça de um alfinete), o que significa embrião minúsculo, sem possibilidade de evitar o dessecamento caso a semente germine em ambientes mais abertos. Foi observada a necessidade de luz para

a germinação das sementes desta espécie, entretanto, ainda não foi investigado o quanto de luz é necessário para a germinação, podendo, talvez a incidência de luz de curta duração, permitida pela movimentação do sol ou das copas (*sunflecks*), que ocorre nas florestas tropicais (Lei & Lechowickz, 1997), promover a germinação, mas não levar ao dessecamento posterior da plântula. *C. fissilis*, segundo os dados encontrados neste trabalho, apresenta tolerância à sombra e à irradiância relativamente alta, e neste caso, as respostas aqui encontradas corroboram os dados de literatura, relatando ser a espécie heliófita ou esciófita e intermediária no estágio de sucessão (Lorenzi, 1998).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRANS, M.C.; KLOEPPEL, B.D. & KUBISKE, M.E. 1992. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. *Tree Physiology* 10: 343-355.
- ACKERLY, D.D. & BAZZAZ, F.A. 1995. Seedling grown orientation and interception of diffuse radiation in tropical forest gaps. *Ecology* 76: 1134-1146.
- ALLARD, G.; NELSON, C.J. & PALLARDY, S.G. 1991. Shade Effects on growth of tall fescue: I. leaf anatomy and dry matter partitioning. *Crop Science*. 31:163-167.
- ANDERSON, J.M. 1986. Photoregulation of the composition, function and structure of thylakoid membranes. *Annual Review of Plant Physiology* 37: 93-136.
- ANDERSON, J.M.; CHOW, W.S. & GOODCHILD, D.J. 1988. Thylakoid membrane organization in sun/shade acclimation. *Australian Journal Plant Physiology* 15: 11-26.
- ARNON, D.J. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenoloxidases in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology* 24: 1-15.
- ASHTON, P.S. 1977. Contribution of rain forest research to evolutionary theory. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 64: 694-705.

- ASHTON, P.M.S. & BERLYN, G.P. 1994. A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (section *Erythrobalanus*- Fagaceae) species in different light environments. *American Journal of Botany* 81: 589-597.
- BALARÉ, C.L.; SCOPEL, A.L.; ROUSH, AL. & RADOSEVICH, S.R. 1995. How plants find light in patchy canopies. A comparison between wild-type and phytochrome-B-deficient mutant plants of cucumber. *Functional Ecology* 9: 859-868.
- BALARÉ, C.L.; SCOPEL, A.L. & SÁNCHEZ, R.A. 1997. Foraging for light: photosensory *Ecology* and agricultural implications. *Plant Environment* 20: 820-825.
- BAZZAZ, F.A 1979. The physiological *Ecology* of plant succession. *Annual Review Ecology and Systematics* 10: 351-371.
- BAZZAZ, F.A & PICKETT, S. T. A. 1980. Physiological *Ecology* of tropical succession: a comparative review. *Annual Review Ecology and Systematic* 11: 287-310.
- BONGERS, F.; POPMA, J. & IRIARTE-VIVAR, S. 1988. Response of *Cordia megalantha* seedlings to gap environments in tropical rain forest. *Functional Ecology* 2: 379-390.
- CALLAN, E.J. & KENEDY, C.W. 1995. Intercropping stokes aster: Effect of shade on photosynthesis and plant morphology. *Crop Science* 35: 1110-1115.

- CANHAM, C.D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69: 786-795.
- CAUSTON, D.R. 1994. Plant growth analysis: a note on the variability of unit leaf rate (net assimilation rate) within a sample. *Annals of Botany* 74: 513-518.
- CHAZDON, R.L. & FETCHER, N. 1984. Photosynthetic light environment in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- CHAZDON, R.L.; PEARCY, R.W.; LEE, D.W. & FETCHER, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. *IN*. MULKEY, S.S.; CHAZDON, R.L. & SMITH, A.P. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. New York, Ed. Chapman & Hall. pp 5-55.
- CHOW, W.S. & ANDERSON, J.M. 1987. Photosynthetic responses of *Pisum sativum* to an increase in irradiance during growth . I. Photosynthetic activities. *Australian Journal of Plant Physiology* 14: 1-18.
- CHOW, W.S.; ADANSON, H.Y. & ANDERSON, J.M. 1991. Photosynthetic acclimation of *Tradescantia albiflora* to growth at irradiance: lack of adjustment of light harvesting components and its consequences. *Physiologia Plantarum* 81: 175-182.
- CLAUSSEN, J.W. 1996. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to a increase in light intensity. *Forest Ecology and Management* 80: 245-255.

- DALLING, J.W.; LOVELOCK, C.E & HUBBELL, S.P. 1999. Growth responses of seedlings of two neotropical pioneer species to simulated forest gap environments. *Journal of Tropical Ecology* 15: 827-839.
- DEMING-ADAMS, B. & ADAMS, W.W. III 1992. Photoprotection and other responses of plant to high light stress. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43: 599-626.
- DENSLOW, J.S.; SCHULTZ, J.C.; VITOUSEK, P.M. & STRAIN, B.R. 1990. Growth responses of tropical shrubs to tree fall gap environments. *Ecology* 71: 165-179.
- DIAS-FILHO, M.B. 1997. Physiological response of *Solanum crinitum* Lam. to contrasting light environments. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 32: 789-796.
- DIAS-FILHO, M.B. 1999. Physiological responses of two tropical weeds to shade. I. Growth and biomass allocation. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 34: 945-952.
- DURIGAN, G.; FIGLOLIA, M.B.; KAWALATA, M.; GANIDO, M.A.; BAUTELA, J.B. 1997. *Sementes e mudas de árvores tropicais*. São Paulo, SP. Páginas e Letras Editoras Gráficas. 65p.
- EASTMAN, J. R. 1997. Idrisi for Windows version 2.0. Clark University, USA.
- ELLSWORTH, D.S. & REICH, P.B. 1992. Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments. *Functional Ecology* 6: 423-435.

- GIVNISH, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92.
- HARTSHORN, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (suplement): 23-30.
- HISCOX, J.D. & ISRAESLTAN, G.F. 1979. A method for extraction of chlorophyll from leaf without maceration. *Canadian Journal of Botany* 57: 1332-1334.
- HUANTE, P & RINCÓN, E. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113: 53-66.
- HUNT, R. 1982. Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold, London. 248p.
- ISHIDA, A.; TOMA, T. & MARJENAH 1999. Limitation of leaf carbon gain by stomatal and photochemical processes in the canopy of *Macaranga conifera*, a tropical pioneer. *Tree Physiology* 19: 467-473.
- JANUARIO, M.; VISWAVADHAM, Y & SENNA, R.C. 1992. Radiação solar total dentro e fora de floresta tropical úmida de terra firme (Tucuruí, Pará). *Acta Amazônica* 22: 335-389.
- JOAHANSEN, D.A. 1940. Plant microtechnique. New York, McGraw Hill Book Company, Inc. 523p.

- KAMALUDIN, M. & GRACE, J. 1992. Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia javanica*, a tropical forest tree from Asia. *Annals of Botany* 69: 47-52.
- KITAJIMA, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. *IN* MULKEY, S.S.; CHAZDON, R.L. & SMITH, A.F. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. New York, Ed. Chapman & Hall. pp 559-595.
- KLEIN, R.M. 1984. Meliáceas. *Flora Illustrada Catarinense*. MELI. Itajaí, SC. HBR. 140p.
- LANCE, C.J. & GUY, C.L. 1992. Changes in pigment levels, Rubisco and respiratory enzyme activity of *Ficus Benjamina* during acclimation to low irradiance. *Physiologia Plantarum* 86: 630-638.
- LEE, D.W.; OBERBAUER, S.F.; KRISHNAPILAY, B.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H. & YAP, S.K. 1997. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. *Oecologia* 110: 1-9.
- LEE, D.W.; OBERBAUER, F.; JOHNSON, P.; KRISHNAPILAY, B.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H. & YAP, S.K. 2000. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. *American Journal of Botany* 87: 447-455.
- LEI, T.T. & SEICHOWICZ, M.J. 1997. The photosynthetic response of light species of *Acer* to simulated light regimes from the centre and edges of gaps. *Functional Ecology* 11: 16-23.

- LEITE, P.F. & KLEIN, R.M. 1990. Vegetação. *IN Geografia do Brasil. Fundação do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística*. Rio de Janeiro: IBGE, p.113-147.
- LILIE, R.D. 1965. Histopathologic technic and practical histochemistry. New York, MacGraw Hill. 715p.
- LORENZI, H. 1998. *Árvores Brasileiras, manual de identificação e cultivo de arbóreas nativas do Brasil*. Voi1, 2<sup>a</sup>. ed. Nova Odessa, SP. Ed Plantarum. 375p.
- MAILLY, D. & KIMMINS J.P. 1997. Growth of *Pseudotsuga menziesii* and *Tsuga heterophylla* seedlings along a light gradient: resource allocation and morphological acclimation. *Canadian Journal of Botany* 75: 1424-1435.
- MUCHOW, R.C. & SINCLAIR, T.R. 1989. Epidermal conductance, stomatal density and stomatal among genotypes of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Plant, Cell and Environment* 12: 425-431.
- NIINEMETS, U. & KULL, O. 1999. Biomass investment in leaf lamina versus lamina support in relation to growth irradiance and leaf size in temperate deciduous trees. *Tree Physiology* 19: 349-358.
- NIKOLAEVA, M.K. 1994. Functional activity and adaptive properties on the photosynthetic apparatus in plants grown under different irradiances. *Photosyntetica* 30 : 69-76.

- OSBORNE, B.A.; CLABLY, G.T.; HORSLEY, D. & NOLAN, P.F. 1994. Is acclimation required for success in high light environments? A case study using *Micelis muralis* (L.) Dumort (Asteraceae). *New Phytology* 127 : 363-375.
- OSUNKOYA, O.O. & ASH, J.E. 1991. Acclimation to a change in light regime in seedlings of six Australian rainforest tree species. *Australian Journal of Botany* 39: 591-605.
- OSUNKOYA, O.O.; ASH, J.E.; HOPKINS, M.S.; GRAHAM, A.W. 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance in northern Queensland. *Journal of Ecology* 82: 149-163.
- PEARCY, R.W. 1987. Photosynthetic gas exchange response of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. *Functional Ecology* 1: 169-178.
- PEAT, H.J. & FITTER, A.H. 1994. A comparative study of the distribution and density of stomata in British flora. *Biological Journal of the Linnean Society* 52: 377-393.
- PICKETT, S.T.A. 1983. Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in communities dynamics. *Tropical Ecology* 24:78-84.
- PINTO, A.M.; VARELA V.P. & BATALHA, L.F.P. 1993. Influência do sombreamento no desenvolvimento de mudas de louro pirarucu (*Licaria canella* (Meissn.) Kosterm.). *Acta Amazonica* 23: 397-402.

- POGGIANI, F.; BRUNI, S. & BARBOSA, E.S.Q. 1992. Efeito do sombreamento sobre o crescimento das mudas de três espécies florestais. *Anais do 2º. Congresso Nacional sobre Essências Nativas*. pp 564-569.
- POORTER, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient : the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13: 396-410.
- POPMA, J. & BONGERS, F. 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. *Journal of Tropical Ecology* 7: 85-97.
- REITZ, R.; KLEIN, R.M. & REIS, A. 1978. Projeto Madeira de Santa Catarina. Itajaí, SC. Ed. Herbário Barbosa Rodrigues. 320p.
- RICKLEFS, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist* 111: 376-381.
- RIZZINI, C.T. 1981. *Árvores e madeiras úteis do Brasil - Manual de dendrologia brasileira*. São Paulo. Ed. Edgar Blücher Ltda. 296p.
- SMITH, L.B.; KLEIN, R.M., DELPETRE, P. Rubiácea. *Flora Ilustrada Catarinense*. Itajaí, SC. HBR (no prelo).
- STATGRAPHICS statistical graphics system. 1993. Ed. Statistical graphics corporation portions copyright version 7.
- STEEGE, H., 1994. Seedling growth of *Mora goggrijpii*, a large seeded climax species, under different soil and light conditions. *Vegetatio* 112: 161-170.

- STRAUSS-DEBENEDETTI, S. & BAZZAZ, F.A. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecologia* 87: 377-387.
- TABARELLI, M.; VILLANI, J.P. & MANTOVANI, W. 1993. Aspectos da sucessão secundária em trecho da Floresta Atlântica no Parque Estadual da Serra do mar, SP. *Revista do Instituto Florestal* 5: 99-112.
- THOMPSON, W.A; KRIEDMANN, P.E.; & GRAIG, I.E. 1992. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. I Growth, leaf anatomy and nutrient content. *Australian Journal of Plant Physiology* 19: 1-18.
- TINOCO-OJANGUREN & C. PEARCY, R.W. 1995. A comparison of quality and quantity effects on the growth and steady-state dynamic photosynthetic characteristics of three tropical tree species. *Functional Ecology* 9: 222-230.
- TURNBULL, M.H. 1991. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic of six Australian rainforest tree species. *Oecologia* 87: 110-117.
- VAN DER MEER, P. STERCK, F.J. & BORGERS, F. 1998. Tree seedlings performance in canopy gaps in a tropical rain forest at Nouragues, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 14: 119-137.
- VARELA, V.P. & SANTOS, J. 1992. Influência do sombreamento na produção de mudas de angelim pedra (*Dinizia excelsa* Ducke). *Acta Amazonica* 22: 407-411.

- VLADIMIROVA, S.; McCONNELL, D.B. & KANE, M. 1997. Morphological plasticity of *Dracena sanderana* Ribon in response to four light intensities. *Horticulture Science* 32: 1049-1052.
- WALTERS, M.B.; KRUGER, E.L. & REICH, P.B. 1993. Growth, biomass distribution and CO<sub>2</sub> exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: relationships with successional status and shade tolerance. *Oecologia* 94: 7-16.
- WALTERS, M.B. & REICH, P.B. 1996. Are shade tolerance, survival and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology* 77: 841-853.
- WAYNE, P.M. & BAZZAZ, F.A. 1993. Birch seedling response to daily time courses of light in experimental forest gaps and shadehouses. *Ecology* 74: 1500-1515.
- WELANDER, N.T. & OTTOSSON, B. 1998. The influence of shading on growth and morphology in seedlings of *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. *Forest Ecology and Management* 107: 117-126.
- WELDEN, C.W.; HEWTT, S.W., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1991. Sapling survival, growth and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 72: 35-50.

## ANEXO

### LAUDO DE ANALISE DE SOLO

Laudo número : 01474

Data Entrada: 16/05/00

Data emissão : 31/05/00

#### Resultados

AMOSTRA Protocolo	01 002408				Unidade
TEXTURA	16	classe	4		arg. %
pH	6.0	Media			
INDICE SMP	6.4				
FOSFORO	+50.0	Alto			ppm
POTASSIO	592	Alto			ppm
MAT. ORGANICA	6.8	Alto			%
ALUMINIO	---				cmolc/l
CALCIO	6.6	Alto			cmolc/l
MAGNESIO	2.9	Alto			cmolc/l
Sodio - Na	115				ppm
H + AL	2.48				cmolc/l
pH - CaCl2	5.6	Baixa			
Soma de Bases - S	11.53	Alta			cmolc/l
Cap. troca cations CTC	14.02	Alta			cmolc/l
Satur. de Bases - V	82.28	Alta			%

Obs: Interpretacao conforme Recomendacoes de adubacao e calagem para os estados do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina. 2.ed., SBCS - Nucleo Regional Sul / EMBRAPA-CNPQ, 1989.

Para as determinacoes pHCaCl2, S, CTC, V, cfe. Boletim Tecnico n. 31 - Ematex/Parana

  
CLOVIS GOULART DE BEM  
QUIMICO - CRQ 13100011

  
ENG. QUIMICO - CRQ 13300002  
Responsavel Tecnico

CIDASC - SC - Laboratorio Físico Químico e Biológico  
Rodovia SC 404, km 3 - Itaconubi CEP 88.034-901 - Florianópolis - SC  
CXPOSTAL - 256 - Fone : (048) 239-6504 - FAX : (048) 239-6642