

# UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

## CRESCIMENTO INICIAL, ALOCAÇÃO DE RECURSOS E FOTOSSÍNTESE EM PLÂNTULAS DAS ESPÉCIES VICARIANTES *Hymenaea courbaril* var *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Lang. (jatobá) e *Hymenaea stigonocarpa* Mart. (jatobá-do-cerrado) (Leguminosae-Caesalpinioideae)

**Michele de Sá Dechoum**

Tese apresentada ao Instituto de Biologia  
da Universidade Estadual de Campinas  
para a obtenção do Título de Mestre em  
Biologia Vegetal.

**Orientador: Prof. Dr. Marcos Silveira Buckeridge**  
**Co-orientador: Prof. Dr. Paulo Eugênio Oliveira**

**2004**



Campinas, 30 de março de 2004.

**BANCA EXAMINADORA**

---

Prof. Dr. Marcos Silveira Buckeridge

---

Prof. Dr. Fábio Rúbio Scarano

---

Prof. Dr. Ivany Marques Ferraz Válio

---

Prof. Dr. Marcos Pereira Marinho Aidar

Dedico esta tese a Jorge Yoshio Tamashiro (o Véio),  
meu querido amigo e professor, que me  
mostrou o “jeitão das plantas”.

Dedico a meus pais, Maria Virgínia e Adib,  
que me mostraram, sem palavras ou conselhos,  
o prazer e a força de recomeçar.

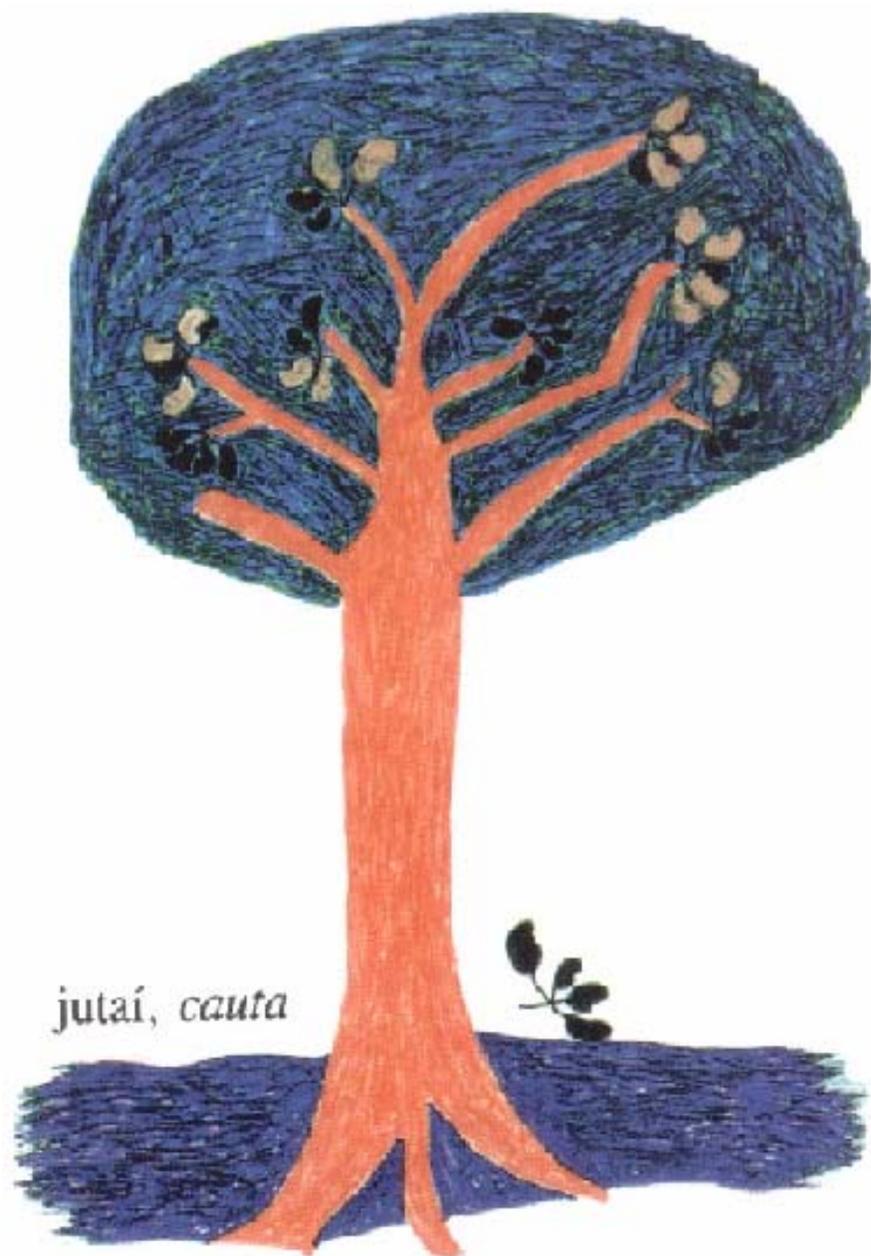
## EPÍGRAFE

### A ÁRVORE

UM PASSARINHO PEDIU A MEU IRMÃO PARA SER A SUA ÁRVORE.  
 MEU IRMÃO ACEITOU DE SER A ÁRVORE DAQUELE PASSARINHO.  
 NO ESTÁGIO DE SER ESSA ÁRVORE, MEU IRMÃO APRENDEU DE SOL, DE CÉU E DE LUA MAIS DO QUE NA ESCOLA.  
 NO ESTÁGIO DE SER ÁRVORE MEU IRMÃO APRENDEU PARA SANTO MAIS DO QUE OS PADRES LHE ENSINAVAM NO INTERNATO.  
 APRENDEU COM A NATUREZA O PERFUME DE DEUS.  
 SEU OLHO NO ESTÁGIO DE SER ÁRVORE APRENDEU MELHOR O AZUL.  
 E DESCOBRIU QUE UMA CASCA VAZIA DE CIGARRA ESQUECIDA NO TRONCO DAS ÁRVORES SÓ PRESTA PARA POESIA.  
 NO ESTÁGIO DE SER ÁRVORE MEU IRMÃO DESCOBRIU QUE AS ÁRVORES SÃO VAIDOSAS.  
 QUE JUSTAMENTE AQUELA ÁRVORE NA QUAL MEU IRMÃO SE TRANSFORMARA, ENVAIDECIA-SE QUANDO ERA NOMEADA PARA O ENTARDECER DOS PÁSSAROS.  
 E TINHA CIÚMES DA BRANCURA QUE OS LÍRIOS DEIXAVAM NOS BREJOS. MEU IRMÃO AGRADECEU A DEUS AQUELA PERMANÊNCIA EM ÁRVORE PORQUE FEZ AMIZADE COM MUITAS BORBOLETAS.

Manoel de Barros – In: Ensaios Fotográficos (2000)





O JATOBÁ DOS ÍNDIOS TICUNA  
(O LIVRO DAS ÁRVORES)

## AGRADECIMENTOS

Muito obrigada ao Marcos, meu orientador e amigo, que me permitiu pensar, delinear, analisar, deduzir, criticar e reconhecer. Motivou-me e ajudou-me, com a sua paixão pelo conhecimento científico, a compreender um pouco mais a ciência.

Muito obrigada ao Paulo, meu co-orientador, pela sua calma e paciência sempre e por me mostrar o cerrado das Minas Gerais e seu conhecimento sobre o mesmo. Pelas coletas de sementes e pelas acolhidas em Uberlândia.

Muito obrigada ao grande pesquisador e professor doutor Ivany Válio, por me instigar a conhecer as espécies vicariantes e pela ajuda no delineamento do projeto. Obrigada por ser tão doce e solícito. Agradeço também pela ajuda no viveiro de mudas nativas e pela leitura e sugestões na pré-banca e pela presença na banca.

Muitíssimo obrigada ao Véio, meu professor, tutor e guru, Jorge Yoshio Tamashiro, pela ajuda na identificação dos jatobás e das minhas coletas no cerrado da Campininha. Agradeço de verdade por ser meu amigo, por me puxar a orelha (mesmo quando não precisa), por me ensinar a ser uma bióloga, profissional.

Agradeço muitíssimo ao cerrado de Moji-Guaçu e ao Parque Estadual das Fontes do Ipiranga por me permitirem o trabalho e as caminhadas e por persistirem, resistirem e continuarem nos mostrando sem “pudores” suas belezas.

Muito obrigada também aos funcionários da Reserva Ecológica de Moji-Guaçu, a Fazenda Campininha. Agradeço especialmente ao Marcos Mecca, por facilitar tão prontamente meu trabalho na reserva; a Mara, pela gentileza no alojamento; e ao Sr. Paulo, meu melhor guia de campo, que me mostrou o jatobá do cerrado e me ajudou na coleta de sementes.

Agradeço aos funcionários e à administração de todos os locais públicos onde coletei frutos dos jatobás. Agradeço aos donos das propriedades rurais onde coletei frutos, muitas vezes sem eles saberem, me enganchando nas cercas e correndo dos cachorros. Agradeço por alguns deles deixarem o cerrado regenerar, após as queimadas e os cortes rasos...o cerrado persiste porque tem muito mais força do que o fogo ou o machado. Nossos olhos ainda não estão preparados para o cerrado.

Muito obrigada à CAPES pela bolsa de mestrado, pelo auxílio-tese e pelo auxílio para as viagens para Moji-Guaçu e para São Paulo.

Agradeço aos professores doutores Fábio Rúbio Scarano e José Pires de Lemos Filho pelas leituras críticas na pré-banca. Aos professores doutores Fábio Rúbio Scarano e Marcos Pereira Marinho Aidar pela presença na banca.

Muito obrigada a minha querida amiga e professora Fresia Ricardi Branco, que me mostrou muito especialmente como a Paleontologia pode ser apaixonante

Muito obrigada aos professores doutores Cláudia e Sodek, do Departamento de Fisiologia Vegetal, pela ajuda na parte experimental e pelas conversas.

Muito obrigada a todos os professores do Departamento de Botânica, com quem dividi muitas horas de monitorias e aulas. Agradeço pela minha formação e pelo carinho.

Muito obrigada aos professores doutores Flávio Antônio Mães dos Santos e Arício Xavier Linhares pela ajuda na estatística.

Agradeço muitíssimo ao professor doutor Fernando Roberto Martins pelas aulas de Filosofia da Ciência e de gramática da língua brasileira. Agradeço por, mesmo sem saber, participar intensamente da minha formação na ciência, fosse pelas discussões nos momentos de angústia, fosse por me emprestar sua vasta bibliografia sobre o cerrado.

Muito obrigada à professora doutora Marlene, do Departamento de Fisiologia Vegetal, por me ajudar pessoalmente em muitos momentos e por ter acreditado no viveiro de plantas nativas. Admiro sua forma de ver a universidade e de trabalhar por isso.

Muito obrigada aos funcionários da Secretaria de pós-graduação.

Muito obrigada aos funcionários dos Departamentos de Botânica e de Fisiologia Vegetal da Unicamp e do Departamento de Fisiologia e Bioquímica de Plantas do Instituto de Botânica de São Paulo. Agradeço especialmente ao João Carlos e a Iara da Botânica e ao Sr. Domingos da Fisiologia Vegetal.

Agradeço à toda a galera da Botânica e da Fisiologia Vegetal pelos risos, sorrisos e discussões. São tantos... Cristiano (o Cris), Vidal, Andréa Barbosa, Kayna, Janete, Fabiano (Stalonge), Marcinha, Kazue, Dani, Ana Paula, minha bisavó Mariana, Edileide, Bruno, Maíra, Zé, Cida, André, Flávio, Andrea, Rodrigo, Carla, Anderson, Júlia, Thiago (o gaúcho), Andréa Spina, Fábio, Silvia, etc...

Agradeço especialmente ao Flávio Nunes Ramos, meu amigo carioca, pelo seu bom humor, pelas risadas que damos juntos, pelas discussões “ecológicas” e por me ensinar a usar o Systat.

Agradeço especialmente também à pequena Cris, pelas conversas embaixo do sombrite, pelas irrigações nos finais de semana e feriados, pela ajuda na parte de fotossíntese e pelas queridas conversas.

Muchas gracias a mi grand amigo Fabiano Careca, pela alegria, companheirismo e por ser tão solícito sempre...

Muito obrigada ao meu amigo Marcus, pelas nossas brigas e discussões e por mostrar um pouco do outro lado da Biologia.

Agradecimentos especiais também a minha querida e velha amiga Lidyanne (Boa, Lidy!!!); ao meu irreverente amigo Léo, com quem ainda quero conversar e aprender muito a como curtir a vida; e a Cibele e a Karin, por me mostrarem, sempre com muitas risadas, as matas de Campinas, mesmo na delegacia!!!

Muito obrigada ao pessoal do Botânico...Aidar, C1, C2, Tiné, Ana, Minhoto, Rosana, Rondon, pelas críticas e sugestões para o meu trabalho. Agradeço com muito carinho a Marília e a Lourdes pela hospitalidade, almoços, conversas e pela ajuda na parte experimental.

Agradeço especialmente à Ana Maria Baroni, sem a qual não conseguiria fazer as medidas de fotossíntese. Muito obrigada pela companhia no campo, pelas viagens São Paulo – Campinas – Moji Guaçu e pela ajuda na parte experimental em São Paulo. Obrigada também pela dedicação e pelas risadas e conversas.

Muito obrigada aos meus queridos amigos de graduação...são tantos de tantos anos!!! Alguns ficaram, outros estão distantes geograficamente, outros distantes ideologicamente. Considero importante termos construído algo juntos, fosse numa mesa

de bar, fosse ao microscópio. Tentamos, cada um como podia e entendia, construir uma Unicamp melhor, mais preocupada com seus alunos e com o que há depois da sua cerca.

Meus companheiros e amigos das gestões dos centros acadêmicos, das atléticas, dos treinos, do grupo de lixo, das Bioarts e da turma 97...muito obrigada por participarem da minha formação, por me ajudarem a descobrir o que eu era e o que eu queria ser.

Muito obrigada à galera do viveiro de plantas nativas (agora Viveiro Guapuruvu)...Sil, Araca, Rafael, Pedro, Tati Carioca, Marcus, Shau, Maíra, Anne, Rô, Alice, Maria Clara, Marcelo, Carina, Poti. Pelas conversas, carinhos, leituras e discussões...pelas cervejas e festas também!!

Um agradecimento muito especial à galera do mcneuronios e agregados...ao carinho do Bic, à irreverência da Rachel, expressão da Renitta, doçura da Tê, colo da Tati Spin, incertezas do Rossano, careca do Vini, amizade do Ku, "ais" da Kékas, autenticidade da Helena, irreverência da Tati Carioca queridona, invenções de Allan e do Digão, seriedade da Érica, risadas da Aninha, sabedoria da Alik, energia do Thiago, dissenimento do Pedro, ironia do Horacinho, fé da Marina e do Fábio, jeitinho da Shau, inocência da Violeta, inteligência da Aluana, alegria da Cora, competência do Rafael ... Foi aí que tudo começou, foi aí que começamos a ultrapassar as barreiras da universidade. "Nós somos um com o infinito Sol, para sempre, pra sempre, pra sempre..."

Muito obrigada aos meus companheiros e amigos de coração, paixões, bares, quadras, festas, alegrias e tristezas...são tantos...Estela, Andréa, Cássia, Tânia, Dri, Flora, Ângela, Simone, Luísa, Dê, Cajá, Lili, Simioni, Renato, Ric, Naomi, Raquel, Jesser, Duda, Melissa, Fabi, Alice, Jú, Pérola, Beto, Dani, Thaís, Letícia, Aline Shiohara, Bia, Bertrand, Nashieli, Feio, Lise, Virna, Rio, Alê, Thiago Conforti, Arabela, Antônia, Marcelino...

Muito obrigada a minha querida e diferente amiga Ana Junca. Pelas conversas sobre ciência, academia e sobre o que queremos. Será que os dois jatobás são a mesma coisa??

Muito obrigada ao Patrick e à Carlinha Judice, meus queridos amigos de graduação. À Yu, minha amiga coreana, pela ajuda na coleta de frutos e por ser tão maravilhosamente brasileira.

Agradeço à Cris, minha atriz preferida, pelo carinho e atenção...ainda vamos plantar muitas árvores juntas.

Muito obrigada a minha amiga Carla GZBel, por ser tão maravilhosamente sensível e sincera e por estar comigo em muitos momentos difíceis.

Muito obrigada a minha amiga-irmã Parceira, com quem morei por todos esses 25 anos...não consigo me imaginar neste mundo sem sua amizade.

Agradeço com imenso carinho e cumplicidade a minha querida amiga Sil, com quem ainda quero dividir e passar muitos mais momentos da minha vida.

Nem sei como agradecer a minha querida Pê, rabequeira, violeira, musicqueira, artista talentosa...pelo carinho, paciência, força, companhia, ajuda no abstract e na vida.

Finalmente, agradeço aos meus pais, minhas irmãs, minha avó Daisy e à Maria, por sempre acreditar em mim e por se orgulhar do que eu faço.

## SUMÁRIO

RESUMO.....	1
RESUMO EM INGLÊS (ABSTRACT).....	2
ESTRUTURA DA TESE E OBJETIVO GERAL.....	3
INTRODUÇÃO GERAL E REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	4
Os Jatobás.....	16
Bibliografia.....	22
<b>Capítulo I - Aspectos do crescimento inicial, da alocação de recursos e estabelecimento de plântulas das espécies <i>Hymenaea courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i> (Hayne) Lee &amp; Lang. (jatobá) e <i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. (jatobá-do-cerrado) (Leguminosae - Caesalpinioideae)....</b>	<b>30</b>
1.Introdução.....	31
2. Material e métodos.....	37
2.1. Coleta de frutos e sementes.....	37
2.2. Germinação das sementes e experimentos para o acompanhamento do crescimento inicial e da alocação de recursos nas plântulas.....	39
.....2.2.1. Experimento I - Crescimento e alocação de recursos comparados ao longo de 6 meses em plântulas das duas espécies mantidas em solos de seus respectivos ambientes e em condições naturais de luz e temperatura.....	39
2.2.2. Experimento II - Sobrevivência, crescimento e alocação de recursos em plântulas das espécies estudadas em diferentes condições de campo.....	45
2.2.3. Experimento III - Efeito do substrato sobre o crescimento inicial e a alocação de recursos de plântulas das espécies estudadas.....	52
3. Resultados.....	55
3.1. Crescimento e alocação de recursos comparados ao longo de 6 meses em plântulas das duas espécies mantidas em solos de seus respectivos ambientes e em alta e baixa intensidades luminosas.....	55
3.2. Sobrevivência, crescimento, alocação de recursos em plântulas das espécies estudadas em diferentes condições de campo.....	69
3.3. Efeito do substrato sobre o crescimento inicial e a alocação de recursos de plântulas das espécies estudadas.....	77
4. Discussão.....	81
5. Bibliografia.....	95

<b>Capítulo II - Fotossíntese em plântulas das espécies <i>Hymenaea courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i> (Hayne) Lee &amp; Lang. (jatobá) e <i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. (jatobá-do-cerrado) (Leguminosae - Caesalpinioideae).....</b>	<b>100</b>
1. Introdução.....	101
2. Material e métodos.....	106
2.1. Coleta de frutos e sementes.....	106
2.2. Germinação das sementes e experimentos para medições de parâmetros fotossintéticos nas plântulas.....	106
2.2.1. Experimento I - Desempenho fotossintético comparado ao longo de três meses em plântulas de <i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i> (jatobá) e <i>H. stigonocarpa</i> (jatobá de cerrado) em alta e baixa intensidades luminosas.....	106
2.2.2. Experimento II - Desempenho fotossintético de <i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i> (jatobá) e <i>H. stigonocarpa</i> (jatobá de cerrado) em diferentes condições de campo.....	108
2.2.3. Experimento III - Efeito do substrato sobre o desempenho fotossintético de plântulas de <i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i> (jatobá) e <i>H. stigonocarpa</i> .....	110
3. Resultados.....	112
3.1. Desempenho fotossintético comparado ao longo de três meses em plântulas de <i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i> (jatobá) e <i>H. stigonocarpa</i> (jatobá de cerrado) em alta e baixa intensidades luminosas.....	112
3.2. Desempenho fotossintético de <i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i> (jatobá) e <i>H. stigonocarpa</i> (jatobá de cerrado) em diferentes condições de campo.....	120
3.3. Efeito do substrato sobre o desempenho fotossintético de plântulas de <i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i> (jatobá) e <i>H. stigonocarpa</i> .....	130
4. Discussão.....	136
5. Bibliografia.....	144
DISCUSSÃO GERAL.....	148
Bibliografia.....	153
Anexos.....	154

## RESUMO

Em grande parte dos trópicos, a vegetação é composta por um mosaico de áreas de savanas e de florestas. De acordo com muitos pesquisadores, a distribuição atual de formações florestais e savânicas é resultado de alterações climáticas que ocorreram durante o Pleistoceno e o início do Holoceno e que ocasionaram grandes mudanças na cobertura vegetal e na distribuição de espécies vegetais. Na maioria dos casos, apesar das formações savânicas e florestais serem contíguas, sem barreiras ecológicas definidas entre suas populações, há poucas trocas de elementos florísticos entre as duas formações. Há, entretanto, diversos gêneros de plantas que apresentam espécies de mata e espécies de cerrado, que são muito afins, chamadas de espécies vicariantes. Acredita-se que as diferenças ecológicas e fisiológicas existentes entre espécies florestais e savânicas determinem a distribuição destes dois grupos de plantas, tendo um importante papel na dinâmica do limite savana-floresta. Dessa forma, fica evidente que estudos comparativos sobre espécies vicariantes constituem excelente oportunidade de se detectar diferenças ecológicas entre matas e cerrados. O objetivo do presente trabalho foi compreender as diferenças relacionadas à adaptação e estabelecimento de plântulas das espécies vicariantes *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Lang. e *H. stigonocarpa* Mart., nos seus respectivos ambientes naturais, utilizando-se parâmetros de fotossíntese e de crescimento. Para tanto, foram realizados experimentos sob diferentes intensidades luminosas e em diferentes substratos, em condições naturais e conhecidas e, parcialmente, controladas. Com os resultados obtidos nos experimentos realizados, pôde-se identificar diferenças entre as duas espécies estudadas ligadas à disponibilidade de água e, principalmente, à luz, resultantes da adaptação das plântulas aos seus respectivos ambientes. No início do desenvolvimento, a espécie de mata investiu no crescimento da parte aérea e foi mais tolerante à sombra e menos tolerante à luz, enquanto a espécie de cerrado investiu na parte subterrânea e foi mais tolerante à luz e menos tolerante à sombra. As plântulas de *H. stigonocarpa* parecem apresentar uma plasticidade menor em relação a *H. courbaril* var. *stilbocarpa* e, como consequência, uma baixa capacidade de ocupação de novos ambientes. Postula-se no presente trabalho que a espécie *Hymenaea courbaril* tenha originado a espécie *H. stigonocarpa*, que é exclusiva dos cerrados brasileiros.

## RESUMO EM INGLÊS (ABSTRACT)

Some parts of the tropical regions are composed of a mosaic of savannah and forest areas. The actual distribution of forest and savannah formations is thought to be a result of climatic alterations that occurred during the Pleistocene. They began in the Holocene and led to great changes in vegetation covering and plant species distribution. Although savannah and forest formations are contiguous and there are no ecological barriers between their populations, there is limited exchange of floristic elements between these two biomes. Nevertheless, there are many plant genera present in the forest and savannah, which present very similar species. They are called congeneric species. It is thought that ecological and physiological differences between forest and savannah species determine the distribution of congeneric pairs, having some importance for the dynamics of the borders between forest and savannah. Thus, comparative studies on the ecophysiology of congeneric species represent an important contribution for the detection of ecological differences between forests and savannas. The purpose of this work was to investigate the differences related to ecophysiological aspects of the establishment of seedlings of the congeneric species *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Lang. and *H. stigonocarpa* Mart. Our approach was based on measurements of growing patterns and photosynthesis. Experiments were made under different light intensities and different types of soil, under natural and partially controlled conditions. On the basis of these experiments, it was possible to identify different behaviours of the two studied species regarding water availability and light responses. In the beginning of development, the forest species invested on shoot growth and it was also more tolerant to shadow, whereas the savannah species invested more on root growth, being more tolerant to light and less tolerant to shadow. Whereas *H. Stigonocarpa* did not survive under the dark understorey of the forest, *H. courbaril* survived in the savannah at least for the experimental period, suggesting that seedlings of the former species seem to show a lower plasticity for physiological responses in comparison with *H. courbaril*. As a consequence, *H. stigonocarpa* is probably less capable to occupy new environments. This work postulates that, on the basis of the ecophysiological behaviour, the species *Hymenaea courbaril* has probably originated *H. stigonocarpa*, which is exclusively found in the Brazilian savannas.

## ESTRUTURA DA TESE E OBJETIVO GERAL

A presente tese está dividida em quatro partes principais, sendo elas: uma introdução geral, dois capítulos e uma discussão geral.

Teve-se como objetivo geral compreender as diferenças entre os parâmetros ecofisiológicos relacionados à adaptação e estabelecimento de plântulas das espécies vicariantes *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Lang. e *H. stigonocarpa* Mart., nos seus respectivos ambientes naturais.

A primeira das partes, intitulada “Introdução geral e revisão bibliográfica”, traz informações e referências sobre os temas abordados direta e indiretamente na tese, situando qual a linha em que o trabalho foi escrito.

O primeiro capítulo trata da alocação de recursos e do padrão de crescimento nas plântulas das espécies estudadas. Já o segundo capítulo trata da atividade fotossintética.

A última parte, nomeada “Discussão geral”, esclarece sobre e estabelece as relações entre os capítulos I e II, mostrando como os dados coletados contribuem para compreender os mecanismos de adaptação de árvores ao ambiente tropical, e como isso parece ter ocorrido evolutivamente.

Boa leitura!

## INTRODUÇÃO GERAL E REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

### Matas x Cerrados

O bioma brasileiro denominado Cerrado ocupa mais de 2 milhões de Km<sup>2</sup>, o que representa cerca de 23% do território brasileiro, sendo o segundo maior bioma do país em área, apenas superado pela Floresta Amazônica (Ribeiro & Walter, 1998). Ocorre em altitudes que variam de 300 a 1600m de altura e tem como tipo de solo predominante os latossolos, tanto em áreas sedimentares quanto em terrenos cristalinos – os latossolos representam aproximadamente 46% do bioma (Ribeiro & Walter, 1998).

Trata-se, também, de um complexo vegetacional com grande diversidade vegetal; na compilação mais recente de dados sobre a flora do cerrado (Mendonça *et al*, 1998) foram listados 6671 taxa nativos, incluindo pteridófitas, gimnospermas e angiospermas. Estes taxa estão distribuídos em onze tipos fitofisionômicos gerais, enquadrados em formações florestais (Mata Ciliar, Mata de Galeria, Mata Seca e Cerradão), savânicas (Cerrado senso restrito, Parque de Cerrado, Palmeiral e Vereda) e campestres (Campo Sujo, Campo Rupestre e Campo Limpo) (Ribeiro & Walter, 1998).

De acordo com Hoffmann (2000a), em grande parte dos trópicos, a vegetação é composta por um mosaico de áreas de savanas e de florestas. Em todas as áreas de cerrado existem matas, seja sob a forma de ‘capões’ ou de florestas de galerias (Labouriau, 1966). Segundo Ribeiro & Walter (1998), fatores temporais e espaciais são os responsáveis pela ocorrência de formações florestais no bioma Cerrado. Os fatores espaciais são variações locais de parâmetros como hidrografia, topografia, profundidade do lençol freático e fertilidade e profundidade dos solos (Ribeiro & Walter, 1998).

Já os fatores temporais são eventos paleontológicos (Ribeiro & Walter, 1998). De acordo com muitos pesquisadores, a distribuição atual de formações florestais e savânicas é resultado de alterações climáticas que ocorreram durante o Pleistoceno (1,8 milhão a 11.000 anos atrás) e o início do Holoceno (11.000 anos atrás) e que ocasionaram grandes mudanças na cobertura vegetacional e na distribuição de espécies vegetais (Prance, 1987).

Acredita-se que, durante o Quaternário, nos períodos glaciais, nos quais predominaram temperaturas baixas e clima seco, houve a retração das florestas úmidas para áreas onde as condições eram relativamente mais favoráveis. Sendo assim, as grandes áreas contínuas de florestas úmidas foram interrompidas por áreas nas quais se expandiram florestas secas e formações vegetais mais abertas (campo, cerrado e caatinga) (Ribeiro & Walter, 1998). Nos períodos interglaciais, caracterizados por temperaturas mais altas e clima mais úmido, as florestas úmidas voltaram a se expandir e a ocupar áreas contínuas (Ribeiro e Walter, 1998). Ao final da última glaciação, as florestas decíduas e semidecíduas da América do Sul teriam alcançado a sua máxima extensão, coincidindo com a contração das florestas úmidas (Prado & Gibbs, 1993). A partir de então, essas florestas secas retraíram-se e as florestas úmidas passaram a se expandir devido a um lento retorno para um clima mais úmido e quente nos últimos 12.000 anos (Ribeiro & Walter, 1998).

Evidências destes processos são fornecidas pela atual distribuição geográfica de muitas espécies típicas das florestas úmidas em diferentes biomas ou em áreas disjuntas na América do Sul, englobando o Cerrado (Ribeiro & Walter, 1998). Na região amazônica, outras evidências podem ser encontradas, como a ocorrência de adaptações xeromórficas nas espécies da floresta úmida e a concentração de espécies endêmicas em algumas áreas mais baixas da região (Prance, 1987). Acredita-se que estas áreas mantiveram um clima mais ameno e serviram de refúgio para espécies características de formações úmidas, tornando-se centros de endemismo (Prance, 1987).

As evidências citadas parecem sinalizar um modelo de especiação e diversificação de angiospermas baseado na alternância de períodos quentes e frios e nas conseqüentes expansão e retração de florestas úmidas e de formações vegetais de clima seco (Langenheim *et al*, 1973). No caso da Amazônia, a cada nova expansão das áreas chamadas de refúgio, foi possibilitada uma mistura de populações que se diferenciaram durante o isolamento, aumentando a diversidade na região (Langenheim *et al*, 1973).

Entretanto, na maioria dos casos, apesar das formações savânicas e florestais serem contíguas, sem barreiras ecológicas definidas entre suas populações, há poucas trocas de

elementos florísticos entre as duas formações (Labouriau, 1966). O ecótono estabelecido entre áreas contínuas de matas e cerrados reflete não exclusivamente a descontinuidade de densidade arbórea entre as duas formações, mas também uma descontinuidade na composição de espécies, com poucas espécies arbóreas ocorrendo em ambos os ambientes (Smith & Guyer, 1983; Felfili & Junior, 1992). Sendo assim, estes dois tipos de vegetação são floristicamente diferentes, com a maioria das espécies ocorrendo quase que exclusivamente em um ambiente ou em outro.

Segundo Hoffmann (2000a), os principais fatores que são característicos de formações savânicas e que funcionam como barreiras para a ocorrência de espécies florestais em savanas são as altas temperaturas, a estação seca bem definida e deficiência de nutrientes no solo. O fogo é outro fator que tem sido considerado como responsável pela escassez de espécies de mata nas savanas (Hoffmann, 2000a). Hoffmann & Franco (2003) citam, ainda, a alta intensidade luminosa incidente em savanas como um fator limitante, devido à baixa plasticidade fenotípica de espécies florestais em variáveis diretamente relacionadas ao crescimento.

### **Vicariância**

Warming (1909) foi o primeiro a observar que há diversos gêneros de plantas que apresentam espécies de mata e espécies de cerrado, que são muito afins, porém distintas. De acordo com Rizzini (1997), esse fenômeno pode ser chamado de vicariância, no qual, no curso de sua diferenciação ou especiação, certas espécies ou variedades morfológicamente muito afins, ocupam áreas que se excluem mutuamente. Estas áreas são geograficamente vizinhas e as espécies substituem uma à outra em cada área (Rizzini, 1997). Além da relação estrutural e da distribuição em áreas próximas, ressalta-se que tais formas são descendentes de um mesmo ancestral comum (Rizzini, 1997).

Rizzini (1997) afirma ainda existir um conceito ecológico de vicariância que consiste na diferenciação de novas formas em ambientes discrepantes nas condições ambientais;

exemplifica que esses ambientes podem ser florestas e savanas, montanhas e planícies, ambientes úmidos e ambientes secos, etc.

É importante ressaltar que o termo vicariância não deve ser generalizado para quaisquer pares de espécies congênicas de ambientes discrepantes, que se excluem mutuamente nestes ambientes. É preciso que o processo de diferenciação das duas espécies tenha se dado pela separação geográfica de duas populações de um mesmo ancestral.

De acordo com Labouriau (1971), o fenômeno da vicariância indica uma coexistência antiga entre matas e cerrados, sem o que seria pouco provável que tivesse ocorrido uma diferenciação com especificidade ecológica em tantos grupos taxonômicos variados. Thompson (1999), em um trabalho realizado com a flora mediterrânea, que é repleta de exemplos de distribuição disjunta de espécies próximas, afirma que quando a vicariância ocorre, as relações filogenéticas entre taxa relacionados vão refletir as relações históricas entre as áreas ocupadas pelos taxa em questão.

Prance (1992), estudando a fitogeografia de espécies savânicas neotropicais de Chrysobalanaceae, encontrou 8 pares de espécies desta família que ocorrem em áreas de mata e de savana/cerrado e em matas de galeria e afirma que esse tipo de diversificação, no qual uma espécie de mata está intimamente relacionada à uma de savana, ocorre em muitos outros grupos. Acredita que esses exemplos de pares de espécies entre os dois ambientes, mostram claramente que a radiação adaptativa envolvendo espécies de savanas e de matas de galeria é um evento comum; outros exemplos para esta hipótese podem ser encontrados em Lecythidaceae, Caryocaraceae e outras famílias de plantas arbóreas. No mesmo trabalho o autor afirma, ainda, que as espécies de savana seriam mais derivadas, ou seja, teriam surgido das espécies florestais, e que esta transição das florestas para as savanas teria acontecido via matas de galeria.

São conhecidos mais de 45 pares de espécies vicariantes de mata e de cerrado (Warming, 1909; Rizzini, 1997). Apesar de escassos, estudos comparativos sobre espécies vicariantes constituem excelente oportunidade de se detectar diferenças ecológicas entre

matas e cerrados, pois espera-se que estas diferenças estejam refletidas no comportamento fisiológico e nas diferenças estruturais destas espécies (Labouriau, 1966). Além disso, as diferenças ecológicas e fisiológicas existentes entre espécies florestais e savânicas determinam a distribuição destes dois grupos de plantas, tendo um importante papel na dinâmica do limite savana-floresta (Hoffmann & Franco, 2003).

Alguns exemplos de trabalhos com espécies vicariantes são o de Marinis (1966), que estudou os artículos endocárpicos e as sementes de duas espécies vicariantes do gênero *Plathymenia*, e o de Válio *et al* (1966a e 1966b), comparando a transpiração de duas espécies vicariantes de *Hymenaea* nas estações seca e chuvosa.

Espécies de cerrado, quando comparadas com espécies de mata, apresentam menor porte, ramificação mais baixa e aberta, casca do tronco mais grosso, sulcada e comumente suberosa, folhas mais espessas, duras, pilosas e obtusas, podendo ser maiores, nervuras mais proeminentes e estrutura foliar dominada pelo espessamento das paredes celulares e desenvolvimento de espessa cutícula (Rizzini, 1997). Estas características morfológicas parecem ser adaptações às condições de estação seca bem definida, deficiência nutricional no solo e incêndios periódicos, que são consideradas como determinantes da vegetação do cerrado senso restrito (Coutinho, 1978).

### **Definição e estabelecimento de plântulas**

O estágio de plântula é crucial na história de vida de uma planta (Denslow, 1980) e a sobrevivência neste estágio é crítica para o sucesso reprodutivo das espécies (Garwood, 1995). Entretanto, a determinação da duração deste estágio também é confusa e existem inúmeras definições a respeito.

Na ontogenia, considera-se a fase de plântula até o fim da primeira estação de crescimento, quando as plantas dicotiledôneas devem ter um hipocótilo, um epicótilo, dois cotilédones, um par de folhas simples e uma raiz não-ramificada (Gatsuk *et al*, 1980). Entretanto, como a morfologia de plântulas é bastante variável entre as dicotiledôneas, esta definição pode ser aplicada para um pequeno grupo de espécies.

Já para Garwood (1995), plântula significa qualquer estágio jovem de desenvolvimento, que contenha, pelo menos, alguma estrutura funcional produzida a partir da reserva inicial das sementes. Afirma, ainda, que o desenvolvimento de plântulas pode ser dividido em 5 etapas funcionais, sendo elas: semente, fase de expansão, fase de “reserva da semente”, fase autônoma e fase juvenil (Garwood, 1995).

Garwood (1995) define que o estabelecimento das plântulas acontece na fase autônoma, depois que a plântula já está independente das reservas da semente e cresceu suficientemente para ter uma sobrevivência relativamente alta. Isto contraria Labouriau (1966), que afirma que mesmo após o seu estabelecimento no solo, a plântula permanece relativamente independente do seu meio até o término do suprimento dos cotilédones e das estruturas anexas.

No trabalho de Hoffmann (1996), estabelecimento é definido como germinação bem sucedida e sobrevivência ao fim da primeira estação úmida. Esta definição pode ter limitações do ponto de vista fisiológico, uma vez que diferentes espécies podem apresentar diferentes mecanismos de tolerância à dessecação. Além disso, a definição só é válida para o cerrado ou outros tipos de vegetação nos quais há uma estação seca bem definida e restritiva. Para formações úmidas, como a Mata Atlântica de encosta, ou até sujeitas a alagamento, como as regiões mais baixas da Floresta Amazônica (matas de várzea), as barreiras que devem ser ultrapassadas para o estabelecimento de plântulas são outras.

De acordo com Lambers *et al* (1998), a capacidade de um indivíduo ocupar um certo nicho ecológico depende do potencial que cada um apresenta em ultrapassar os filtros históricos, fisiológicos e bióticos. Os filtros históricos referem-se às barreiras de dispersão das espécies para um determinado local. Uma vez no local, os filtros fisiológicos e ecológicos irão determinar quais espécies irão compor a flora. Estes filtros estão frequentemente mudando e interagindo entre si, o que resulta em diversas condições de estresse para o estabelecimento de uma espécie em um determinado local.

Dentro deste contexto, neste trabalho sugere-se que o estabelecimento de uma planta pode ser considerado completo quando a mesma se apresenta capaz de atravessar com

sucesso um período de estresse, provocado por diferentes fatores ambientais e tendo diferentes intensidades e tempos de duração em cada formação vegetal. No caso do cerrado, por exemplo, o estresse é provocado pelo déficit hídrico na estação seca; já em formações florestais, provavelmente a luz seja o recurso mais limitante na distribuição demográfica de espécies (Santos, 2002).

Ressalta-se, ainda, que para se entender aspectos ecofisiológicos de plântulas, é necessário que se verifique a associação e interação entre diversas características das mesmas e a duração de dependência das reservas das sementes (Kitajima, 1994). Santos (2002) afirmou que há uma relação direta entre a mobilização de reservas e o estabelecimento da fotossíntese pelas novas folhas formadas na plântula (período de transição entre as fases autotrófica e heterotrófica), mostrando que plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* que crescem sem reservas (sem cotilédones) antecipam o início da atividade fotossintética.

### **Regeneração natural no cerrado**

Com relação ao processo de regeneração natural no cerrado, muitos autores afirmaram que a germinação de sementes seria escassa e que o estabelecimento de plântulas, um evento raro, indicando a via vegetativa como a forma de regeneração mais comum no cerrado (Rizzini, 1965; Goodland, 1971; Rizzini, 1997). Foi sugerido que as condições determinantes do cerrado agem como barreiras para o estabelecimento de plântulas e a reprodução sexuada de espécies arbóreas (Goodland, 1971; Rizzini, 1997). Acreditava-se que, mesmo as plântulas tendo características funcionais manifestas, tais como a capacidade de rebrotação, a rápida lignificação dos ramos e das raízes e o crescimento significativo da raiz primária no início do desenvolvimento, estas não eram suficientes para o seu estabelecimento (Rizzini, 1965; Rizzini, 1997).

Entretanto, muitos estudos têm mostrado que o estabelecimento de plântulas no cerrado é um evento possível e comum (Labouriau *et al*, 1964; Oliveira & Silva, 1993; Hoffmann, 1996; Sasaki *et al*, 1999; Hoffmann, 2000b). Válio & Moraes (1966) coletaram plântulas de diversas espécies, incluindo *Hymenaea stigonocarpa*, em cerrados de Minas

Gerais e do Brasil Central, tanto na estação seca quanto na chuvosa. Sasaki *et al* (1999) não encontraram diferenças significativas no número de plântulas em áreas de cerrado, de cerradão e de mata de galeria, tanto na estação seca quanto na chuvosa. Acredita-se que os primeiros meses após a germinação são os mais críticos, apresentando maiores taxas de mortalidade do que na estação seca subsequente, que pode durar vários meses (Franco *et al*, 1996).

Além da sobrevivência à estação seca, alguns outros fatores são considerados importantes para o crescimento inicial e o estabelecimento de plântulas de espécies de cerrado. A cobertura arbórea e o fogo são alguns dos fatores mais citados e estudados (Kellman & Miyanishi, 1982; Kellman, 1985; Callaway, 1992; Hoffmann, 1996; Hoffmann, 1998; Hoffmann, 2000a). Rizzini (1965) salienta que o grau de perturbação antrópica também é um fator importante e afirma que quanto mais perturbado for o cerrado, mais intensa a participação da reprodução vegetativa.

A ocorrência de queimadas frequentes tende a aumentar a importância da reprodução vegetativa em relação à reprodução sexuada, uma vez que o fogo reduz a sobrevivência de plântulas e aumenta a produção de órgãos de reprodução assexuada (Hoffmann, 1998). Entretanto, apesar da ocorrência do fogo restringir a regeneração natural por plântulas no cerrado, Hoffmann (1998) ressalta que há grande variabilidade interespecífica na sensibilidade ao fogo. Esta variabilidade é resultado da habilidade de algumas espécies savânicas de produzir sementes logo após o fogo e da capacidade das plântulas destas espécies de sobreviverem ao fogo (Hoffmann, 1998).

No cerrado e em outras savanas, o estabelecimento de plântulas é facilitado pela cobertura arbórea (Kellman & Miyanishi, 1982; Kellman, 1985; Callaway, 1992; Hoffmann, 1996). Kellman (1985), estudando duas espécies de savanas neotropicais, verificou que tanto as plântulas de *Xylopia frutescens* quanto as de *Calophyllum brasiliense* têm um melhor desempenho sob as copas de árvores do que em áreas abertas, dominadas por gramíneas. Já em outro trabalho, o mesmo autor observou que a concentração de nutrientes minerais sob as copas das árvores das espécies estudadas foi, por vezes, igual ou até maior do que a concentração em solos de florestas (Kellman,

1979). Isichei & Muoghalu (1992) encontraram resultados semelhantes em savanas africanas, enfatizando ainda que a cobertura arbórea altera o microclima, provocando, por exemplo, a diminuição da temperatura na superfície do solo. A grande quantidade de matéria orgânica acumulada sob as copas das árvores parece contribuir ainda para uma estrutura mais estável entre as partículas superficiais de solo, uma vez que as mesmas tornam-se mais resistentes à erosão pelo vento e pelas gotas de chuva (Isichei & Muoghalu, 1992). Portanto, tem-se que o aumento da cobertura arbórea em formações savânicas provoca alterações microclimáticas (Isichei & Muoghalu, 1992) e o aumento da fertilidade (Kellman, 1979; Isichei & Muoghalu, 1992) e da estabilidade física na superfície do solo (Isichei & Muoghalu, 1992), que são fatores favoráveis ao estabelecimento de plântulas.

Oliveira & Silva (1993), estudando a biologia reprodutiva de duas espécies de *Kielmeyera* nos cerrados do Brasil central, afirmam que essas espécies, assim como outras anemocóricas do cerrado, apresentam algumas adaptações relacionadas à dispersão e à germinação das sementes, que garantem o estabelecimento das plântulas antes da estação seca e a atividade fotossintética desde os primeiros estádios do desenvolvimento. Comentam, ainda, que o rápido desenvolvimento do sistema subterrâneo assegura a sobrevivência das plântulas de *Kielmeyera* recém-germinadas pelo acúmulo de água e de reservas de polissacarídeos. Hoffmann (1996) considera que há uma correlação positiva entre o extenso sistema radicular no início do desenvolvimento, o tamanho das sementes e o estabelecimento de plântulas. De acordo com o autor, sementes grandes fornecem muitas reservas para o rápido desenvolvimento das raízes (Hoffmann, 2000a), proporcionando o acesso às camadas mais profundas do solo durante a estação seca e possibilitando a rebrota após a incidência do fogo, através da utilização das reservas das raízes.

### **Regeneração natural em florestas**

Já com relação às formações florestais, existem inúmeros trabalhos sobre a dinâmica de processos e fatores que influem no crescimento inicial e no estabelecimento de

plântulas (Denslow, 1980; Clark & Clark, 1985; Sork, 1987; Hladik & Miquel, 1990; Gerhardt, 1993; Lee, 1996; Veenendaal *et al*, 1996; Silvestrini, 2000). As florestas tropicais apresentam um processo de sucessão/regeneração baseado na ocorrência periódica de distúrbios naturais (Bazzaz, 1984 *apud* Silvestrini, 2000), que levam à abertura do dossel e à consequente formação de clareiras naturais.

Acredita-se que a disponibilidade diferencial de luz entre clareiras e sub-bosque seja um dos fatores determinantes dos diferentes padrões de respostas biológicas das espécies (Silvestrini, 2000), o que levou à classificação de espécies florestais em grupos ecológicos. Assim, as espécies florestais podem ser classificadas em pioneiras, que só germinam e se estabelecem em clareiras, e espécies não-pioneiras ou climácicas, que podem germinar e se estabelecer sob o dossel, tolerando o sombreamento imposto nestas condições (Swaine & Whitmore, 1988).

Segundo Whitmore (1989), a classificação de uma espécie em um grupo ou em outro deve ser baseada principalmente no conhecimento da ecologia de suas sementes e plântulas. Tal observação está ligada ao fato de que a germinação e o estabelecimento das plântulas são as fases cruciais para o sucesso da espécie, porque nela se verificam as maiores taxas de mortalidade (Denslow, 1980) e, portanto, são as fases que sofrem os maiores efeitos das pressões seletivas do ambiente (Silvestrini, 2000).

Segundo Hladik & Miquel (1990), a estrutura heterogênea de florestas tropicais leva a uma grande diversidade morfológica de plântulas. Cada tipo morfológico de plântula representa uma adaptação funcional à regeneração da floresta, especialmente com relação ao tamanho e à dispersão da semente e ao estabelecimento da planta (Hladik & Miquel, 1990). A classificação das plântulas em tipos funcionais é baseada no tamanho das mesmas e na posição (hipógea ou epígea) e no tipo (foliáceo ou reserva) dos cotilédones.

As espécies pioneiras geralmente apresentam plântulas pequenas, com cotilédones epígeos e foliáceos (pequena espessura) e com função fotossintética e apresentariam altas taxas de crescimento. Estes cotilédones permaneceriam presos à plântula por um longo período (Garwood, 1995; Kitajima, 1995).

Já as climácicas apresentam plântulas maiores e com cotilédones de reserva epígeos ou hipógeos durante a germinação (Garwood, 1995; Kitajima, 1995). Os cotilédones destas plantas conteriam grandes quantidades de reserva, de forma que após a mobilização para o desenvolvimento de folhas, a quantidade de carbono utilizada seja suficiente para garantir que os novos indivíduos apresentem atividade fotossintética (Santos, 2002). De acordo com Kitajima (1994), as plântulas de espécies climácicas apresentam também uma baixa taxa de crescimento relativo, baixos pontos de compensação à luz e elevada capacidade de estabelecimento em ambientes de floresta.

Além da luz, alguns trabalhos citam outros fatores abióticos, tais como a disponibilidade de nutrientes no solo e a condição de seca, como determinantes no estabelecimento de plântulas de espécies florestais (Gerhardt, 1993; Veenendaal *et al*, 1996). Deve-se considerar, ainda, aspectos da estrutura física da serrapilheira (profundidade, compactação, etc), que podem interferir na fixação da planta no solo, e a queda de galhos e troncos, que pode ser uma importante causa de mortalidade de plântulas e jovens de muitas espécies em áreas florestais (Garwood, 1995). Fatores bióticos, tais como a ação de herbívoros e patógenos, a competição de raízes e a associação das mesmas com micorrizas, também podem afetar o crescimento e a sobrevivência de plântulas de espécies arbóreas (Clark & Clark, 1985).

### **Comparação entre espécies florestais e de cerrados**

Poucos são os trabalhos comparativos entre mata e cerrado sobre o crescimento inicial e o estabelecimento de plântulas. Kellman & Miyanishi (1982) e Hoffmann (1996) encontraram diferentes resultados ao verificar a relação entre a densidade de cobertura arbórea e o estabelecimento de plântulas de espécies de mata e de savana em áreas de savanas neotropicais. Enquanto Kellman & Miyanishi (1982) verificaram que ambos os tipos de espécies preferem se estabelecer em locais onde a densidade de cobertura arbórea é maior, encontrando uma alta taxa de mortalidade nas áreas mais abertas, Hoffmann (1996) concluiu que a cobertura arbórea parece ser mais importante para o estabelecimento de espécies de mata.

Com relação ao fogo, parece que as espécies de mata e de cerrado diferem significativamente na capacidade de sobrevivência, sendo esta maior entre as espécies de cerrado em áreas sujeitas a incêndios (Hoffmann, 2000a).

Foram feitos alguns estudos fisiológicos e bioquímicos comparando parâmetros fotossintéticos e de crescimento em espécies florestais e de cerrado. Buckeridge *et al* (1992) compararam a estrutura do xiloglucano, um polissacarídeo de reserva de parede celular presente nos cotilédones, e o metabolismo pós-germinativo entre populações de *Copaifera langsdorfii* de mata e de cerrado. Estes autores observaram que há diferenças estruturais entre os polissacarídeos, as quais estão relacionadas provavelmente à capacidade e velocidade de absorção de água pelas sementes, mas não observaram diferenças significativas no padrão de degradação das reservas após a germinação. Os autores concluíram que alterações estruturais no polissacarídeo de reserva dos cotilédones poderia estar sujeito a diferenças entre os dois ambientes.

Santos (2002) apresentou resultados que confirmam esta hipótese. Foi demonstrado que o polissacarídeo de reserva presente em sementes de *Hymenaea courbaril*, presente também na parede celular das células cotiledonares de *Copaifera langsdorffii*, é crucial ao controle da velocidade de embebição de água pelas sementes, bem como em sua retenção em grande quantidade nos tecidos da sementes durante a germinação.

Por outro lado, em experimentos em condições controladas, Buckeridge *et al* (1992) não verificaram diferenças nos padrões de mobilização de reservas ao longo do desenvolvimento inicial das plântulas de populações de mata e cerrado.

Lambers (1987) e Grime & Hunt (1975) afirmam que espécies de ambientes contrastantes apresentam diferentes taxas máximas de crescimento sob condições ótimas. De acordo com Lambers & Poorter (1992), maiores taxas de crescimento não devem ser entendidas como vantagem ecológica, antes que se tenha informações ecofisiológicas sobre as espécies, pois ambientes contrastantes exigem certo grau de especialização, e uma das características na qual as espécies diferem é no crescimento.

Outra característica variável em ambientes contrastantes é o acúmulo de biomassa, que dá uma idéia do total de carbono assimilado pelas plantas e se estas têm a

capacidade de manter um balanço positivo de carbono em condições adversas (Silvestrini, 2000). A alocação diferencial de fotoassimilados para folhas, caule e raízes contribui na determinação desse balanço de carbono e, por isso, está diretamente relacionada ao ajuste da planta às condições ambientais (Silvestrini, 2000).

Em ambientes nos quais as espécies estão sujeitas a variações nas condições de luminosidade, temperatura e umidade, acredita-se que existam graus variáveis de plasticidade fotossintética (Silvestrini, 2000). Acredita-se que plantas que ocorrem em ambientes sombreados, não são capazes de apresentar altas taxas fotossintéticas, estando eficientemente adaptadas a baixas intensidades luminosas (Boardman, 1977). Já plantas que crescem sob altas intensidades luminosas, teriam alta capacidade fotossintética e, sob baixa luminosidade, apresentariam taxas fotossintéticas mais baixas do que plantas acostumadas ao sombreamento (Boardman, 1977).

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

## **OS JATOBÁS**

As espécies estudadas neste trabalho são reconhecidas como um dos pares de espécies vicariantes de matas e de cerrados brasileiros (Rizzini, 1997). As duas espécies pertencem à família Leguminosae (sub-família Caesalpinioideae), à tribo Detariae e ao gênero *Hymenaea*, estabelecido por Linnaeus, que descreveu a espécie *H. courbaril* em 1753 (Lewinsohn, 1980).

Na última revisão do gênero, foram reconhecidas 14 espécies e 12 variedades, tendo a maior parte das espécies distribuição Neotropical (Lee & Langenheim, 1975). A distribuição de 13 das 14 espécies do gênero está centrada na Bacia Amazônica (Langenheim *et al*, 1973), mas estas estendem-se desde o centro do México, Antilhas, até o norte da Argentina (Lee & Langenheim, 1975), ocorrendo em todos os países da

América do Sul, exceto no Chile e no Uruguai (Langenheim *et al*, 1973). *H. verrucosa* Gaertn. é a única espécie do gênero que não está representada nos Neotrópicos, sendo encontrada exclusivamente no continente africano (Lee & Langenheim, 1975).

Acredita-se que o centro de origem do grupo tenha sido a África e o de diversidade, a região Amazônica (Lee & Langenheim, 1975). A migração dos ancestrais africanos para as florestas úmidas do Novo Mundo teria acontecido no começo do Terciário (66,4 a 1,8 milhões de anos atrás), através de pequenos mares e de ilhas vulcânicas distribuídas entre os continentes (Langenheim *et al*, 1973). Subsequentemente, as espécies destas florestas do Novo Mundo teriam sido o estoque para espécies que radiaram para ambientes mais secos, durante o meio e o fim do Terciário e as oscilações secas e úmidas do Pleistoceno (1,8 milhão a 11.000 anos atrás) (Langenheim *et al*, 1973).

A espécie *Hymenaea courbaril* é a espécie com distribuição mais ampla, ocorrendo em quase toda a extensão de distribuição do gênero (Langenheim *et al*, 1973). Lee (1996) *apud* Langenheim *et al* (1973) sugeriram que populações da variedade *courbaril* desta espécie, que se apresenta melhor adaptada a formações florestais secas do que a formações úmidas, seriam o estoque parental para a radiação de espécies como *H. stilbocarpa*, *H. martiana* e *H. stigonocarpa*. Na última revisão do gênero, feita por Lee & Langenheim, em 1975, a espécie *H. stilbocarpa*, passou à categoria de variedade de *H. courbaril*.

As 13 espécies neotropicais de *Hymenaea* têm hábito arbóreo, havendo variação considerável de altura entre as espécies, indo desde árvores de menos de 3m até indivíduos emergentes com mais de 40m (Lewinsohn, 1980). A maioria das espécies está distribuída em formações florestais, mas algumas ocorrem em áreas de caatinga do nordeste do Brasil e em áreas de cerrado do Brasil central ( Lee & Langenheim, 1975).

Lee & Langenheim (1975) propuseram, baseados no tipo de inflorescência, na largura da flor e na presença de um nectário no hipanto, que 11 espécies do gênero, incluindo as espécies do presente estudo, seriam polinizadas por morcegos. De fato, Gibbs *et al* (1999), verificaram a visita de morcegos e mariposas às flores de *H. stigonocarpa*, sendo

que somente os morcegos parecem efetivamente entrar em contato com as anteras e os estigmas durante a visita.

Assim sendo, *H. stigonocarpa* é uma do grupo das cinco espécies quiropterófilas de cerrados brasileiros e é a única que produz flores no meio da estação chuvosa (janeiro-março) (Gibbs *et al*, 1999). Outras espécies polinizadas por morcegos, incluindo *H. courbaril* var *stilbocarpa* (Crestana & Mariano, 1985), costumam florescer no fim da estação seca ou no começo das chuvas (setembro-outubro). A liberação dos frutos em *H. stigonocarpa* acontece entre outubro e novembro, e, em *H. courbaril* var *stilbocarpa*, entre julho e agosto, podendo haver variação destes intervalos dependendo do regime de chuvas (Lewinsohn, 1980).

Além dos estudos taxonômicos, o gênero também foi centro de investigação acerca da composição química de suas resinas, bem como do possível significado ecológico e evolutivo das mesmas (Martin *et al*, 1974; Martin *et al*, 1976; Langenheim *et al*, 1977; Stubblebine & Langenheim, 1977; Langenheim *et al*, 1980; Stubblebine & Langenheim, 1980; Arrhenius & Langenheim, 1983; Langenheim & Stubblebine, 1983; Langenheim *et al*, 1986).

Rocha (1988) analisou as proteínas de reserva das sementes de algumas espécies de *Hymenaea* com a finalidade de obter padrões protéicos que pudessem auxiliar na taxonomia do grupo, uma vez que a revisão do gênero feita por Lee & Langenheim (1975) havia sido baseada sobretudo em caracteres morfológicos e da anatomia das folhas. Entretanto, concluiu que não é possível a separação de taxa através de padrões proteicos (Rocha, 1988).

Já Lewinsohn (1980) investigou a predação de sementes de diversas espécies de *Hymenaea*, tentando situar os resultados obtidos em um âmbito comunitário. Obteve como resultado que as espécies de *H. courbaril* var *stilbocarpa* apresentam uma baixa diversidade de predadores, quando comparada à outras espécies de Leguminosas, sendo estes altamente específicos e estratégicos para conseguirem romper as barreiras de proteção impostas pela espécie, tais como a dureza das cascas dos frutos e das sementes após a maturação.

Oliveira *et al* (1995) descobriram que formigas *Mycocepurus goeldii* apresentam uma alta interação com *H. courbaril*, pois elas retiram os resíduos de amido da polpa dos frutos da superfície das sementes, evitando o ataque de fungos e elevando o percentual de germinação.

Há controvérsias com relação à ocorrência de *H. courbaril var stilbocarpa*; enquanto Gibbs *et al* (1999) e Mendonça *et al* (1998) afirmam que esta espécie é restrita a matas ciliares de regiões de cerrado, Lee & Langenheim (1975) afirmam que ela também pode ser encontrada em florestas estacionais semidecíduas, desde o Paraná até a Bahia e Goiás.

Os indivíduos desta variedade podem atingir de 12 a 20m de altura (Lee & Langenheim, 1975). Possuem folhas compostas com um par de folíolos glabros e brilhantes, com tamanho variável entre 5-7,5 x 2,5-3,5cm (Lee & Langenheim, 1975). As flores têm tamanho médio e os frutos são oblongos a cilíndricos (Lee & Langenheim, 1975).

*H. courbaril var stilbocarpa*, popularmente conhecida como jatobá no estado de São Paulo, é uma espécie muito conhecida, principalmente devido à sua produção de resina no tronco (Lewinsohn, 1980) e porque é indicada para o uso em reflorestamentos, devido à facilidade de obtenção de mudas em viveiro (Lorenzi, 1998). A polpa farinácea do fruto do jatobá é muito procurada por várias espécies da fauna, que dispersam suas sementes, tornando o jatobá muito útil nos plantios em áreas degradadas destinadas à recomposição da vegetação arbórea (Lorenzi, 1998).

Já foram realizados muitos estudos sobre diferentes aspectos estruturais, ecológicos e fisiológicos de populações de *H. courbaril*. Flores & Benavides (1990) estudaram a morfologia das plântulas desta espécie e as descreveram como de grande porte, com cotilédones epígeos de reserva e bem adaptadas a ambientes sombreados. Gerhardt (1993) comparou o desenvolvimento das plântulas em áreas de pasto abandonadas e de floresta secundária da Costa Rica. Silvestrini (2000) estudou a fotossíntese e o acúmulo de biomassa sob diferentes intensidades luminosas em plantas jovens de *H. stilbocarpa*, comparando-as com plantas jovens de *Trema micrantha*.

Uma série de estudos sobre os compostos de reserva das sementes de *H. courbaril* var *stilbocarpa* vêm sendo realizados por Marcos S. Buckeridge e colaboradores, abrangendo desde a estrutura destes polissacarídeos até o armazenamento e a mobilização dos mesmos após a germinação e durante o desenvolvimento das plântulas (Buckeridge & Dietrich, 1990; Buckeridge *et al*, 1997; Tiné *et al*, 2000; Buckeridge *et al*, 2000; Santos, 2002). Buckeridge *et al* (1997) isolaram e identificaram um novo oligossacarídeo em *H. courbaril*, o que torna esse polissacarídeo único entre outros descritos em literatura. A estrutura do xilogucano de *Hymenaea* parece ser característica do gênero, não tendo sido encontrada em qualquer outro gênero de Leguminosae.

O xiloglucano presente nos cotilédones de *H. courbaril* var *stilbocarpa* corresponde a aproximadamente 40% da massa seca da semente (Buckeridge & Dietrich, 1990). A degradação e utilização deste polissacarídeo de reserva são controladas pela produção e transporte de auxina e disponibilidade de luz no ambiente (Santos, 2002).

De acordo com Santos (2002), em *H. courbaril* var *stilbocarpa*, o xiloglucano pode ter outras funções além da reserva, atuando também no processo de embebição da água nas sementes, devido às suas propriedades hidrodinâmicas, que controlam o avanço da água e promovem proteção contra o dessecamento, e no controle da predação de sementes. O mesmo autor sugere que o xiloglucano de reserva pode ser considerado um elemento chave dentro dos processos evolutivos, para que as plântulas desta espécie tenham superado os filtros fisiológicos e bióticos impostos pelas florestas tropicais.

Já a espécie *Hymenaea stigonocarpa* Mart. (Lee & Langenheim, 1975), popularmente chamada de jatobá-do-cerrado, tem sua distribuição restrita a ambientes sazonais, tais como os cerrados do centro e do sudeste do Brasil (Gibbs *et al*, 1999). É uma das 26 espécies que ocorre em, pelo menos, 50% das 98 áreas de cerrado sentido restrito comparadas por Ratter *et al* (1996), nas quais foram encontradas 534 espécies. Apesar de ter ampla distribuição nos cerrados, apresenta baixa densidade de indivíduos (Castro, 1987; Cavassan, 1990), tendo sido estudada em poucos trabalhos.

As árvores desta espécie têm de pequeno a médio porte, atingindo de 5 a 12m de altura (Lee & Langenheim, 1975). Possuem folhas compostas, com um par de folíolos

coriáceos, glabros ou densamente pilosos nas duas faces, com lâminas bastante grandes (cerca de 24 x 16cm ou mais) (Lee & Langenheim, 1975). A espécie apresenta as maiores flores encontradas no gênero e os frutos também são oblongos a cilíndricos, assim como em *H. courbaril* var *stilbocarpa* (Lee & Langenheim, 1975).

As duas espécies são morfologicamente semelhantes, mas se diferenciam, principalmente, pelo tamanho e forma de folhas e frutos, tamanho e coloração das flores (Rizzini, 1997) e tamanho das sementes.

Válio *et al* (1966a e 1966b) realizaram um estudo comparativo entre as duas espécies, nas duas estações climáticas (seca e úmida), em condições de cerrado. Eles observaram que, na estação chuvosa, as duas espécies se comportam de maneira muito semelhante, enquanto, na estação seca, a espécie de mata restringe muito mais a sua transpiração do que a espécie de cerrado. Afirmam que a diferença crítica esteja no comportamento das respectivas plântulas. Já Coutinho & Pita (1971) compararam os teores de alguns nutrientes minerais em sementes das duas espécies e encontraram grande semelhança quanto à composição mineral das sementes. Ressaltaram, ainda, que a espécie *H. stigonocarpa* apresenta teores percentuais de proteína e de fósforo superiores ao de outras leguminosas de cerrado, considerando esta reserva nutricional nas sementes um importante caráter adaptativo para o crescimento e estabelecimento das plântulas dessa espécie.

Apesar dos inúmeros trabalhos citados, não há nenhum comparando aspectos ecofisiológicos do desenvolvimento inicial e do estabelecimento das plântulas dessas espécies. No presente trabalho comparar-se-á duas espécies vicariantes exclusivas de formações vegetais brasileiras, através de respostas relacionadas ao crescimento e à atividade fotossintética de plântulas, com um enfoque de adaptação das espécies aos seus respectivos ambientes. Buscar-se-á a compreensão de como estas respostas de espécies com um mesmo ancestral podem ser entendidas evolutivamente.

## BIBLIOGRAFIA

ARRHENIUS, S. P. & LANGENHEIM, J. H. L. 1983. Inhibitory effects of *Hymenaea* & *Copaifera* leaf resins on the leaf fungus, *Pestalotia subcuticularis*. *Biol. Syst. Ecol.*, 11 (4): 361-366.

BOARDMAN, N. K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 28: 355-377.

BUCKERIDGE, M. S. & DIETRICH, S. M. C. 1990. Galactomannan from Brazilian legume seeds. *Revista Brasileira de Botânica*, 13: 109-112.

BUCKERIDGE, M. S., ROCHA, D. C., REID, J. S. G. & DIETRICH, S. M. C. 1992. Xyloglucan structure and post-germinative metabolism in seeds of *Copaifera langsdorffii* from savanna and forest populations. *Physiologia Plantarum*, 86: 145-151.

BUCKERIDGE, M. S., CROMBIE, H. J., MENDES, J. S. G., REID, M. J., GIDLEY, C. C. J. & VIEIRA, A. 1997. A new family of oligosaccharides from the xyloglucan of *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae) cotyledons. *Carbohydrate research*, 303: 233-237.

BUCKERIDGE, M. S., TINÉ, M. A. S., DOS SANTOS, H. P. & LIMA, D. U. L. 2000. Polissacarídeos de reserva de parede celular em sementes. Estrutura, metabolismo, funções e aspectos ecológicos. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.*, 12 (Edição especial): 137-162.

CALLAWAY, R. M. 1992. Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology*, 73: 2118-2128.

CASTRO, A. A. J. F. 1987. *Florística e fitossociologia de um cerrado marginal brasileiro, Parque Estadual de Vaçununga, Santa Rita do Passa Quatro – SP*. Tese de mestrado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

CAVASSAN, O. 1990. *Florística e fitossociologia da vegetação lenhosa em um hectare de cerrado no Parque Ecológico Municipal de Bauru (SP)*. Tese de doutorado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

CLARK, D. B. & CLARK, D. A. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology*, 66: 1884-1892.

COUTINHO, L. M. 1978. O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, 1: 17-23.

COUTINHO, L. M. & PITA, S. M. 1971. Estudo comparativo do teor de alguns nutrientes minerais em sementes de duas espécies vicariantes de jatobá (*Hymenaea stigonocarpa* Mart. e *H. stilbocarpa* Hayne). *Revista Brasileira de Biologia*, 31 (3): 357-360.

CRESTANA, C. S. M., MARIANO, I. S. 1985. Ecologia de polinização de *Hymenaea stilbocarpa* Hayne, o Jatobá. *Silvic. São Paulo*, 17/19: 31-37.

DENSLOW, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*, 12: 47-55.

FELFILI, J. M. & JÚNIOR, M. C. D. S. 1992. Floristic composition, phytosociology and comparison of cerrado and gallery forests at Fazenda Água Limpa, Federal District, Brazil. In: Furley, P. A., Proctor, J. & Ratter, J. A. (eds.), *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall, London. 616p.

FLORES, E. M. & BENAVIDES, C. E. 1990. Germinación y morfología de la plántula de *Hymenaea courbaril* L. (Caesalpinaceae). *Rev. Biol. Trop.*, 38 (1): 91-98.

FRANCO, A. C., NARDOTO, G. B. & SOUZA, M. P. 1996. Patterns of soil water potencial and seedling survival in the cerrados of Central Brazil. In: *Anais do VIII Simpósio sobre o cerrado*. EMBRAPA/CPAC, Brasília, p. 277-280.

GARWOOD, N. C. 1995. Functional morphology of tropical tree seedlings. In: Swaine, M. D., Alexander, I. J. & Hadley, M. (eds.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Paris: UNESCO and Carnforth, UK: Parthenon.

GATSUK, L. E., SMIRNOVA, O. V., VORONTZOVA, L. I. ZAUGOLNOVA, L. B. & ZHUKOVA, L. A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology*, 68: 675-696.

GERHARDT, K. 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Science Vegetation*, 4: 95-102.

GIBBS, P.E., OLIVEIRA, P.E. & BIANCHI, M.B. 1999. Postzygotic control of selfing in *Hymenaea stigonocarpa* (Leguminosae-Caesalpinioideae), a bat-pollinated tree of Brazilian cerrados. *Int. J. Plant Sci.*, 160 (1): 72-78.

GIVNISH, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: A whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15: 63-92.

GOODLAND, R. 1971. Oligotrofismo e alumínio no cerrado. In: Ferri, M. G. (coord.), *III Simpósio sobre o cerrado*. Editora Edgard Blücher, São Paulo. 239p.

GRIME, J. P. & HUNT, R. 1975. Relative growth-rate: Its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology*, 63: 393-422.

HLADIK, A. & MIQUEL, S. 1990. Seedling types and plant establishment in an African rain forest. In: K. S. Bawa & M. Hadley (eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Parthenon Publishing Group, New Jersey.

HOFFMANN, W.A. 1996. The effect of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology*, 84: 383-393.

HOFFMANN, W. A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology*, 35: 422-433.

HOFFMANN, W. A. 2000a. Post-establishment seedling success in the Brazilian cerrado: a comparison of savanna and forest species. *Biotropica*, 32 (1): 62-69.

HOFFMANN, W. A. 2000b. The relative importance of sexual and vegetative reproduction in cerrado wood plants. In: Cavacanti, T. B. & Walter, B. M. T. (eds.) *Tópicos atuais em Botânica – Palestras convidadas do 51º Congresso Nacional de Botânica*. Sociedade Botânica do Brasil, Brasília.

HOFFMANN, W. A. & FRANCO, A. C. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically-independent contrasts. *Journal of Ecology*. 91: 475-484.

ISICHEI, A. O. & MUOGHALU, J. I. 1992. The effects of tree canopy cover on soil fertility in a Nigerian savanna. *Journal of Tropical Ecology*, 8: 329-338.

KELLMAN, M. 1979. Soil enrichment by neotropical savanna trees. *Journal of Ecology*, 67: 565-577.

KELLMAN, M. 1985. Forest seedling establishment in neotropical savannas: transplant experiments with *Xylopia frutescens* and *Calophyllum brasiliense*. *Journal of Biogeography*, 12: 373-379.

KELLMAN, M. & MIYANISHI, K. 1982. Forest seedling establishment in Neotropical savannas: observations and experiments in the Mountain Pine Ridge savanna, Belize. *Journal of Biogeography*, 9: 193-206.

KITAJIMA, K. 1994. Relative importance of photosynthesis traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98: 419-428.

KITAJIMA, K. 1995. Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedlings. In: Swaine, M. D., Alexander, I. J. & Hadley, M. (eds.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Paris: UNESCO and Carnforth, UK: Parthenon.

LABOURIAU, L. G.; VÁLIO, I. M. & HERINGER, E. P. 1964. Sobre o sistema reprodutivo de plantas dos cerrados. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 36 (4): 449-464.

LABOURIAU, L. G. 1966. Revisão da situação da Ecologia Vegetal nos cerrados. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 38 (supl): 5-38.

LABOURIAU, L.G. 1971. Problemas de fisiologia ecológica dos cerrados. In: Ferri, M. G. (coord.), *Simpósio sobre o cerrado*. Editora Edgard Blücher, São Paulo. 375p.

LAMBERS, H. 1987. Does variation in photosynthetic rate explain variation in growth rate and yield?. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 35: 505-519.

LAMBERS, H. & POORTER, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in ecological research*, 23: 187-261.

LAMBERS, H., CHAPIN III, F. S. & PONS, T. L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York.

LANGENHEIM, J. H., LEE, Y. & MARTIN, S. S. 1973. An evolutionary and ecological perspective of Amazonian Hylaea species of *Hymenaea* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Acta amazonica*, 3: 5-38.

LANGENHEIM, J. H., STUBBLEBINE, W. H., FOSTER, C. & NASCIMENTO, J. C. 1977. Estudos comparativos da variabilidade na composição da resina da folha entre

árvore parental e progênie de espécies selecionadas de *Hymenaea*. *Acta Amazônica*, 7 (3): 335-354.

LANGENHEIM, J. H., FOSTER, C. E. & MCGINLEY, R. B. 1980. Inhibitory effects of different quantitative compositions of *Hymenaea* leaf resins, on generalist herbivore *Spodoptera exigua*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 6: 385-396.

LANGENHEIM, J. H. & STUBBLEBINE, W. H. 1983. Variation in leaf resin composition between parent tree and progeny in *Hymenaea*: implications for herbivory in humid tropics. *Biochem. Syst. Ecol.*, 11 (2): 97-106.

LANGENHEIM, J. H., MACEDO, C. A., ROSS, M. K. & STUBBLEBINE, W. H. 1986. Leaf development in tropical leguminous tree *Copaifera* in relation to microlepidopteran herbivory. *Biochem. Syst. Ecol.*, 14 (1): 51-59.

LEE, D. W. 1996. Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rain forest tree seedling development. *Ecology*, 77(2): 568-580.

LEE, Y. & LANGENHEIM, J. H. 1975. *Systematics of the genus Hymenaea L. (Leguminosae, Caesalpinioideae, Detarieae)*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles.

LEWINSOHN, T.M. 1980. *Predação de sementes em Hymenaea (Leguminosae: Caesalpinioideae): aspectos ecológicos e evolutivos*. Tese de mestrado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

LORENZI, H. 1998. *Árvores brasileiras – Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil – vol.1*. 2 ed. Editora Plantarum, Nova Odessa, São Paulo. 352 p.

MARINIS, G. 1966. Contribuição ao conhecimento das espécies vicariantes do gênero *Plathymenia*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 38 (supl.).

MARTIN, S. S., LANGENHEIM, J. H., ZAVARIN, E. 1974. Quantitative variation in leaf pocket resin composition in *Hymenaeal*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 4: 181-191.

MARTIN, S. S., LANGENHEIM, J. H., ZAVARIN, E. 1976. Quantitative variation in leaf pocket rcomposition in *Hymenaea courbaril*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 2: 75-87.

MENDONÇA, R. B., FELFILI, J. M., WALTER, B. M. T., JÚNIOR, M. C. S., REZENDE, A. V., FILGUEIRAS, T. S. & NOGUEIRA, P. E. 1998. Flora vascular do

cerrado. In: SANO, S.M. & ALMEIDA, S.P. (editores). *Cerrado: ambiente e flora*. Cap.7. Embrapa, Planaltina, DF.

OLIVEIRA, P. E. & SILVA, J. C. S. 1993. Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 67-79.

OLIVEIRA, P. S., GALETTI, M., PEDRONI, F. & MORELLATO, L. P. C. 1995. Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* Ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). *Biotropica*, 27 (4): 518-522.

PRADO, D. E. & GIBBS, P. E. 1993. Patterns of species distribution in the dry seasonal forests of South America. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 80: 902-927.

PRANCE, G.T. 1987. Biogeography of neotropical plants. In: T. C. Whitmore & B. T. Prance. *Biogeography and Quaternary history in tropical America*. Clarendon Press, Oxford.

PRANCE, G. T. 1992. The phytogeography of savanna species of neotropical Chrysobalanaceae. In: Furley, P. A., Proctor, J. & Ratter, J. A. (eds.), *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall, London. 616p.

RATTER, J. A., BRIDGEWATER, S., ATKINSON, R. & RIBEIRO, J. F. 1996. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation II: comparison of the woody vegetation of 98 areas. *Edinburgh Journal of Botany*, 53(2): 153-180.

RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 1998. Fisionomias do bioma cerrado In: SANO, S.M. & ALMEIDA, S.P. (editores). *Cerrado: ambiente e flora*. Cap.3. Embrapa, Planaltina, DF.

RIZZINI, C. T. 1965. Experimental studies on seedling development of cerrado woody plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 52(3): 410-426.

RIZZINI, C.T. 1997. *Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. 2 ed. Âmbito Cultural Edições Ltda, Rio de Janeiro, R.J.. 747p.

ROCHA, D. M. S. 1988. *Estudo filogenético de Hymenaea L. baseado em proteínas de semente*. Tese de mestrado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

SANTOS, H. P. 2002. *Importância ecofisiológica da reserva de xiloglucano e o controle de sua mobilização em cotilédones de *Hymenaea courbaril* L.* Tese de doutorado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

SASSAKI, R. M., RONDON, J.N., ZAIDAN, L. B. P. & FELIPPE, G. M. 1999. Number of buried seeds and seedlings emergence in cerradão, cerrado and gallery forest soils at Pedregulho, Itirapina (SP), Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 22 (2):147-152.

SILVESTRINI, M. 2000. *Fotossíntese e acúmulo de biomassa em plantas jovens de duas espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos (pioneira x climática) de uma floresta estacional semidecidual.* Tese de mestrado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

SMITH, J. M. B. & GUYER, I. J. 1983. Rainforest-eucalypt forest interrelations and the relevance of the biological nomad concept. *Australian Journal of Ecology*, 8: 60-66.

SORK, V. L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology*, 68(5): 1341-1350.

STUBBLEBINE, W. H. & LANGENHEIM, J. H. 1977. Effects of *Hymenaea courbaril* leaf resin on generalist herbivore *Spodoptera exigua* (beet armyworm). *J. Chem. Ecol.*, 3 (6): 633-647.

STUBBLEBINE, W. H. & LANGENHEIM, J. H. 1980. Estudos comparativos da variabilidade na composição de resina da folha entre árvore parental e progênie de espécies selecionadas de *Hymenaea* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae, tribo Detarieae). *Acta Amazônica*, 10 (2): 293-309.

SWAINE, M. D. & WHITMORE, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75: 81-86.

THOMPSON, J. D. 1999. Population differentiation in Mediterranean plants: insights into colonization history and the evolution and conservation of endemic species. *Heredity*, 82: 229-236.

TINÉ, M. A. S., CORTELAZZO, A. L., BUCKERIDGE, M. S. 2000. Xyloglucan mobilisation in cotyledons of developing panflets of *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae – Caesalpinioideae). *Plant Science*, 154: 117-126.

VÁLIO, I. F. M. & MORAES, M. 1966. Sobre o sistema reprodutivo de plantas do cerrado-II. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 38 (supl.).

VÁLIO, I. F. M., MORAES, V., MARQUES, M. & CAVALCANTE, P. 1966a. Estudo comparativo do balanço d'água de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. e *Hymenaea stilbocarpa* Hayne, em condições de cerrado, na estação seca. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 38 (supl.): 261-276.

VÁLIO, I. F. M., MORAES, V., MARQUES, M., MATOS, M. E. R. & DE PAULA, J. E. 1966b. Estudo comparativo do balanço d'água de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. e de *Hymenaea stilbocarpa* Hayne, em condições de cerrado, na estação chuvosa. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 38 (supl.): 291-300.

VEENENDAALL, E. M., SWAINE, M. D., LECHA, R. T., WALSH, M. F., ABEBRESE, I. K. & OWUSU-AFRIYIE, K. 1996. Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. *Functional Ecology*, 10: 501-511.

WARMING, E. 1909. *Lagoa Santa - contribuição para a geografia fitobiológica*. Trad. de A. Loefgren. Imprensa Oficial, Belo Horizonte. 282 p.

WHITMORE, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of the forests trees. *Ecology*, 70(3): 536-538.

## CAPÍTULO I

Aspectos do crescimento inicial, da alocação de recursos e do estabelecimento de plântulas das espécies *Hymenaea courbaril* var *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Lang. (jatobá) e *Hymenaea stigonocarpa* Mart. (jatobá-do-cerrado) (Leguminosae - Caesalpinioideae)

## 1. INTRODUÇÃO

De acordo com Lambers *et al* (1998), crescimento é o incremento em massa seca, volume, comprimento ou em área de um organismo ou de partes que o compõem. Já para Bloom *et al* (1985), crescimento pode ser definido como a medida do ganho de recursos do ambiente.

O crescimento de plantas em ambientes particulares e sua habilidade de adaptação à mudanças nestes ambientes, dependem de uma complexa interação de atributos morfológicos e fisiológicos de cada espécie (Garwood, 1995). Kitajima (1994) afirma que plantas cujas morfologia e fisiologia maximizam a taxa de captura de energia no ambiente são favorecidas nos processos de seleção natural.

Grime (1979) propôs uma teoria sobre as estratégias utilizadas por espécies vegetais para adaptação a diferentes tipos de ambientes. O autor chamou-a de teoria C-S-R, que são as iniciais das denominações dadas aos grupos de plantas - C corresponde a competidores, S a tolerantes ao estresse e R a ruderais. Estes grupos difeririam em características fisiológicas relacionadas ao padrão de crescimento, como, por exemplo, a eficiência na captura de recursos.

A quantificação do crescimento em plantas pode ser caracterizada por diversos parâmetros, tais como o aumento na massa seca total e de sua alocação entre órgãos (Lambers *et al*, 1998). Segundo Logan (1969) *apud* Felfili *et al* (1999), a produção de matéria seca é o melhor índice de crescimento e pode ser usada para avaliar as condições requeridas pelas espécies. Outras variáveis consideradas importantes no crescimento são a área foliar e a taxa de assimilação líquida (Lambers *et al*, 1998).

Uma resposta fisiológica frequentemente utilizada para se estimar o crescimento de espécies vegetais é a taxa de crescimento relativo (TCR), definida por Hunt (1982) como a incorporação de biomassa total por unidade de tempo. A TCR pode ser definida ainda como a taxa de aumento da massa da planta por unidade de massa já presente (Evans, 1972 *apud* Lambers *et al*, 1998). Com base nas definições citadas acima, postula-se que na fórmula para cálculo da TCR devem ser considerados somente os valores de massa seca

total das plantas nos intervalos de tempo de acompanhamento do crescimento (Hunt, 1982) (ver Material e Métodos).

Entretanto, tem-se sugerido em trabalhos mais recentes uma nova fórmula para o cálculo da TCR, sendo esta o produto da área foliar específica (AFE), da razão de massa foliar (RMF) e da taxa de assimilação líquida (TAL) (Wright & Westoby, 1999). Utilizando-se esta nova fórmula, as diferenças na TCR entre espécies vêm sendo atribuídas principalmente à AFE (Lambers & Poorter, 1992; Huante *et al*, 1995). Acredita-se que baixos valores de AFE diminuem a quantidade de área foliar disponível para a interceptação da luz e o ganho de carbono fotossintético, diminuindo a TCR (Lambers *et al*, 1998). Outras características associadas às diferenças na TCR entre espécies incluem a massa das sementes, o comprimento específico de raízes (comprimento das raízes/massa seca das raízes) e a densidade dos tecidos da planta (Wright & Westoby, 1999).

A taxa de crescimento relativo em plantas é controlada por fatores genéticos, ontogenéticos e ambientais (Grime & Hunt, 1975) e é logo após a germinação que esta taxa é mais alta (Grime & Hunt, 1975). Alguns resultados encontrados no trabalho de Kitajima (1994) corroboram a idéia de controle da TCR por fatores genéticos - por exemplo, espécies tolerantes à sombra têm menor TCR do que espécies intolerantes, quando cultivadas tanto sob alta quanto sob baixa radiação (Kitajima, 1994). A mesma autora concluiu também que espécies que têm maior TCR ao sol também o têm à sombra, independente se são tolerantes ou não à sombra (Kitajima, 1994).

A alta taxa de crescimento no início do desenvolvimento de plântulas parece estar diretamente relacionada com o peso das sementes, uma vez que o crescimento inicial é dependente das reservas fornecidas (Kitajima, 1994). Há uma forte associação entre a massa da semente e as características morfológicas e fisiológicas das plântulas - quanto maior a semente, maior a plântula e menor a TCR (Kitajima, 1994).

Mudanças na taxa de crescimento e na alocação da biomassa são consideradas como respostas à limitação de recursos, como tentativa de maximizar o aproveitamento dos mesmos (Chapin *et al*, 1987). Alocação pode ser definida como um ajuste entre a parte

aérea e a parte subterrânea em resposta a algum estresse ambiental, para maximizar a eficiência na captura dos recursos mais limitantes (Bloom *et al*, 1985).

Chapin *et al* (1987) afirmam que a mudança na alocação de biomassa se dá para órgãos que requerem mais fortemente os recursos limitantes. As respostas das plantas à variação no suprimento de nutrientes, por exemplo, devem envolver mudanças compensatórias na alocação raiz/parte aérea, para aumentar a aquisição de recursos do solo que estão limitando o crescimento (Bloom *et al*, 1985).

Em locais com pouca umidade e pobres em condições nutritivas, os recursos são alocados para a biomassa das raízes (Bazzaz, 1996; Huante *et al*, 1985; Campbell & Grime, 1989). Já a altura da parte aérea é especialmente importante quando as condições próximo à superfície do solo não são favoráveis para a fotossíntese ou quando as sementes são enterradas no solo (Garwood, 1995).

Já Garnier (1991) acredita que as diferenças nas taxas de crescimento estão muito mais relacionadas a diferenças nas atividades específicas de folhas e raízes do que a diferenças na alocação da biomassa. Logo, espécies de crescimento rápido seriam aquelas com alta atividade em folhas e raízes, enquanto as de crescimento lento, as que apresentam baixa atividade.

Espécies de ambientes produtivos tendem a ter maior taxa de crescimento, maior investimento em defesa química e menor alocação de biomassa para as raízes do que aquelas de ambientes pobres em nutrientes, secos ou de outros meios desfavoráveis (Grime & Hunt, 1975; Grime, 1979; Chapin, 1980; Lambers *et al*, 1998; Wright & Westoby, 1999; Huante *et al*, 1995).

Espécies adaptadas a uma alta disponibilidade de recursos tendem a exibir maior plasticidade fenotípica em variáveis diretamente relacionadas ao crescimento (Lortie & Aarssen, 1996), tais como taxa de crescimento relativo e taxa de assimilação líquida (Hoffmann & Franco, 2003). Para outras características, nas quais plasticidade representa uma estratégia para melhorar o aproveitamento de recursos, tais como área foliar específica, espécies adaptadas a ambientes mais heterogêneos devem apresentar maior plasticidade fenotípica (Bazzaz, 1996).

Segundo Shipley & Keddy (1988), espécies com alta taxa de crescimento relativo não ocupam habitats inférteis porque possuem características fisiológicas que as tornaram mais sensíveis a concentrações sub-ótimas de nutrientes no solo, e por isto sua TCR diminui mais rapidamente a medida que a fertilidade do solo diminui.

Já as espécies ocorrentes em ambientes com baixa disponibilidade de recursos (água, nutrientes, etc) apresentam baixa taxa de fotossíntese e de absorção de nutrientes, alta razão raiz/parte aérea, baixa taxa de substituição de tecidos e alta concentração de metabólitos secundários (Grime, 1977; Chapin, 1980).

Segundo Campbell & Grime (1989), em ambientes pouco produtivos, o suprimento de nutrientes ocorre via fluxos imprevisíveis e de curta duração. Espécies características desses ambientes acumulam os nutrientes durante os fluxos, para usá-los em períodos subsequentes, nos quais há baixa disponibilidade nutricional (Campbell & Grime, 1989; Bloom *et al*, 1985; Lambers *et al*, 1998). Estes nutrientes podem ser acumulados, por exemplo, aumentando-se a longevidade das folhas, que leva à queda na AFE e no crescimento potencial da planta (Lambers *et al*, 1998). A conservação de nutrientes é muito interessante em ambientes pouco produtivos, nos quais uma maior eficiência no uso dos nutrientes absorvidos diminui os altos custos necessários para a sua absorção (Bloom *et al*, 1985; Chapin *et al*, 1987).

Florestas caracteristicamente contêm grandes quantidades de nutrientes na biomassa viva e ocupam solos nos quais os horizontes superficiais são moderadamente férteis (Kellman, 1979; Alvim & Araújo, 1952). Em contraste, pouquíssimos nutrientes são mantidos na pequena biomassa das savanas, e estas comunidades frequentemente ocupam solos com baixa fertilidade (Kellman, 1979; Alvim & Araújo, 1952).

Savanas são consideradas ambientes estressantes e pouco produtivos quando comparados com florestas; logo, espécies savânicas devem exibir um conjunto de características típicas de espécies tolerantes ao estresse (Grime, 1977; Chapin *et al*, 1993), tais como baixa taxa de crescimento relativo e baixa taxa de assimilação líquida (Nardoto *et al*, 1998; Rizzini, 1965; Hoffmann & Franco, 2003).

A luz é um recurso primário limitante em florestas, enquanto nutrientes e água são limitantes em savanas (Frost *et al*, 1986). Logo, espera-se que espécies florestais aloquem mais recursos para a captura de luz, enquanto espécies savânicas aloquem mais recursos para a captura de recursos no subsolo (Hoffmann & Franco, 2003).

Uma característica marcante das plantas permanentes das comunidades savânicas é o crescimento muito intenso da raiz em relação à parte aérea (Arasaki & Felipe, 1990). As raízes de muitas espécies de plantas dos cerrados se aprofundam muito no solo, chegando mesmo ao lençol freático (Arasaki & Felipe, 1990; Franco, 1998), fazendo com que as plantas tenham acesso à água durante todo o ano (Franco, 1998). Kellman & Miyanishi (1982) ressaltam que as espécies de savana apresentam maior desenvolvimento do sistema subterrâneo e lento desenvolvimento da parte aérea, que consideram ser uma importante adaptação a solos inférteis.

Franco (1998) verificou que plântulas de *Roupala montana*, uma espécie savânica perene, parecem concentrar o crescimento da parte aérea na estação chuvosa, principalmente no começo da mesma, não havendo aumento/ganho durante a estação seca em nenhum dos parâmetros medidos na parte aérea. Enfatiza que a sazonalidade do clima influencia fortemente o padrão de crescimento da parte aérea desta espécie, como uma resposta à limitação de recursos ou como resultado de padrões específicos de alocação.

Hoffmann & Franco (2003), comparando as respostas morfológicas e de crescimento de 9 pares de espécies arbóreas e arbustivas congênicas de matas e de savanas, observaram que a diferença mais marcante entre estes pares estava na partição da biomassa. Como esperado, as espécies savânicas alocaram mais biomassa para raízes grossas e menos para folhas e caules do que espécies florestais, acredita-se que devido às diferenças físicas entre os ambientes de mata e de cerrado.

O sistema radicular de espécies de cerrado tem um importante papel no armazenamento de carboidratos e nutrientes, necessários para a sobrevivência das plantas após os incêndios frequentes, e permite o acesso à água das camadas mais profundas do solo durante os cinco meses de estação seca (Hoffmann & Franco, 2003).

Isto permite que plântulas de espécies do cerrado apresentem alta sobrevivência nesta estação, mesmo no primeiro ano de vida e mesmo quando são queimadas (Oliveira & Silva, 1993; Hoffmann, 2000; Kanegae *et al*, 2000).

Segundo Hoffmann & Franco (2003), espécies florestais são mais sensíveis ao fogo do que espécies savânicas, e o fogo mata indivíduos de espécies florestais estabelecidos em ambientes savânicos, além de degradar os limites com as áreas florestais. Acredita-se, ainda, que espécies florestais sejam mais susceptíveis ao estresse por nutrientes, água e temperatura do que as espécies de cerrado (Hoffmann, 1996).

Como muitas espécies arbóreas e arbustivas do cerrado apresentam altos níveis de nutrientes nas folhas (Kellman, 1979), postula-se que muitas árvores enriquecem o solo abaixo delas, fazendo com que estes locais se tornem propícios à invasão das savanas por plântulas de espécies florestais. Entretanto, espécies florestais exibem baixas taxas de crescimento e baixa sobrevivência em áreas de cerrado, mesmo na ausência de fogo (Hoffmann, 2000). Alguns autores acreditam que isso aconteça devido às condições microclimáticas e edáficas (Kellman & Miyanishi, 1982), enquanto outros relacionam à baixa densidade de cobertura arbórea dos cerrados (Hoffmann, 2000).

Contrariamente, a alta densidade de cobertura arbórea, característica de formações florestais, parece ser um dos fatores responsáveis pela rara ocorrência de espécies de cerrados nessas formações. A maioria das espécies do cerrado não apresenta uma resposta positiva com o aumento da densidade de cobertura arbórea, contrastando com as espécies de mata (Hoffmann, 1996; Hoffmann, 2000). Parece que, para as espécies adaptadas à alta intensidade luminosa dos cerrados, os efeitos negativos da baixa intensidade luminosa parecem exceder os efeitos positivos da cobertura arbórea (Hoffmann, 2000).

Os objetivos deste capítulo foram comparar as espécies vicariantes *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Lang. e *H. stigonocarpa* Mart. quanto aos padrões de crescimento inicial e de alocação de recursos sob condições conhecidas. Através desses estudos, esperamos contribuir para a compreensão dos mecanismos de

sobrevivência e o estabelecimento das plântulas de ambas as espécies em condições naturais, em diferentes microambientes.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1. COLETA DE FRUTOS E SEMENTES

Os frutos das duas espécies foram coletados em fragmentos de mata ciliar, de cerrado *sensu stricto* e de cerradão em municípios do Estado de São Paulo e no município de Uberlândia (MG), nos meses de outubro de 2000 e de agosto e setembro de 2001 (Tabela 1). Estas coletas acompanharam a fenologia de frutificação descrita para as espécies, com a dispersão dos frutos em *H. stigonocarpa* entre setembro e novembro, e de *H. courbaril* var *stilbocarpa*, entre julho e agosto, podendo haver variação destes intervalos, dependendo do regime de chuvas (Lewinsohn, 1980).

Foram coletados frutos de indivíduos das duas espécies encontrados nas áreas visitadas (Tabela 1). Os frutos foram coletados do chão (embaixo das copas) ou diretamente das árvores, com o auxílio de tesoura de poda alta. Por vezes, quando a queda dos frutos das árvores ocasionava a abertura dos mesmos, encontrou-se as sementes já fora dos frutos, muitas vezes limpas pela ação de formigas que retiram toda a polpa que envolve as sementes. Estas sementes também foram coletadas e utilizadas.

De cada indivíduo do qual se efetuou a coleta de frutos e sementes, coletou-se material vegetativo, e reprodutivo quando possível, para confirmação da identificação taxonômica pelo Prof. Jorge Yoshio Tamashiro, do Departamento de Botânica da Universidade Estadual de Campinas.

O material coletado com elementos reprodutivos (flores e frutos) foi depositado no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (Herbário UEC). Dos indivíduos dos quais se coletou somente material vegetativo, as amostras foram descartadas após a identificação.

**Tabela 1** - Lista das localidades, do período de coleta e do número de indivíduos dos quais foram coletados frutos e sementes das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (jatobá) e *H. stigonocarpa* (jatobá-de-cerrado).

<b>Localidade</b>	<b>Período</b>	<b>Espécies</b>	<b>Nº de indivíduos</b>
Reserva Biológica de Moji Guaçu (22°16-18'S e 47°9-12'W) Moji Guaçu, S.P.	outubro/2000	<i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i>	2
		<i>H. stigonocarpa</i>	3
Estação Experimental de Luís Antônio (21°35'S e 47°48'W) Luís Antônio, S.P.	outubro/2000	<i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i>	2
		<i>H. stigonocarpa</i>	2
Município de Itirapina (S.P.) (22°13'S e 47°47'W)	outubro/2000 e setembro/2001	<i>H. stigonocarpa</i>	7
Uberlândia (M.G.) Fazenda Experimental do Panga (19°10'S e 48°24'W) e rodovias	setembro/2001	<i>H. stigonocarpa</i>	10
Horto Florestal de Moji-Mirim (22°26'S e 46°57'W) Moji-Mirim (S.P.)	agosto/2001	<i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i>	1

As sementes retiradas dos frutos foram mantidas em sacos plásticos, sob refrigeração (5°C), até o início dos experimentos, de forma que sua viabilidade não fosse comprometida.

## 2.2. GERMINAÇÃO DAS SEMENTES E EXPERIMENTOS PARA O ACOMPANHAMENTO DO CRESCIMENTO INICIAL E DA ALOCAÇÃO DE RECURSOS NAS PLÂNTULAS

### 2.2.1. Experimento I - Crescimento e alocação de recursos comparados ao longo de 6 meses em plântulas mantidas em solos de seus respectivos ambientes e em condições naturais de luz e temperatura

As sementes foram colocadas em ácido sulfúrico 95-97% por 1 hora (escarificação química) e, em seguida, lavadas por cerca de 10 minutos em água corrente. Logo após, as sementes foram colocadas para embebição e germinação em caixas de plástico com areia, nas casas de vegetação do Departamento de Fisiologia Vegetal do Instituto de Biologia/UNICAMP (Figura 1). O espaçamento entre as sementes foi de cerca de 3cm e estas foram cobertas por uma fina camada de areia (aproximadamente 2mm). Foram regadas três vezes por dia, através de um sistema de irrigação automático.

Foi utilizado um número excedente de sementes (de 25 a 50% a mais), de forma que o delineamento experimental não fosse prejudicado por uma baixa germinação das sementes. Quando o número de plântulas obtido após a germinação foi superior ao número de plântulas necessário para o experimento, foi feita uma seleção das plântulas mais desenvolvidas.

Foram colocadas 100 sementes de cada espécie para germinar em março de 2001. A germinação foi caracterizada pela protrusão da radícula. Foi calculada a proporção de sementes germinadas para as duas espécies. Para verificar se as proporções de sementes germinadas foram iguais para as duas espécies, foi utilizada uma aproximação para a distribuição normal, através do cálculo do intervalo de confiança (IC) para a diferença de proporções.

Assim que ocorreu a germinação, as plântulas foram transferidas para sacos plásticos pretos para mudas (20X10cm) (uma plântula por saco), contendo solos de seus



**Figura 1** - Caixas de plástico com areia utilizadas no experimento I para a germinação das sementes das espécies estudadas.

respectivos habitats (cerrado e mata) coletados previamente. O solo de mata foi coletado na Mata de Santa Genebra (22°49'45"S e 47°06'33"W) e o de cerrado, na Reserva Biológica de Moji Guaçu (22°16-18'S e 47°09-12'W). As amostras de solo foram encaminhadas ao Instituto Campineiro de Análises do Solo, para análise química de macronutrientes e medição do pH (ver resultados).

As plântulas foram colocadas sobre mesas localizadas em uma área sem cobertura e cercada do Departamento de Fisiologia Vegetal do Instituto de Biologia/UNICAMP, e mantidas sob condições naturais de luz e temperatura. As plântulas foram mantidas nestas condições de abril a setembro de 2001 (6 meses), sendo regadas diariamente. Foi instalado um termômetro no local do experimento, para se efetuar medições semanais de temperaturas máxima e mínima. As médias das temperaturas semanais durante o período do experimento foram 32,5°C (máxima) e 14°C (mínima). A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foi medida por um sensor de radiação LI 190A acoplado a um data logger LI-1000. As medições de PAR foram realizadas periodicamente, sempre entre 11 horas da manhã e meio-dia, medindo-se sempre, pelo menos, três valores de PAR em cada dia. Com estes valores foram calculadas as médias das PAR máximas dos dias nos quais foram feitas as medidas (Tabela 2).

Foram realizadas 6 medições de parâmetros de crescimento durante o experimento (T<sub>1</sub> = abril, T<sub>2</sub> = maio, T<sub>3</sub> = junho, T<sub>4</sub> = julho, T<sub>5</sub> = agosto e T<sub>6</sub> = setembro), havendo um intervalo de 30 dias entre cada medição. Inicialmente, deveriam ser medidas 15 plântulas de cada espécie em cada medição. Entretanto, devido à mortalidade de plântulas no decorrer do experimento, este número foi variável de 9 a 15 plântulas de cada espécie por medição. O número total de plântulas medidas foi de 69 para *H. courbaril* var *stilbocarpa* e de 70 para *H. stigonocarpa*.

Foram medidos os seguintes parâmetros de crescimento: área foliar (cm<sup>2</sup>), número e massa seca (g) de folíolos e comprimento (cm) e massa seca (g) da parte aérea e das raízes das plântulas.

**Tabela 2** - Médias das máximas radiações fotossinteticamente ativas (PAR) medidas durante o acompanhamento do experimento I de crescimento. As medidas sempre foram feitas entre 11 e 12 horas.

	04/04/01	21/06/01	18/07/01	12/09/01	28/09/01
PAR média ( $\mu\text{mol. m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	1790	863,84	1227,14	1693	1343,07

Para as medidas de comprimento, realizadas com o auxílio de uma régua, foi considerada como parte aérea das plântulas o material vegetal compreendido entre o ponto de inserção do último par de folíolos até o ponto imediatamente acima da primeira ramificação de raiz secundária; já como comprimento da parte subterrânea foi considerado o comprimento da raiz primária, devido ao número altíssimo de raízes secundárias.

A massa seca foi obtida após secagem do material em estufa a 80°C, por 48 horas. Para este parâmetro de crescimento, foi caracterizado como parte aérea todo o material vegetal situado acima da primeira ramificação de raiz secundária, e como parte subterrânea, todo o material localizado abaixo da primeira ramificação de raiz secundária. A massa seca foi obtida através de uma balança analítica com 10<sup>-3</sup>g de precisão.

A área foliar total de cada plântula foi obtida utilizando-se um medidor eletrônico de área foliar da marca LI-COR (modelo LI 3000-A).

Foram calculadas médias mensais e os respectivos desvios dos valores obtidos nos parâmetros medidos em todas as plântulas de cada espécie. Para se verificar se as médias eram significativamente diferentes foi aplicado o teste t, com 5% de probabilidade de erro, com o uso dos programas SYSTAT 5.0 e BioEstat 2.0.

Com os dados de área foliar e de massa da matéria seca total e das folhas calculou-se a área foliar específica (AFE) e a razão de área foliar (RAF) de cada espécie em todas as medições, baseado na seguinte fórmula (HUNT, 1982):

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

$$RAF = A_{\text{folhas}} / MS_{\text{total}} \text{ (cm}^2 \text{ g}^{-1}\text{)}$$

onde:

$A_{\text{folhas}}$  = área foliar total (cm<sup>2</sup>)

$MS_{\text{folhas}}$  = massa da matéria seca das folhas (g)

$MS_{\text{total}}$  = massa da matéria seca total (g)

Foram calculadas, ainda, as taxas de assimilação líquida (TAL) e as taxas de crescimento relativo (TCR) para cada intervalo de 30 dias entre as medições, pelas seguintes fórmulas (Hunt, 1982):

$$TAL = (M_2 - M_1 / t_2 - t_1) \cdot (\ln A_2 - \ln A_1 / A_2 - A_1) \text{ (g dm}^{-2} \text{ dia}^{-1})$$

$$TCR = \ln M_2 - \ln M_1 / t_2 - t_1 \text{ (g g}^{-1} \text{ dia}^{-1})$$

onde:

$M_1$  = massa da matéria seca total no tempo  $t_1$  (g)

$M_2$  = massa da matéria seca total no tempo  $t_2$  (g)

$A_1$  = área foliar total no tempo  $t_1$  (cm<sup>2</sup>)

$A_2$  = área foliar total no tempo  $t_2$  (cm<sup>2</sup>)

$t_1$  = tempo da primeira coleta de dados (dias)

$t_2$  = tempo da segunda coleta de dados (dias)

Como o número de indivíduos medidos em cada mês foi variável entre as espécies, para os cálculos de AFE, RAF, TCR e TAL foram considerados todos os indivíduos da espécie que tinha menor número e sorteados o mesmo número de indivíduos da outra espécie; por exemplo, se no mês 5 (agosto) tivessem sido medidos 14 indivíduos da espécie de mata e 11 da de cerrado, seriam considerados todos os indivíduos da espécie de cerrado e sorteados 11 indivíduos da espécie de mata, para se efetuar os cálculos.

Para a caracterização do início da mobilização de reservas nas duas espécies, 10 sementes de cada espécie foram colocadas em estufa a 80°C, por 48 horas e pesadas uma balança analítica com 10<sup>-3</sup>g de precisão. Além disso, 20 sementes de cada espécie foram escarificadas e germinadas e, cerca de 21 dias após a germinação, foi realizada uma medição ( $T_0$ ) de massa seca dos cotilédones e dos eixos embrionários. Foram pesadas 9 plântulas da espécie de cerrado e 17 da espécie de mata. Foi calculada a proporção de sementes germinadas para as duas espécies. Para verificar se as proporções de sementes germinadas foram as mesmas para as duas espécies, foi utilizada uma aproximação para

a distribuição normal, através do cálculo do intervalo de confiança (IC) para a diferença de proporções.

Foram calculadas as médias das massas secas das sementes e dos cotilédones e embriões (To) e os respectivos desvios para cada espécie. Para verificar se as médias eram significativamente diferentes foi aplicado o teste t, com 5% de probabilidade de erro, com o uso dos programas SYSTAT 5.0 e BioEstat 2.0.

### 2.2.2. Experimento II – Sobrevivência, crescimento e alocação de recursos em plântulas das espécies estudadas em diferentes condições de campo

O experimento foi realizado na Reserva Biológica de Moji Guaçu (Moji Guaçu, S.P.) (Figura 2), de dezembro de 2001 a agosto de 2002. Foi escolhido este período para o desenvolvimento do experimento, uma vez que a estação chuvosa, compreendida entre os meses de dezembro a março, é o período de dispersão de sementes e crescimento inicial de plântulas dessas espécies (Mantovani, 1983; Lorenzi, 1998). Verificou-se a sobrevivência e o estabelecimento de plântulas das espécies estudadas e o desenvolvimento destas plântulas durante e após a primeira estação seca.

**Área de estudo** - A Reserva Biológica de Moji Guaçu (22°16-18'S e 47°09-12'W) pertence ao Instituto de Botânica de São Paulo (Figura 2). A Reserva apresenta uma área de 980 hectares, com altitudes variando entre 560 e 700 metros. De acordo com o sistema de Köppen, o clima da região pode ser classificado como Cwa, que é caracterizado como quente e úmido, com inverno seco e chuvas de menos de 30mm no mês mais seco (Mantovani, 1983).

A reserva é composta predominantemente por áreas de cerrado *sensu stricto*, de acordo com a classificação de Ribeiro & Walter (1998), e de mata ciliar. As áreas de mata ciliar estendem-se ao longo do Rio Moji-Guaçu, no qual são formadas lagoas temporárias durante a época de cheia. Já as áreas de cerrado são interrompidas por áreas de cerradão e de mata, nas quais podem ser encontrados indivíduos de *H. courbaril* var *stilbocarpa*.

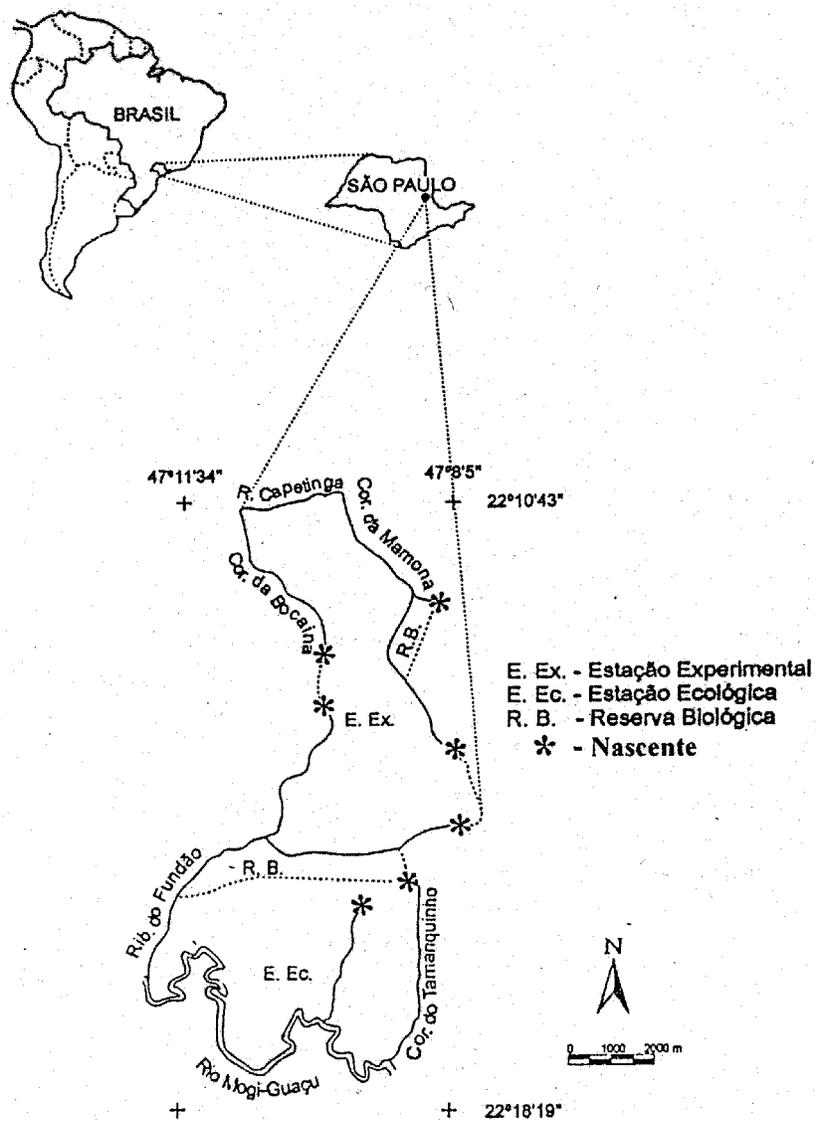
Dados de parâmetros meteorológicos, tais como, pluviosidade, umidade relativa e temperaturas máxima e mínima foram obtidos em uma base meteorológica localizada dentro da reserva, na qual são realizadas medições diárias destes parâmetros (Figura 3). Durante a estação chuvosa (de dezembro a março), as temperaturas máxima e mínima médias foram, respectivamente, 33,18°C e 13,48°C, a umidade relativa média foi 79,85% e a pluviosidade média, 215,88mm; já na estação seca (de abril a agosto), as temperaturas máxima e mínima médias foram, respectivamente, 31,38°C e 7,74°C, a umidade relativa média, 74,36% e a pluviosidade média foi 41,5mm (Figura 3).

**Germinação das sementes** - Foram colocadas 300 sementes de cada espécie para germinar em novembro de 2001. O procedimento para germinação das sementes e obtenção das plântulas foi idêntico ao do experimento 1 (Ítem 2.2.1).

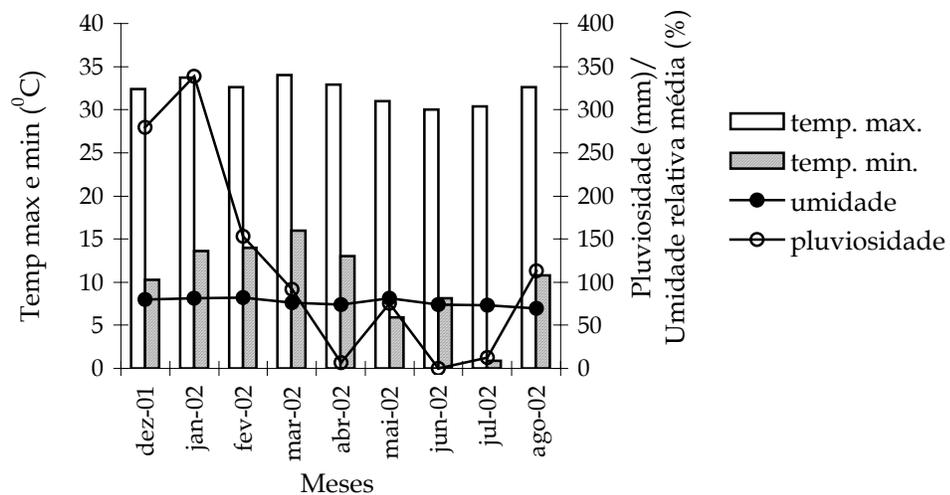
Assim que ocorreu a protrusão da radícula em todas as sementes que se mostraram viáveis, retirou-se as plântulas da areia e colocou-se em bandejas de plástico, forradas com papel de filtro umedecido. As plântulas foram levadas para os locais nos quais o experimento foi desenvolvido, na Reserva Biológica de Moji Guaçu (Moji-Guaçu, S.P.).

**Método** - As plântulas das duas espécies foram colocadas em fragmentos de mata ciliar e de cerrado *sensu stricto*, em contato direto com o solo, sob a serrapilheira (Figura 4). Em cada ambiente (cerrado e mata), houve dois tipos de tratamento: um, no qual as plântulas estavam expostas à luz plena (na mata, uma região de clareira, chamada mata clareira, e no cerrado, numa região dominada pelo estrato herbáceo, chamada cerrado aberto) e outro, no qual as plântulas foram colocadas sob as copas de indivíduos arbóreos com altura superior a 5 metros (cerrado fechado e mata fechada) (Figuras 4 e 5).

Coletou-se 3 amostras de solo de cada tratamento (cerrado aberto, mata clareira e mata fechada) e encaminhou-se ao Instituto Campineiro de Análises do Solo, para análise química de macronutrientes e medição do pH (ver resultados). Não se coletou solo no tratamento cerrado fechado, devido a problemas de predação de plântulas, que serão comentados posteriormente.



**Figura 2** - Localização da Fazenda Campinhinha, na qual se encontra a Reserva Biológica de Moji-Guaçu (Moji-Guaçu, S.P.) (R.B.), onde foram realizados os experimentos de campo.



**Figura 3** - Médias mensais de pluviosidade (mm), umidade relativa (%) e temperaturas máximas e mínimas (°C) na Reserva Biológica de Moji Guaçu (Moji-Guaçu, S.P.). Este acompanhamento foi feito de dezembro de 2001 a agosto de 2002.

Colocou-se 35 plântulas de cada espécie em cada tratamento, totalizando 280 plântulas. Em cada tratamento, as 70 plântulas das duas espécies foram distribuídas em 5 grupos de 7 plântulas, dispostos em áreas restritas dos fragmentos de mata e de cerrado, para que se tivesse pouca variação nas condições do tratamento. Cada grupo de plântulas foi sinalizado com um cano de PVC de cerca de 1,0m de comprimento, que foi colocado na posição vertical (ângulo de 90° em relação ao solo), a cerca de 0,2m de profundidade.

Em cada grupo, as 14 plântulas foram divididas igualmente em 2 linhas; Uma destas linhas (7 sementes) foi composta por plântulas de *H. stigonocarpa*, e a outra linha (7 sementes), por plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa*. Todas as plântulas foram marcadas com uma etiqueta plástica para mudas com o nome da espécie, colocada ao lado da plântula.

**Sobrevivência de plântulas e parâmetros fisiológicos** - Para se verificar a sobrevivência de plântulas, foram feitas visitas mensais ao campo para a contagem do número de plântulas vivas de cada espécie em todos os tratamentos, de janeiro a agosto de 2002. Além disso, foram feitas 3 visitas ao campo para medições dos parâmetros de crescimento durante o desenvolvimento das plântulas, com intervalos de 90 dias entre as medições. A primeira medição foi feita 30 dias após a transferência das plântulas para o campo, em janeiro de 2002. As medições seguintes foram realizadas no meses de abril e julho de 2002. Foi contado o número de folíolos e medido o comprimento da parte aérea de todas as plântulas vivas das duas espécies nos três tratamentos.

Com a contagem do número de plântulas vivas, calculou-se a porcentagem de sobrevivência de plântulas ao fim do experimento, no mês de agosto, que é o último mês da estação seca. Foram calculadas as médias e os respectivos desvios dos parâmetros de crescimento medidos nas plântulas das 2 espécies em cada uma das 3 medições (janeiro, abril e julho). Estas médias foram comparadas graficamente.



**A**



**B**

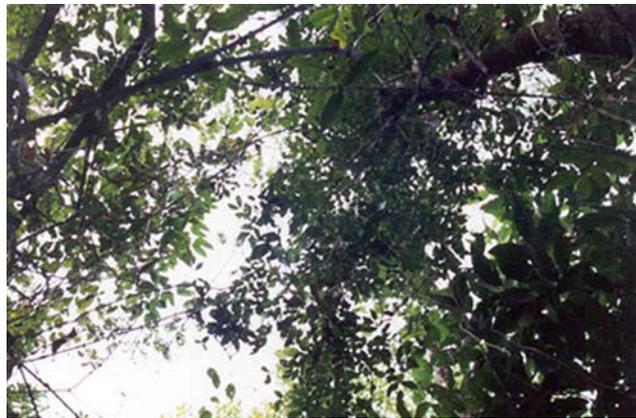


**C**

**Figura 4** - Trechos do cerrado aberto (A), da clareira de mata ciliar (B) e da mata fechada (C) da Reserva Biológica de Moji-Guaçu (Moji-Guaçu, SP), nos quais foram colocadas as plântulas das espécies estudadas. Cada cano de PVC com uma fita laranja representa um dos grupos de 7 plântulas de cada espécie.



**A**



**B**

**Figura 5** - Dosséis dos trechos de clareira de mata (A) e de mata fechada (B) da Reserva Biológica de Moji-Guaçu (Moji-Guaçu, SP), nos quais foram colocadas as plântulas das espécies estudadas.

### 2.2.3. Experimento III - Efeito do substrato sobre o crescimento inicial de plântulas das espécies estudadas

Em ambos os experimentos citados acima, o método utilizado para escarificação e germinação ocasionou a perda de um grande número de sementes (principalmente da espécie de cerrado), devido à alta umidade mantida nas caixas com areia, o que facilitou a proliferação de fungos no tegumento das sementes ou mesmo nos cotilédones de sementes já germinadas. Sendo assim, um novo método para escarificação e germinação das sementes, desenvolvido na Seção de Fisiologia e Bioquímica de Plantas, do Instituto de Botânica de São Paulo, foi empregado no último experimento de crescimento realizado. Com este novo método para escarificação e germinação de sementes, conseguiu-se 100% de germinação para as duas espécies.

Neste novo método, antes da escarificação, as sementes foram selecionadas pelo peso; cerca de 100 sementes de cada espécie foram pesadas e foi calculada a moda, que foi a mesma para as duas espécies (moda= 4-5g). Dessa forma, 60 sementes selecionadas de cada espécie foram colocadas por 40 minutos em água sanitária 100%. Em seguida, foram lavadas por 10 minutos em água corrente e colocadas para secar ao ar livre. Depois de secas, as sementes foram escarificadas mecanicamente em lixa, colocadas por mais 20 minutos em água sanitária 10% e lavadas em água corrente por mais 10 minutos. Por fim, foram colocadas para secar ao ar livre.

Depois de secas, foram colocadas em bandejas de plástico, forradas com duas folhas de papel de filtro e cobertas por uma folha do mesmo papel de filtro. As bandejas foram colocadas dentro de sacos plásticos transparentes, para evitar a dessecação das sementes, e postas em câmaras de germinação, à temperatura constante (25°C) e sob o fotoperíodo de 12 horas de luz e 12 horas de escuro. As sementes foram molhadas diariamente com água destilada, uma ou duas vezes por dia, dependendo da necessidade.

Foram colocadas 60 sementes de cada espécie para germinar em abril de 2002. A germinação foi caracterizada pela protrusão da radícula. A medida que as sementes germinavam, as plântulas foram sendo transferidas para vasos de plástico, colocando-se

2 plântulas por vaso. Doze plântulas de cada espécie foram colocadas em uma mesa de ferro, sob diferentes níveis de sombreamento. Para possibilitar o corte de parte da intensidade luminosa incidente, foram colocadas telas “sombrite” tipo 50% sobre as armações de ferro da mesa. As plântulas de *H. stigonocarpa* foram cobertas por uma camada de tela, sendo mantidas sob 50% da radiação incidente; já as de *H. courbaril* var *stilbocarpa* foram cobertas por 2 camadas de tela, ficando sob 25% da radiação incidente (corte de 75% da radiação).

As plântulas foram colocadas em 2 diferentes tipos de substrato, sendo eles: areia e vermiculita (1:1) e o solo do ambiente característico de cada espécie (mata e cerrado). Seis plântulas de cada espécie foram mantidas em areia, e seis em solo. Dessa forma, houve quatro tratamentos no experimento: (1) espécie de cerrado em areia e em 50% de radiação, (2) espécie de cerrado em solo de cerrado e em 50% de radiação, (3) espécie de mata em areia e em 25% de radiação e (4) espécie de mata em solo de mata e em 25% de radiação.

O solo de cerrado foi coletado na Reserva Biológica de Moji-Guaçu (Moji Guaçu, S.P.) e o de mata, no Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (São Paulo, S.P.). Amostras dos solos utilizados foram encaminhadas ao Instituto Campineiro de Análises do Solo, para análise química de macronutrientes e medição do pH (ver resultados). Adicionou-se quinzenalmente 50ml de solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1938) em cada vaso que tinha como substrato a mistura de areia e vermiculita (1:1).

As plântulas foram mantidas nestas condições por 3 meses (de maio a julho de 2002). Ao fim dos 3 meses (fim do experimento), foram medidos os seguintes parâmetros de crescimento em todas as plântulas: área foliar (cm<sup>2</sup>), número e massa seca (g) de folíolos e comprimento (cm) e massa seca (g) da parte aérea e das raízes das plântulas.

As medidas de comprimento, massa seca e área foliar das plântulas das duas espécies foram feitas da mesma forma que a descrita no item 2.2.1. (Experimento I) deste capítulo.

Foram calculadas as médias e os respectivos desvios dos parâmetros medidos em todas as plântulas das duas espécies. Aplicou-se os programas SYSTAT 5.0 e BioEstat 2.0 para a execução do teste  $t$ , com 5% de probabilidade de erro, para a comparação das médias entre os diferentes tratamentos em cada espécie. Não foi feita a comparação estatística de médias entre espécies.

As plântulas desse experimento foram também utilizadas para medidas de parâmetros fotossintéticos (ver capítulo II).

### 3. RESULTADOS

3.1. Crescimento e alocação de recursos comparados ao longo de 6 meses em plântulas das duas espécies mantidas em solo de cerrado e em condições naturais de luz e temperatura.

A proporção de germinação de sementes no acompanhamento do crescimento das plântulas por seis meses (T1 a T6) foi significativamente diferente entre as duas espécies [espécie de mata = 0,93 e espécie de cerrado = 0,76; IC(90%) = (0,09;0,25)]. Com relação às sementes colocadas para germinar para as medições de  $T_0$ , as proporções também foram significativamente diferentes [IC(90%) = (0,14; 0,66)], tendo a espécie de cerrado apresentado baixa proporção de sementes germinadas, quando comparada com a espécie de mata (mata = 0,85 e cerrado = 0,45).

Comparando-se os resultados da análise química das amostras de solo utilizadas no experimento I (Tabela 3), percebe-se que ambos apresentam pH muito baixo, sendo o solo de cerrado mais ácido do que o de mata. Já a quantidade de matéria orgânica disponível no solo de mata é muito inferior à quantidade disponível no solo de cerrado (Tabela 3).

Tem-se, também, que os dois tipos de solos apresentam valores similarmente baixos de saturação por bases (V). A saturação por bases representa a capacidade da superfície das partículas do solo em trocar bases (principalmente  $Ca^{+2}$ ,  $Mg^{+2}$  e  $K^{+}$ ) com a solução do solo (Reatto *et al*, 1998). Pelos resultados obtidos, as partículas do solo de mata teriam maior capacidade de troca do que as do solo de cerrado.

Entretanto, a disponibilidade de nutrientes (K, Ca, Mg e Al) ou é igual entre os dois tipos de solo, como é o caso do Mg, ou é superior no solo de cerrado. A capacidade de troca catiônica é quase três vezes mais baixa no solo de mata. Assim, apesar do solo de mata ter maior capacidade de troca, o mesmo apresenta uma baixa disponibilidade de nutrientes.

Na Figura 6A são mostrados os valores médios mensais ( $\pm dp$ ) de massa seca das raízes das plântulas das duas espécies ao longo dos 6 meses de experimento. As duas espécies apresentaram valores estatisticamente iguais de investimento na parte

subterrânea nos meses de abril, junho e setembro, e diferentes em maio, julho e agosto (Figura 6A). Ressalta-se que as duas espécies não diferiram significativamente em peso seco médio de raízes no fim do experimento.

Pode-se inferir que as espécies têm estratégias diferentes de investimento na parte subterrânea. A espécie de cerrado apresenta um padrão crescente de investimento em matéria seca de raízes ao longo do crescimento, excetuando-se o mês de julho, no qual ocorreu uma redução, mas logo seguida por um grande aumento no mês de agosto (Figura 6A). Já a espécie de mata apresentou oscilações, mostrando pequenas reduções e aumentos sucessivos ao longo dos meses de experimento (Figura 6A).

Já quando se trata de massa seca média da parte aérea (Figura 6B), a espécie de mata apresentou médias superiores às da espécie de cerrado em todas as medições, e somente os valores de julho e agosto são estatisticamente iguais nas duas espécies. Entretanto, tanto *H. courbaril* var *stilbocarpa* quanto *H. stigonocarpa* mostram uma tendência de aumento em peso seco da parte aérea ao longo do desenvolvimento, excetuando-se o mês de agosto, no qual as duas espécies têm uma queda e apresentam valores semelhantes aos observados no mês de junho.

Comparando-se o mês de julho nas Figuras 6A e 6B, percebe-se que o menor valor da parte subterrânea na espécie de cerrado é contrabalanceado por valores maiores na parte aérea. Já no mês de agosto acontece o contrário para a mesma espécie (Figuras 6A e 6B).

Analisando-se a massa seca total das plântulas (Figura 6C), percebe-se que as duas espécies apresentam, em média, valores muito próximos, sendo os de junho, julho e agosto estatisticamente iguais entre as espécies. Tratando-se de *H. stigonocarpa*, parece que a queda de investimento na parte subterrânea que ocorreu em julho (Figura 6A) não prejudicou o crescimento total em massa das plântulas, já que esta queda foi compensada por um aumento de investimento na parte aérea (Figura 6B).

Os resultados encontrados para massa seca evidenciam que as duas espécies têm uma alocação diferencial de recursos, mas são muito semelhantes no que se refere ao aumento total em massa. Esse comportamento diferencial pode ser verificado na Figura

7, onde se observa uma maior razão média parte subterrânea/parte aérea em massa seca para a espécie de cerrado, evidenciando uma maior alocação de recursos nas raízes. Somente no mês de julho, a espécie de mata mostrou uma razão significativamente maior do que a da espécie de cerrado. A partir do terceiro mês, os valores de razão parte subterrânea/parte aérea em massa seca passaram a ser estatisticamente diferentes entre as espécies, sendo que nos meses de agosto e setembro, a espécie de cerrado apresenta valores quase três vezes maiores do que os observados na espécie de mata nos mesmos meses.

No parâmetro comprimento médio da raiz principal (Figuras 8A e 9), as duas espécies apresentam um padrão oscilante, se substituindo em valores mais altos e mais baixos até o quinto mês (julho), no qual as duas espécies apresentaram valores estatisticamente iguais. Assim como ocorreu no parâmetro massa seca média da parte subterrânea, a partir do quinto mês, a espécie de cerrado teve um investimento mais pronunciado e estatisticamente superior no comprimento da raiz principal do que a espécie de mata (Figuras 8A e 9).

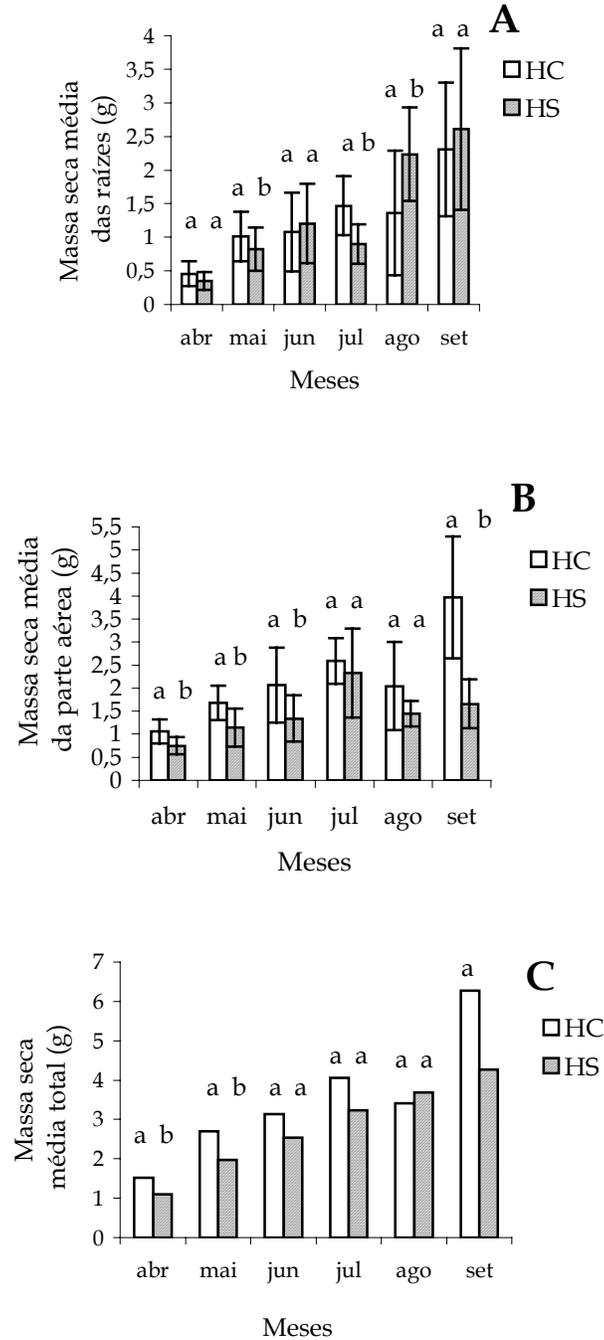
Com relação ao comprimento médio da parte aérea (Figuras 8B e 9), as plântulas da espécie de mata apresentaram médias estatisticamente superiores em todas as medições, com valores quase duas vezes maiores do que os da espécie de cerrado em todos os meses. Com base nestes resultados, pode-se inferir que a espécie de mata tende a investir mais no crescimento em altura do que a espécie de cerrado (Figura 9).

Pode-se observar, também, que a diferença no comprimento das raízes das duas espécies parece estar relacionado a diferenças na estrutura das raízes, isto é, a espécie de mata apresentou um número muito maior de raízes laterais (Figura 9).

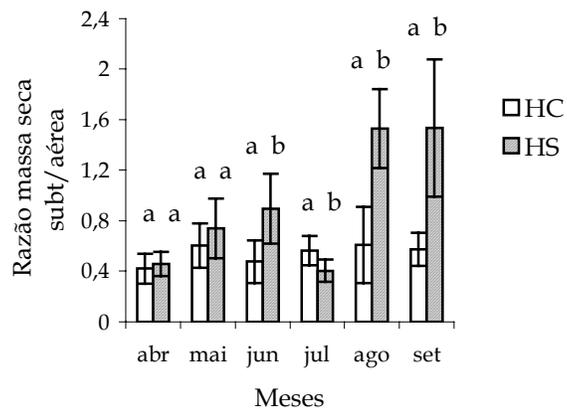
A Figura 8C mostra o comprimento médio total das plântulas das duas espécies estudadas, ao longo do experimento. Nota-se que enquanto as plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* têm um padrão oscilante no decorrer das medições, as de *H. stigonocarpa* apresentam um padrão de aumento contínuo do comprimento total. Entretanto, é importante ressaltar que o comprimento médio total no último mês de experimento foi estatisticamente igual para as duas espécies (Figura 8C).

**Tabela 3** - Resultado da análise química das amostras de solo utilizadas no experimento I de crescimento. O solo de mata corresponde à amostra de solo coletada na Mata de Santa Genebra e o solo de cerrado, à amostra coletada na Reserva Biológica de Moji-Guaçu.

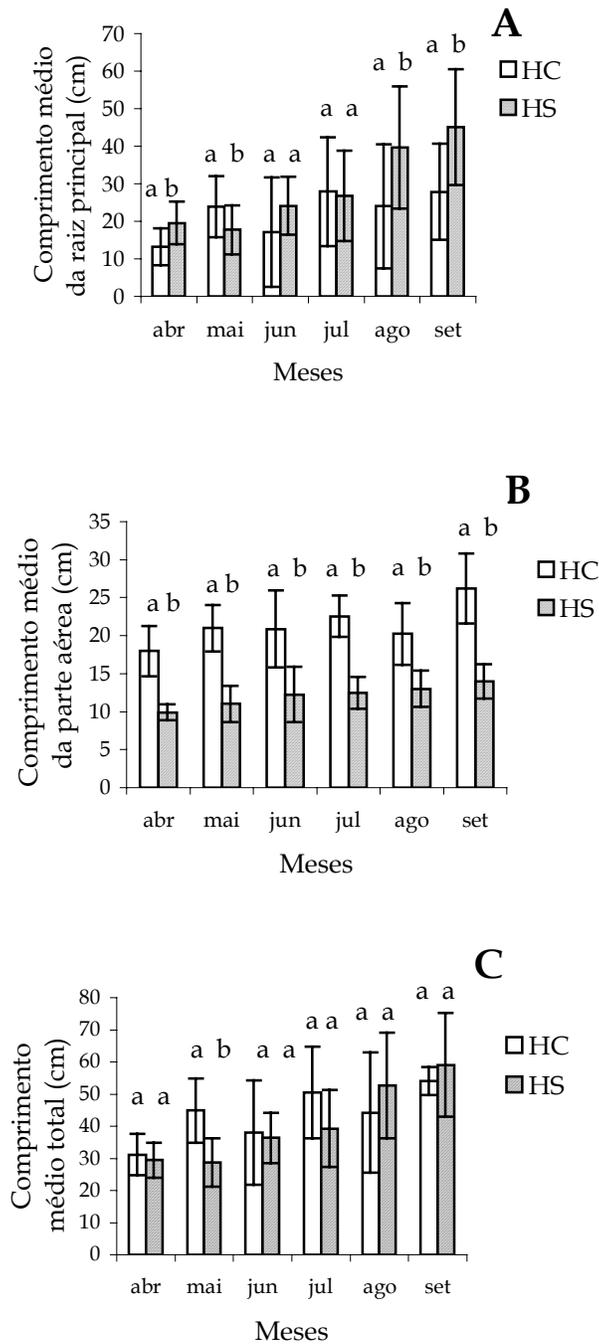
Elemento	Solo de mata	Solo de cerrado
PH (CaCl <sub>2</sub> )	4,2	3,6
Matéria orgânica (g/dm <sup>3</sup> )	8	53
P (res.) (mg/dm <sup>3</sup> )	9	5
K (meq/dm <sup>3</sup> )	0,5	5
Ca (meq/dm <sup>3</sup> )	4	5
Mg (meq/dm <sup>3</sup> )	2	2
Al (meq/dm <sup>3</sup> )	8	11
CTC (capacidade de troca catiônica)	37,5%	92%
V (saturação por bases)	17,3%	13%
Ca/Mg	2	2,5
Mg/K	4	0,4



**Figura 6** – Massas secas médias (g) das raízes (A), das partes aéreas (B) e totais (C) de plântulas das espécies *H. courbaril var stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS), cultivadas em radiação plena e em solos de seus respectivos ambientes de abril a setembro de 2001. As barras verticais nos gráficos A e B representam os desvios das médias. Valores representados pela mesma letra em cada medição não são estatisticamente diferentes. n= 140 indivíduos



**Figura 7** - Razão média parte subterrânea/parte aérea em massa seca (g) de plântulas das espécies *H. courbaril var stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS), cultivadas em radiação plena e em solos de seus respectivos ambientes de abril a setembro de 2001. As barras verticais representam os desvios das médias. Valores representados pela mesma letra em cada medição não são estatisticamente diferentes. n = 140 indivíduos



**Figura 8** - Comprimento médio (cm) da raiz principal (A), das partes aéreas (B) e totais (C) de plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS), cultivadas em radiação plena e em solos de seus respectivos ambientes de abril a setembro de 2001. As barras verticais representam os desvios das médias. Valores representados pela mesma letra em cada medição não são estatisticamente diferentes. n = 140 indivíduos.



**A**



**B**

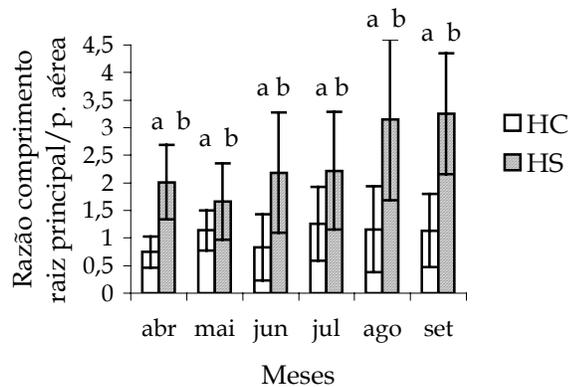
**Figura 9** - Plântulas das espécies *H. courbaril var stilbocarpa* (A) e *H. stigonocarpa* (B) cerca de 5 meses após a emergência, mantidas em solo de cerrado e sob radiação plena (Experimento I). Notar proporção parte aérea/raízes nas duas espécies.

Entretanto, como pode ser evidenciado na Figura 10, as plântulas de *H. stigonocarpa* apresentaram maior investimento de carbono no crescimento das raízes que *H. courbaril* var *stilbocarpa*, e portanto valores mais elevados da razão comprimento raiz principal/parte aérea, principalmente nos últimos meses de avaliação.

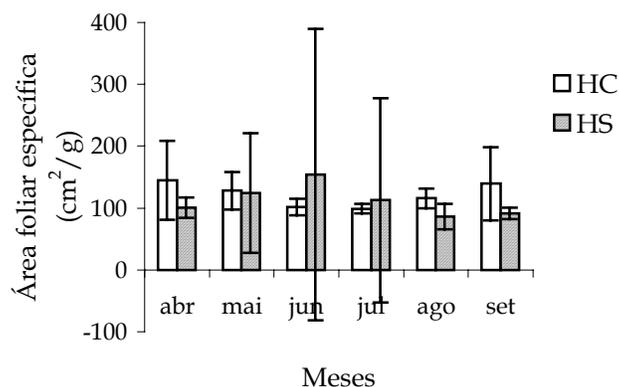
Nos parâmetros área foliar específica (AFE) e razão de área foliar (RAF) médias (Figuras 11 e 12), as duas espécies mostraram os mesmos padrões, com a espécie de mata assumindo maiores valores nos meses de abril, agosto e setembro, e a espécie de cerrado, em junho e julho. No mês de maio os valores foram muito próximos entre as duas espécies.

Uma maior AFE significa maior área foliar proporcionalmente por unidade de carbono alocado. Já a RAF é uma estimativa da capacidade de assimilação de carbono das folhas. Os resultados obtidos podem ser respostas adaptativas das duas espécies aos seus habitats naturais, relacionados à estratégia fotossintética utilizada pelas plântulas. Quanto mais carbono deslocado para o investimento em área foliar, maior a superfície para absorção da radiação incidente para fotossíntese.

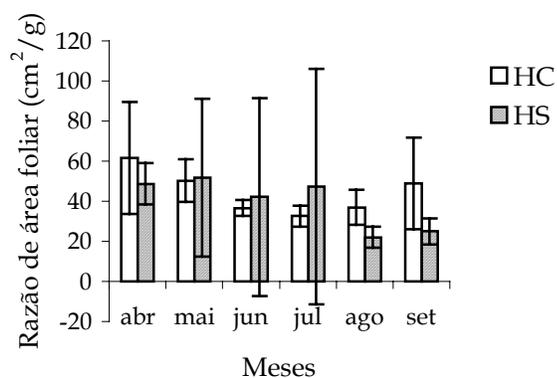
Os resultados obtidos nos parâmetros taxa de crescimento relativo (TCR) e taxa de assimilação líquida (TAL) ao longo do experimento evidenciaram estratégias bem diferentes de assimilação de recursos e de utilização destes recursos para crescimento pelas espécies (dados em anexo). Apesar das duas espécies apresentarem um padrão oscilante, as mesmas se intercalam em valores maiores e menores em cada intervalo de tempo nos dois parâmetros (Figura 13). Ressalta-se, ainda, que a espécie de mata apresentou as maiores taxas no início e no fim do experimento (entre abril e maio e agosto e setembro) e apresentou uma grande redução entre julho e agosto. Estes resultados evidenciam uma maior sensibilidade desta espécie a baixas temperaturas (julho e agosto), e um favorecimento do crescimento em temperaturas mais altas, ocorrentes no início e no fim do experimento. Esses resultados podem ser entendidos como características ecofisiológicas das espécies, pois são, em parte, adaptações às condições ambientais das formações vegetais onde as mesmas ocorrem.



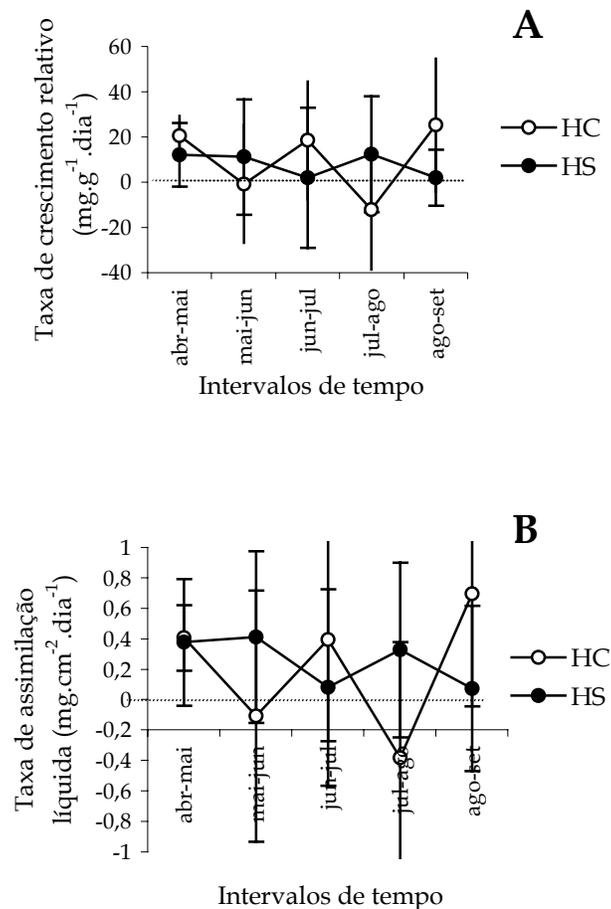
**Figura 10** - Razão média raiz principal/parte aérea em comprimento (cm) de plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS), cultivadas em radiação plena e em solos de seus respectivos ambientes de abril a setembro de 2001. As barras verticais representam os desvios das médias. Valores representados pela mesma letra em cada medição não são estatisticamente diferentes. n = 140 indivíduos.



**Figura 11** - Áreas foliares específicas médias ( $\text{cm}^2/\text{g}$ ) de plântulas das espécies *H. courbaril var stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS), cultivadas em radiação plena e em solos de seus respectivos ambientes de abril a setembro de 2001. As barras verticais representam os desvios das médias.  $n = 108$  indivíduos.



**Figura 12** - Razões de áreas foliares médias ( $\text{cm}^2/\text{g}$ ) de plântulas das espécies *H. courbaril var stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS), cultivadas em radiação plena e em solos de seus respectivos ambientes de abril a setembro de 2001. As barras verticais representam os desvios das médias.  $n = 108$  indivíduos.



**Figura 13** - Taxa de crescimento relativo (TCR) (mg.g<sup>-1</sup>. dia<sup>-1</sup>) (A) e taxa de assimilação líquida (TAL) (mg.cm<sup>-2</sup>.dia<sup>-1</sup>) (B) de plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS), cultivadas em radiação plena e em solos de seus respectivos ambientes de abril a setembro de 2001. A TCR e a TAL foram calculadas para os intervalos de tempo entre os meses de medição, desde o começo (abril) até o fim do experimento (setembro). As barras verticais representam os desvios das médias. n = 108 indivíduos.

Entretanto, se compararmos as taxas de crescimento relativo (TCR) e de assimilação líquida (TAL) calculadas para o intervalo de 30 a 180 dias (da primeira à última medição) (Tabela 4), percebe-se que as duas espécies apresentam valores muito próximos, e que, de maneira geral, no fim do experimento, as plântulas das duas espécies assimilaram energia e investiram em crescimento total de forma quantitativamente semelhante.

Ao longo do experimento, principalmente a partir do terceiro mês, pôde-se notar algumas modificações morfológicas nas plântulas das duas espécies. As folhas das plântulas da espécie de mata, com o passar do tempo, foram ficando amarelas. Não se sabe ao certo se este fenômeno foi efeito da alta radiação luminosa incidente nas folhas, da deficiência de algum nutriente no solo, das baixas temperaturas ou da combinação de destes fatores. Já as folhas das plântulas da espécie de cerrado foram tornando-se mais coriáceas com o desenvolvimento e se mantiveram verdes.

Com relação à massa seca de sementes quiescentes e sementes recém-germinadas das duas espécies ( $T_0$ ), observou-se que *H. courbaril* var *stilbocarpa* apresenta sementes significativamente maiores e com maior disponibilidade de reservas do que *H. stigonocarpa* (Tabela 5). Entretanto, é interessante notar que a espécie de mata apresenta massa seca média dos eixos embrionários significativamente menor do que o da espécie de cerrado (Tabela 5); ou seja, a espécie de cerrado apresenta proporcionalmente uma maior quantidade de carbono alocado no eixo embrionário.

É interessante ressaltar que, nas duas espécies, a massa seca de sementes recém-germinadas é atribuída principalmente aos cotilédones, sendo que na espécie de mata eles representam cerca de 67% (2,7g) da massa seca total, enquanto na espécie de cerrado, representam 58,8% (1,9g) da massa seca total (Tabela 5).

Observou-se, ainda, que as plântulas das duas espécies perderam seus cotilédones cerca de 30 dias após a germinação.

**Tabela 4** - Taxa de crescimento relativo (TCR) ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{dia}^{-1}$ ) e taxa de assimilação líquida (TAL) ( $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{dia}^{-1}$ ) de plântulas das espécies *H. courbaril var stilbocarpa* e *H. stigonocarpa*, cultivadas em radiação plena e em solos de seus respectivos ambientes de abril a setembro de 2001. Os valores da tabela são correspondentes às diferenças dos valores dos parâmetros entre o começo e o fim do experimento (T1 a T6). n = 140 indivíduos.

	<i>H. courbaril var stilbocarpa</i>	<i>H. stigonocarpa</i>
TCR (T1 a T6)	9	8
TAL (T1 a T6)	0,2	0,3

**Tabela 5** - Massa seca média (g) ( $\pm\text{dp}$ ) e porcentagem da massa seca total das sementes, dos tegumentos das sementes e dos eixos embrionários e dos cotilédones de plântulas das espécies *H. courbaril var stilbocarpa* e *H. stigonocarpa*. As medidas foram feitas 21 dias após a germinação e correspondem à caracterização das sementes e das plântulas no início do experimento (To). Valores do mesmo parâmetro seguidos pela mesma letra não são estatisticamente diferentes. n = 26 indivíduos

	<i>H. courbaril var stilbocarpa</i>		<i>H. stigonocarpa</i>	
	Massa seca média	% da massa seca total	Massa seca média	% da massa seca total
Tegumentos*	1,249	30,5	1,199	36,4
Cotilédones	2,733 $\pm$ 0,08a	66,6	1,934 $\pm$ 0,14a	58,8
Eixos embrionários	0,118 $\pm$ 0,02a	2,9	0,157 $\pm$ 0,03b	4,8
Sementes (total)	4,1 $\pm$ 0,11a	100	3,29 $\pm$ 0,02b	100

\*Cálculo: (pesos secos das sementes) - (pesos secos cotilédones + pesos secos eixos embrionários).

### 3.2. Sobrevivência, crescimento e alocação de recursos em plântulas das espécies estudadas em diferentes condições de campo

Como dito anteriormente, houve um problema de predação de plântulas no tratamento cerrado fechado. Todas as plântulas das duas espécies tiveram suas partes aéreas removidas, bem próximo ao nível do solo, por formigas (Figura 14). Estas formigas foram coletadas e identificadas por especialistas como pertencentes ao gênero *Atta* (*Atta* sp.), popularmente conhecidas como formigas cortadeiras ou saúvas. Desta forma, as plântulas deste tratamento não foram medidas, nem foi verificada a taxa de sobrevivência no cerrado fechado.

As porcentagens finais de sobrevivência nos tratamentos mata aberta, mata fechada e cerrado aberto são mostradas na Tabela 6. Analisando-se estes resultados, percebe-se que a espécie de cerrado não conseguiu se estabelecer no ambiente de mata. Desde o mês de janeiro, quando as plântulas completaram 30 dias no campo, já havia pouquíssimas plântulas desta espécie na mata e, as que ainda estavam vivas, tinham sido infestadas por fungos, sofrendo um processo de degeneração.

As plântulas de *H. stigonocarpa* que estavam no cerrado sobreviveram em um número razoavelmente alto até o começo da estação seca, quando se acredita que a falta de chuvas característica desta estação provocou um grande aumento na mortalidade. Já as plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* tiveram alta sobrevivência nos 2 ambientes de mata, atingindo maior sobrevivência no ambiente de clareira (82,8%), mas também apresentando alta sobrevivência na mata com dossel mais fechado (60%) (Tabela 6).

No caso do cerrado aberto, ocorreu uma grande mortalidade de plantas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* no começo da estação seca (o mesmo que ocorreu com *H. stigonocarpa*), resultando em uma porcentagem final de sobrevivência substancialmente menor do que a observada para *H. stigonocarpa* no mesmo ambiente (Tabela 6).

Os dados da análise química dos solos do cerrado aberto, mata clareira e mata fechada (Tabela 7) evidenciam uma superioridade em fertilidade dos solos de mata em relação ao solo de cerrado. O solo de cerrado apresentou maior acidez, menor saturação



**Figura 14** - Plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* e *H. stigonocarpa* colocadas no ambiente de cerrado com maior cobertura arbórea (cerrado fechado) na Reserva Biológica de Moji-Guaçu, as quais tiveram sua parte aérea removida pela herbivoria de formigas do gênero *Atta*. As plântulas estão indicadas pelas setas vermelhas.

**Tabela 6** - Porcentagem final de sobrevivência de plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* e *H. stigonocarpa*, colocadas em 3 ambientes na Reserva Biológica de Moji Guaçu (Moji-Guaçu - S.P.). As plântulas foram acompanhadas de dezembro de 2001 a julho de 2002. n = 280 indivíduos.

Ambiente	<i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i>	<i>H. stigonocarpa</i>
1. Cerrado aberto	8,57	40
2. Mata ciliar - clareira (aberta)	82,8	0
3. Mata ciliar - dossel fechado (fechada)	60	0

**Tabela 7** - Resultado da análise química das amostras de solo coletadas nos tratamentos cerrado aberto, mata aberta e mata fechada do experimento II de crescimento, realizado na Reserva Biológica de Moji-Guaçu.

Elemento	cerrado	mata	mata
	aberto	clareira	fechada
pH (CaCl <sub>2</sub> )	3,9	4,5	4,9
Matéria orgânica (g/dm <sup>3</sup> )	27	10	55
P (res.) (mg/dm <sup>3</sup> )	6	14	18
K (meq/dm <sup>3</sup> )	0,7	1,4	1,6
Ca (meq/dm <sup>3</sup> )	3	33	73
Mg (meq/dm <sup>3</sup> )	3	13	22
Al (meq/dm <sup>3</sup> )	18	8	1
CTC(capacidade de troca catiônica)	78,7	111,4	143,8
V (saturação por bases)	8,6	42,5	67,3
Ca/Mg	1	2,53	3,31
Mg/K	4,28	9,28	13,75

por bases (V), menor capacidade de troca catiônica (CTC) e menor disponibilidade de nutrientes (K, Mg e Ca). Foi superior aos solos de mata na disponibilidade de Al, sendo duas vezes maior do que o solo da mata aberta e 18 vezes maior do que o da mata fechada (Tabela 7).

As medições de comprimento de parte aérea e número de folíolos, realizadas nos meses de janeiro, abril e julho, foram prejudicadas pela alta herbivoria das plântulas por insetos e pela alta mortalidade de plântulas. Assim, o número de plântulas medidas, principalmente nos meses de abril e julho, foi muito pequeno em alguns dos ambientes; por exemplo, no tratamento cerrado aberto, na medição de julho, havia somente 3 plântulas da espécie de mata para serem medidas. Devido a isso, a apresentação desses resultados foi feita graficamente com valores médios ( $\pm$  dp), sem a aplicação de testes estatísticos, de modo a tornar mais claro o padrão de desenvolvimento das espécies nos tratamentos do experimento.

As Figuras 15A e 15B mostram, respectivamente, o comprimento médio da parte aérea e o número médio de folíolos das plântulas sobreviventes das duas espécies em cada medição no cerrado aberto. As plântulas da espécie de cerrado apresentaram baixo investimento na parte aérea, tanto em comprimento quanto em número de folíolos, quando comparadas com as da espécie de mata, mas parecem apresentar um padrão crescente ao longo das medições. Já as plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* têm alto investimento na parte aérea, apresentando médias superiores a 20cm em comprimento de parte aérea nas três medições e número médio de folíolos superior a 6 (Figuras 15A e 15B). Entretanto, no mês de julho, as plântulas desta espécie apresentam uma queda de investimento na parte aérea, provavelmente devido às condições mais restritivas da estação seca no cerrado.

No ambiente de clareira na mata ciliar (tratamento mata aberta), as plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* tiveram um melhor desempenho em termos de crescimento que o observado no cerrado aberto, apresentando um padrão crescente de investimento na parte aérea, chegando a um número médio de folíolos de 16,8 no mês de julho (Figuras 16A e 16B). Este pronunciado aumento no número de folhas durante a estação

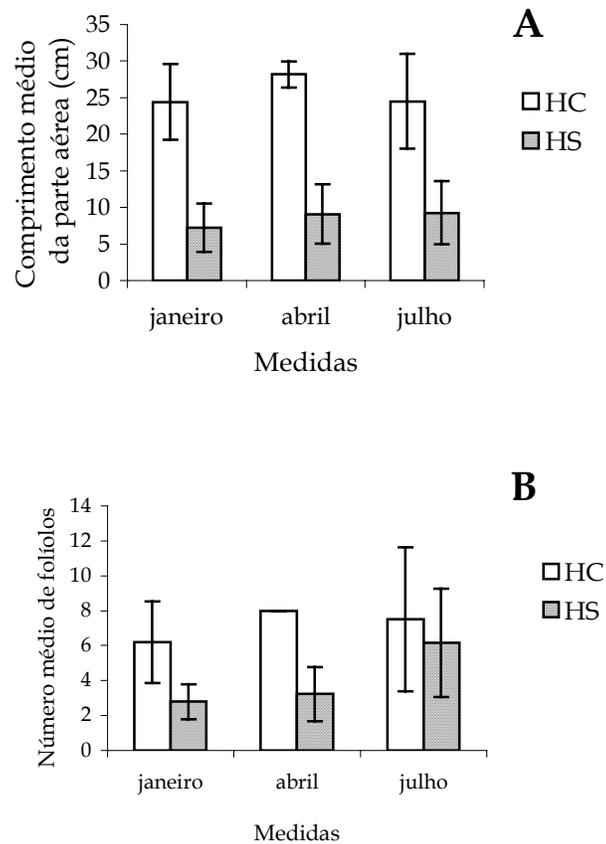
seca pode ser uma consequência da menor radiação luminosa incidente nesta estação, que levaria a um aumento da superfície foliar para absorção de luz e manutenção das taxas fotossintéticas das plântulas. Quando comparada com a espécie de cerrado, mais uma vez a espécie de mata apresentou maior investimento na parte aérea.

Já a espécie de cerrado, assim como no cerrado aberto, apresentou baixo investimento em parte aérea (Figura 16A e 16B), nos meses de janeiro e abril, quando comparada com a espécie de mata. Os resultados de julho não foram considerados, uma vez que não havia nenhuma plântula viva desta espécie no fim do experimento.

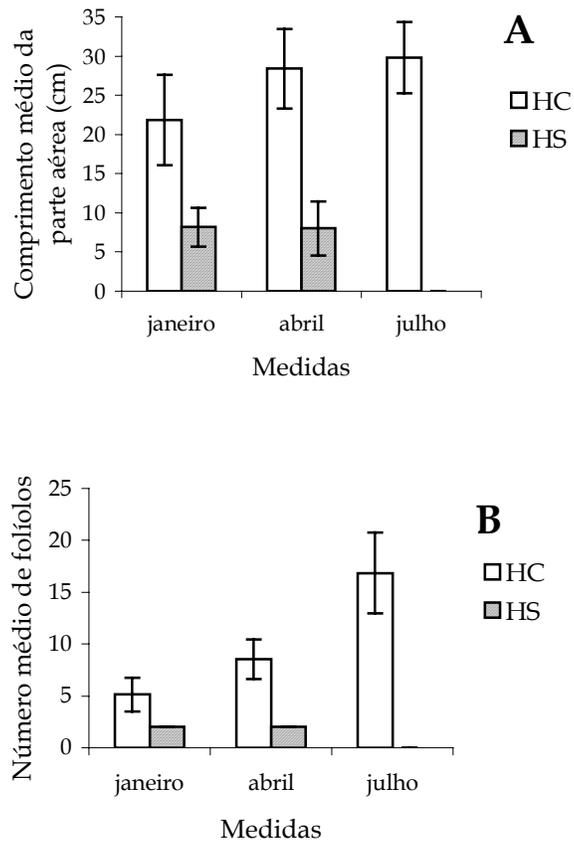
As figuras 17A e 17B mostram o desenvolvimento das plântulas no ambiente de mata com dossel fechado, no qual a incidência de luz é baixa e só se dá por luz difusa e por feixes luminosos (*sunflecks*), que penetram no pequenos espaços entre as copas das árvores e arbustos, até chegar ao solo da mata. Não foi possível a comparação das duas espécies neste tratamento, uma vez que, como já dito anteriormente, a mortalidade de plântulas da espécie de cerrado foi altíssima desde o primeiro mês de experimento, sendo que, nos meses de abril e julho não havia mais plântulas vivas desta espécie.

As plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* apresentaram um padrão pouco variável de investimento na parte aérea em comprimento, chegando ao valor médio de 24,8 no mês de julho (Figura 16A). Já em número de folíolos, houve um aumento significativo entre os meses de janeiro e abril, que foi mantido no mês de julho em um valor médio de 11,58 (Figura 16B).

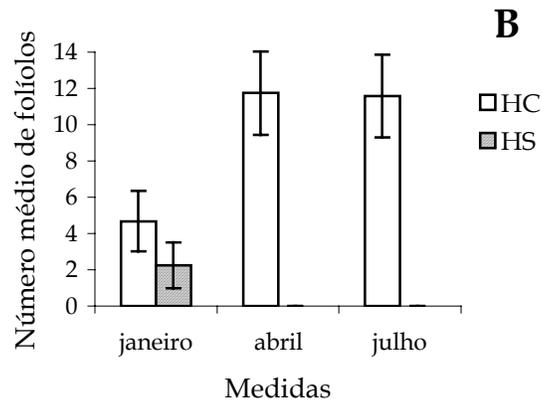
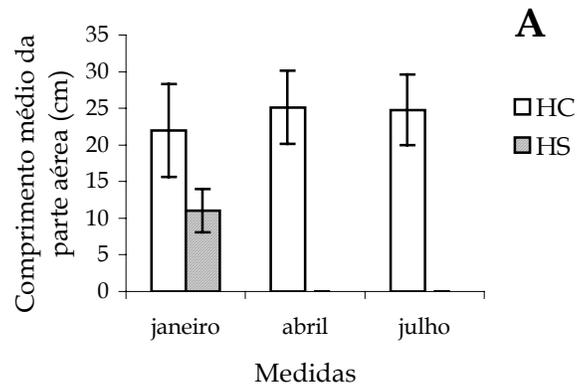
Como observação geral, tem-se que o comprimento das plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* variou pouco em função dos diferentes ambientes; já o número de folíolos foi maior nos ambientes mais sombreados.



**Figura 15** - Comprimento médio da parte aérea (cm) (A) e número médio de folíolos (B) de plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS), colocadas em uma área de cerrado com baixa densidade de cobertura arbórea (cerrado aberto), na Reserva Biológica de Moji Guaçu (Moji-Guaçu - S.P.). As plântulas foram acompanhadas de dezembro de 2001 a julho de 2002 e medidas em janeiro, abril e julho de 2002. As barras verticais representam os desvios das médias. n = 17 indivíduos.



**Figura 16** - Comprimento médio da parte aérea (cm) (A) e número médio de folíolos (B) de plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS), colocadas em uma área de clareira na mata ciliar (mata aberta), na Reserva Biológica de Moji Guaçu (Moji-Guaçu - S.P.). As plântulas foram acompanhadas de dezembro de 2001 a julho de 2002 e medidas em janeiro, abril e julho de 2002. As barras verticais representam os desvios das médias. n = 29 indivíduos.



**Figura 17** - Comprimento médio da parte aérea (cm) (A) e número médio de folíolos (B) de plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS), colocadas em uma área de mata ciliar com dossel fechado (mata fechada), na Reserva Biológica de Moji Guaçu (Moji-Guaçu - S.P.). As plântulas foram acompanhadas de dezembro de 2001 a julho de 2002 e medidas em janeiro, abril e julho de 2002. As barras verticais representam os desvios das médias. n = 21 indivíduos.

### 3.3. Efeito do substrato sobre o crescimento inicial e a alocação de recursos de plântulas das espécies estudadas

Com relação ao número médio de folíolos e à área foliar média, não houve diferença significativa entre os tratamentos em cada espécie – ou seja, entre os tratamentos 1 (mistura de areia e vermiculita e 50% de radiação) e 2 (solo de cerrado e 50% de radiação) para a espécie de cerrado, e entre o 3 (mistura de areia e vermiculita e 25% de radiação) e o 4 (solo de mata e 25% de radiação) para a espécie de mata (Tabela 8).

Comparando-se as duas espécies, fica nítido um maior investimento em folhas da espécie de mata, que alcança um número médio de cerca de 5 folíolos e de aproximadamente 1500cm<sup>2</sup> de área foliar nos tratamentos 3 e 4 (Tabela 8 e Figura 18). Já a espécie de cerrado apresenta número médio de folíolos de 2,5 e 2 e área foliar de 922,15 e 849,75cm<sup>2</sup> nos tratamentos 1 e 2, respectivamente (Tabela 8 e Figura 18).

Com relação à proporção de investimento em massa seca na parte aérea e na parte subterrânea, percebe-se que as duas espécies apresentam uma tendência geral de maior investimento na parte aérea (Tabela 8). Com relação à parte subterrânea, observa-se que a espécie de cerrado apresenta nos tratamentos 1 e 2 valores pouco superiores aos obtidos na espécie de mata nos tratamentos 3 e 4, respectivamente (Tabela 8).

Os valores de massas secas e comprimentos médios total, de parte aérea e de parte subterrânea de cada espécie obtidos entre os diferentes tratamentos são estatisticamente iguais (Tabela 8). Na proporção em comprimento médio total, da parte aérea e da parte subterrânea, as duas espécies também não apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre os dois tratamentos (tratamentos 1 e 2 para *H. stigonocarpa* e tratamentos 3 e 4 para *H. courbaril* var *stilbocarpa* (Tabela 8).

Comparando-se as duas espécies, percebe-se que a espécie de mata apresenta, em média, maior comprimento total e maior proporção do comprimento destinado à parte aérea (Tabela 8). As plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* atingiram 26,35 e 28,63cm de comprimento de parte aérea nos tratamentos 3 e 4, respectivamente, sendo estes valores mais do que duas vezes maiores do que os obtidos em *H. stigonocarpa* nos tratamentos 1

**Tabela 8** - Massa seca média total (g) ( $\pm dp$ ), massa seca média das raízes (g) ( $\pm dp$ ), massa seca média da parte aérea (g) ( $\pm dp$ ), comprimento médio total (cm) ( $\pm dp$ ), comprimento médio das raízes (cm) ( $\pm dp$ ), comprimento médio da parte aérea (cm) ( $\pm dp$ ), número de folíolos ( $\pm dp$ ) e área foliar (cm<sup>2</sup>) ( $\pm dp$ ) de plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS), mantidas desde a germinação até três meses de idade em dois tipos de tratamento cada espécie. Tratamentos de *H. stigonocarpa*: 1 - mistura de areia lavada e vermiculita (1:1), com a adição quinzenal de solução nutritiva de Hoagland e sob 50% da radiação luminosa natural incidente; 2 - solo de cerrado e sob 50% da radiação luminosa natural incidente. Tratamentos de *H. courbaril* var *stilbocarpa*: 3 - mistura de areia lavada e vermiculita (1:1), com a adição quinzenal de solução nutritiva de Hoagland e sob 25% da radiação luminosa natural incidente e; 4 - solo de mata e sob 25% da radiação luminosa natural incidente. A comparação estatística se deu entre tratamentos dentro de cada espécie, e não entre espécies. Valores seguidos pela mesma letra não são estatisticamente diferentes. n = 48 indivíduos.

	HS		HC	
	Tratamento 1	Tratamento 2	Tratamento 3	Tratamento 4
Massa seca média total	1,87 $\pm$ 0,29a	1,78 $\pm$ 0,06a	1,67 $\pm$ 0,005a	1,87 $\pm$ 0,01a
Massa seca média das raízes	0,55 $\pm$ 0,13a	0,4 $\pm$ 0,003a	0,28 $\pm$ 0,001a	0,33 $\pm$ 0,001a
Massa seca média aérea	1,31 $\pm$ 0,05a	1,39 $\pm$ 0,04a	1,4 $\pm$ 0,004a	1,54 $\pm$ 0,008a
Comprimento médio total	30,88 $\pm$ 17,81a	27,6 $\pm$ 18,47a	44,98 $\pm$ 2,17a	47,02 $\pm$ 1,53a
Comprimento médio raízes	19,5 $\pm$ 11,58a	14,25 $\pm$ 8,54a	18,63 $\pm$ 3,36a	18,38 $\pm$ 6,03a
Comprimento médio aéreo	11,38 $\pm$ 4,24a	13,35 $\pm$ 3,64a	26,35 $\pm$ 2,67a	28,63 $\pm$ 5,38a
Número médio de folíolos	2,5 $\pm$ 0,5a	2	4,67 $\pm$ 0,43a	5,33 $\pm$ 0,43a
Área foliar média	922,15 $\pm$ 2103,1a	849,97 $\pm$ 49671,1a	1435,45 $\pm$ 12523,47a	1673,4 $\pm$ 16125,61a

e 2 (11,37 e 13,35cm), respectivamente (Tabela 8).

Já a espécie de cerrado investiu proporcionalmente mais na parte subterrânea do que na parte aérea nos dois tratamentos (Tabela 8). Apesar de o valor obtido para a parte subterrânea no tratamento 2 (14,25cm) ter sido menor do que os encontrados na espécie de mata nos tratamentos 3 e 4 (18,63 e 18,38 cm, respectivamente), este valor ainda foi maior do que o comprimento médio da parte aérea do mesmo tratamento (13,35), mostrando que esta espécie concentra seu crescimento em comprimento na parte subterrânea (Tabela 8).

Ressalta-se que este investimento diferencial das duas espécies em parte aérea e parte subterrânea pode ser resultado das diferentes intensidades luminosas às quais as plântulas foram submetidas no experimento.

Os resultados das análises químicas dos solos utilizados neste experimento (Tabela 9) foram bastante semelhantes aos encontrados com os solos utilizados no experimento realizado no campo. O solo de cerrado também apresentou maior acidez, menor saturação por bases (V), menor capacidade de troca catiônica (CTC), menor disponibilidade de matéria orgânica e de nutrientes (P, K, Ca e Mg e Ca/Mg) e cerca de dez vezes mais alumínio do que o solo de mata (Tabela 9).



**Figura 18** – Plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (esquerda) e *H. stigonocarpa* (direita) com cerca de 3 meses de idade, mantidas no substrato areia/vermiculita (1:1) e em 50% e 75% da radiação incidente, respectivamente (Experimento 3).

**Tabela 9** - Resultado da análise química das amostras de solo utilizadas no experimento III de crescimento. O solo de mata corresponde à amostra de solo coletada no Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (São Paulo, S.P.) e o solo de cerrado, à amostra coletada na Reserva Biológica de Moji Guaçu (Moji Guaçu, S.P.).

Elemento	solo de mata	solo de cerrado
pH (CaCl <sub>2</sub> )	5,2	3,9
Matéria orgânica (g/ dm <sup>3</sup> )	120	29
P (res.) (mg/ dm <sup>3</sup> )	260	14
K (meq/ dm <sup>3</sup> )	10	0,7
Ca (meq/ dm <sup>3</sup> )	89	3
Mg (meq/ dm <sup>3</sup> )	28	2
Al (meq/ dm <sup>3</sup> )	2	21
CTC(capacidade de troca catiônica)	185,8	77,7
V (saturação por bases)	68,7	7,4
Ca/Mg	3,17	1,5
Mg/K	2,8	2,85

#### 4. DISCUSSÃO

##### **Germinação de sementes**

Os resultados de germinação de sementes apresentados evidenciam uma alta porcentagem de germinação das sementes da espécie de mata (*H. courbaril* var *stilbocarpa*), tanto após escarificação química e acondicionamento em caixas com areia (experimentos I e II), quanto após escarificação mecânica e acondicionamento em caixas com papel de filtro, colocadas em câmaras de germinação (experimento III). Parece que os dois métodos de escarificação foram eficientes em danificar o tegumento das sementes, e colocar a parte interna da semente (cotilédones e eixo embrionário) em contato com o meio externo e permitir a germinação.

Em *H. stigonocarpa* (espécie de cerrado), a porcentagem de germinação só foi alta (100%) no método utilizado no experimento III. As baixas porcentagens de germinação observadas nos experimentos I e II poderiam estar relacionadas à perda da viabilidade de sementes desta espécie após armazenamento. Entretanto, esta hipótese parece pouco provável, uma vez que a porcentagem de germinação foi maior no último experimento realizado, depois que as sementes já estavam acondicionadas sob refrigeração a, no mínimo, 6 meses.

Há outras possibilidades de fatores responsáveis pela baixa porcentagem de germinação da espécie de cerrado; são eles: a baixa viabilidade de sementes em algum(ns) dos lotes coletados, baixa eficiência da escarificação química e/ou a alta umidade mantida nas caixas com areia, nas quais as sementes foram colocadas para germinar.

Como não foi realizado nenhum teste de viabilidade antes de se colocar as sementes para germinar, não há esclarecimento sobre a hipótese de baixa viabilidade das sementes. Já a alta umidade mantida nas caixas com areia pode ter sido excessiva para as sementes desta espécie, levando à proliferação de microorganismos (fungos e bactérias), que provocaram o apodrecimento das partes externa e interna das sementes. Há, ainda, a hipótese do processo de escarificação química não ter sido eficiente, uma vez que as sementes de *H.stigonocarpa* apresentaram tegumento mais espesso do que a

das sementes de *H. courbaril* var *stilbocarpa* (Tabela 7). Se isto for verdadeiro, o intervalo de tempo no qual as sementes foram deixadas em ácido sulfúrico pode ter sido insuficiente para danificar o tegumento e colocar a parte interna das sementes em contato com o meio externo, o que possibilitaria a germinação.

Rizzini (1997) afirma que muitos autores acreditam que o banco de sementes de cerrado não é importante no processo de regeneração natural, uma vez que a germinação de sementes é escassa neste ambiente. Entretanto, afirma também que em áreas mais sombreadas, com maior cobertura arbórea e sem a presença de gramíneas, podem ser encontradas plântulas de diversas espécies de cerrado, oriundas de sementes. Postula-se que as condições abióticas predominantes nestes locais (temperaturas mais baixas, maior umidade, maior disponibilidade de matéria orgânica no solo) podem ser favoráveis no processo de germinação e sobrevivência das plântulas.

### **Cotilédones X Eixos embrionários**

Apesar dos cotilédones representarem a maior parte da massa seca das sementes das duas espécies, a proporção de cotilédones em relação ao eixo embrionário é maior na espécie de mata (Tabela 5); ou seja, a espécie de mata apresenta mais reservas nas sementes, enquanto a de cerrado apresenta plântulas maiores desde a protrusão da radícula.

Segundo Santos (2002), compostos de reserva são mais importantes para o desenvolvimento de plântulas sob baixos níveis de radiação. Logo, espera-se que uma espécie característica de ambientes florestais, como *H. courbaril* var *stilbocarpa*, na qual o estabelecimento de suas plântulas ocorre no interior da mata, sob baixa luminosidade, tenha uma grande quantidade de reservas, como foi observado.

Após a emergência das plântulas, as da espécie de cerrado foram maiores e apresentaram folhas mais coriáceas do que as da espécie de mata. Esta pode ser uma resposta adaptativa da espécie para um ambiente com alto grau de predação de plântulas, temperaturas altas e alta radiação incidente, no qual folhas com cutículas mais espessas e com estrutura morfológicamente mais resistente são menos danificadas por predação e, ao mesmo tempo, estão mais protegidas contra perda de água excessiva.

Logo, conclui-se que as diferenças observadas em peso seco médio de cotilédones e eixos embrionários entre as duas espécies podem ser entendidas como respostas ao habitat natural de cada uma.

Os cotilédones de *H. courbaril var stilbocarpa* contêm altas proporções de proteínas e oligossacarídeos da série rafinose, que são importantes como fontes de N e C (respectivamente) nos processos de germinação das sementes e emergência das plântulas (Tiné, 1997). O xiloglucano (polissacarídeo de reserva) passa a ser uma importante fonte de reserva de C a partir do início do desenvolvimento dos eófilos (Tiné, 1997).

Tiné *et al* (2000) observaram que em *H. courbaril var stilbocarpa*, a mobilização do xiloglucano (composto de reserva) ocorre entre 35 e 55 dias após a emergência das plântulas, começando quando os eófilos se tornam visíveis entre os cotilédones (30 dias após a germinação) e seguido por uma drástica queda na massa seca dos cotilédones. Tiné *et al* (2000) descreveram também que o desenvolvimento inicial de *H. courbaril var stilbocarpa* é suportado principalmente pela mobilização deste composto de reserva.

Após a germinação, a fase no início do desenvolvimento na qual as plântulas dependem principalmente dos compostos de reserva das sementes para o crescimento, é chamada de fase heterotrófica. Com o fim das reservas, as plântulas entram na fase chamada de autotrófica, na qual sua fonte de energia passam a ser os açúcares produzidos na fotossíntese. Segundo Santos (2002), em *H. courbaril var stilbocarpa*, há uma sobreposição de 30 a 45 dias na transição entre a fase autotrófica e a fase heterotrófica. Entretanto, no experimento I, observou-se que as plântulas das duas espécies perdem seus cotilédones cerca de 30 dias após a germinação; ou seja, após este período, todas as reservas já haviam sido mobilizadas dos cotilédones e as plântulas começariam a depender da eficiência do seu aparelho fotossintético na produção de energia para o seu crescimento e desenvolvimento.

Santos (2002) demonstrou que a degradação e a mobilização do xiloglucano dos cotilédones da espécie de mata são promovidos pelos níveis de auxina no cotilédones. Os níveis de auxina, por sua vez, são mediados pela intensidade e/ou qualidade de luz disponível no ambiente (Santos, 2002). Sendo assim, sob baixa radiação, há menos

transporte de auxina para os cotilédones, o que diminui a mobilização de xiloglucano e aumenta o tempo de permanência dos cotilédones nas plântulas. Já sob alta radiação, a mobilização de xiloglucano é mais intensa, e os cotilédones permanecem por menos tempo nas plântulas. Como no referido experimento as plântulas das duas espécies foram mantidas sob alta radiação (Tabela 2), os efeitos da alta intensidade luminosa na produção e na mobilização de auxina parecem ter sido efetivos na espécie de mata, no sentido de rápido consumo das reservas das sementes e antecipação do estabelecimento fotossintético nesses indivíduos.

Apesar de não haver nenhum estudo sobre a mobilização de reservas e o tempo de permanência dos cotilédones nas plântulas de *H. stigonocarpa*, esperava-se que elas mantivessem os cotilédones por um período maior do que o descrito para *H. courbaril* var *stilbocarpa*, uma vez que se tem em literatura que plântulas de espécies de cerrado mantêm os cotilédones por um longo tempo (Sasaki & Felipe, 1992).

Segundo Sasaki & Felipe (1992), a grande dependência dos cotilédones no início do desenvolvimento seria decorrente das condições de deficiência hídrica nas camadas superficiais do solo e da deficiência de nutrientes características do cerrado, que podem limitar a emergência da parte aérea das plântulas e a realização da fotossíntese, fazendo com que as plântulas fiquem dependentes das reservas dos cotilédones por mais tempo. Plântulas de *Dalbergia miscolobium*, por exemplo, mantêm seus cotilédones por pelo menos 2 meses e meio após a germinação (Sasaki & Felipe, 1992).

Entretanto, as condições hídricas mantidas nesse experimento não podem ser equiparadas àquelas encontradas em áreas naturais de cerrado, uma vez que, durante todo o experimento, as plantas foram regadas diariamente, não havendo déficit hídrico. Logo, conclui-se que as melhores condições hídricas nas quais as plântulas da espécie de cerrado foram mantidas no experimento levaram a uma mobilização mais rápida das reservas das sementes e, conseqüentemente, a antecipação do estabelecimento fotossintético.

## **Alocação de recursos**

A espécie de mata (*H. courbaril* var *stilbocarpa*) alocou mais recursos para a parte aérea, enquanto a espécie de cerrado alocou mais para as raízes em todos os três experimentos. Entretanto, existem resultados de crescimento contrastantes entre os experimentos, devido a fatores que serão discutidos adiante.

Como mencionado anteriormente, uma característica marcante das espécies arbóreas das comunidades savânicas é o crescimento muito intenso da raiz em relação à parte aérea (Arasaki & Felipe, 1990; Paulilo, 1991; Godoy & Felipe, 1992), assim como acontece em espécies de outros ambientes considerados estressantes (Grime & Hunt, 1975; Grime, 1977; 1979; Chapin, 1980; Crick & Grime, 1987). Acredita-se que, quando os nutrientes são escassos, as espécies reduzem sua taxa de crescimento e aumentam a alocação de biomassa para as raízes, sendo este um mecanismo de adquirir recursos através de ajustes de plasticidade morfológica (Huante *et al*, 1995).

Muitos autores atribuem este alto investimento em parte subterrânea à deficiência hídrica nas camadas superficiais do solo e/ou à baixa fertilidade características dos solos de cerrado. Raízes maiores possibilitariam uma maior superfície para absorção de nutrientes e que sejam alcançadas as camadas mais profundas do solo, nas quais, acredita-se, não existe déficit hídrico.

Segundo Reatto *et al* (1998), a fertilidade dos solos é inferida principalmente da saturação de bases (V), da capacidade de troca catiônica (CTC), da saturação por alumínio e do grau de acidez (pH). Os resultados obtidos nas análises dos solos de mata e de cerrado utilizados são contraditórios entre os três experimentos em alguns dos parâmetros. Nos experimentos II e III, os solos coletados em florestas apresentaram maior quantidade de matéria orgânica, maiores valores de saturação por bases e de capacidade de troca catiônica e maior concentração da maioria dos nutrientes, tendo os solos de cerrado maior grau de acidez e maior concentração de alumínio. Já no experimento I, observou-se que estes resultados foram invertidos entre os solos de mata e de cerrado (por exemplo, o solo de mata apresentou pH mais baixo).

Segundo diversos autores, tais como Godbold *et al* (1988), os solos dos cerrados são extremamente ácidos e pobres em nutrientes, e a alta concentração de alumínio

encontrada nestes solos é a principal causa da acidez (Goodland, 1971). Conclui-se que o que pode ser generalizado para os solos de mata e de cerrado é o que foi encontrado nos experimentos II e III, uma vez que este padrão se repetiu nos dois experimentos e parece ser mais condizente com as condições naturais nos dois tipos de formação.

Para Bloom *et al* (1985), espécies características de ambientes pobres em recursos tendem a ser menos plásticas no padrão de alocação. Logo, a alta razão raiz/parte aérea característica dessas plantas sofreria poucas alterações em resposta a variações no ambiente. Entretanto, ao longo do experimento I, houve um padrão de crescimento ascendente em comprimento e em massa seca médios da parte subterrânea em *H. stigonocarpa*, com exceção de uma queda no valor de massa seca, observada no mês 4 (julho). Esta queda era esperada, uma vez que o mês de julho é o mais restritivo da estação seca, devido às baixas temperaturas e à condição de seca nas camadas superficiais do solo. Como resposta a estas condições, plantas adultas de espécies arbóreas características de cerrados têm perda total ou parcial das folhas, o que representa uma queda de investimento na parte aérea. Em *H. stigonocarpa*, parece que a queda aconteceu em prol de um aumento na parte aérea observada no mesmo mês de julho.

Borchert (1973) desenvolveu um modelo para explicar o crescimento de espécies arbóreas, relacionando o padrão de crescimento da parte aérea e da parte subterrânea. Segundo o autor, podem ocorrer pausas no crescimento do caule e das folhas em função do aumento do investimento nas raízes, e vice-versa, de forma que a planta atinja um equilíbrio funcional entre parte aérea e parte subterrânea. Este equilíbrio funcional estaria relacionado a características intrínsecas de cada espécie e a variações nas condições ambientais. Sendo assim, acredita-se que a mudança no padrão de alocação observada na espécie de cerrado no mês de julho esteja relacionada à lei do equilíbrio funcional.

Ainda com relação ao comprimento e à massa seca da parte subterrânea, percebe-se que as plântulas da espécie de cerrado têm um grande aumento nos dois parâmetros nos dois últimos meses de experimento. Nota-se que a diferença entre parte aérea e parte subterrânea torna-se cada vez maior a medida que as plântulas vão se

desenvolvendo, em função de um grande crescimento da parte subterrânea. Isto já foi observado em outras espécies de cerrado, tanto em condições de campo como em casa de vegetação (Arasaki & Felipe, 1990; Godoy & Felipe, 1992). Como as plântulas foram acompanhadas por somente 6 meses, não foi possível determinar se este padrão se mantém e por quanto tempo.

Rizzini (1965) encontrou em *H. stigonocarpa* uma maior alocação de biomassa para as raízes até, pelo menos, o primeiro ano de vida; não se pode, contudo, afirmar como varia esta alocação no intervalo de 6 aos 12 meses de vida.

Foi verificado um maior investimento da espécie de mata em parte aérea, tanto em comprimento quanto em massa seca, sendo mais evidente a diferença entre as duas espécies no comprimento da parte aérea. Acredita-se que espécies de ambientes sombreados aloquem mais biomassa para a parte aérea (Givnish, 1988; Kitajima, 1994). Tal característica é considerada vantajosa por aumentar a proporção fotossíntese/respiração na planta inteira, contribuindo para a manutenção de um balanço positivo de carbono e a otimização de crescimento sob estas condições (Silvestrini, 2000).

Como as matas em geral têm maior cobertura arbórea do que os cerrados, já se esperava que *H. courbaril* var *stilbocarpa* investisse mais em parte aérea. É interessante perceber que esta característica foi pronunciada desde o início do desenvolvimento, na fase de plântula, e mesmo quando as plantas foram mantidas sob alta radiação e em solo considerado relativamente pobre.

Parece que a resposta das plantas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* a condições de alta radiação foi o amarelecimento das folhas (Figura 19), provavelmente devido ao excesso de luz, provocando fotoinibição. Segundo Garwood (1995), espécies que são menos plásticas morfológicamente na fase de plântula, devem ser mais plásticas fisiologicamente, ou restritas a ambientes menos favoráveis.

Santos (2002) demonstrou que em *H. courbaril* var *stilbocarpa*, em baixos níveis de radiação, as reservas dos cotilédones contribuem principalmente para o crescimento da parte aérea (70% do carbono é destinado à parte aérea) e que depois que ocorre o estabe-



**Figura 19** - Plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* mantidas no cerrado aberto (esquerda) e na mata fechada (direita), na Reserva Biológica de Moji Guaçu. Notar o amarelecimento das folhas das plântulas mantidas no cerrado aberto.

lecimento fotossintético, a maior parte dos fotoassimilados é direcionada para o crescimento das raízes

Já para a espécie de cerrado, não há nenhum estudo que demonstre mudanças na alocação de recursos energéticos e a transição entre o fim da mobilização das reservas das sementes e o estabelecimento fotossintético. Sugere-se que o máximo de crescimento da parte subterrânea nos dois últimos meses de experimento (agosto e setembro), subsequente ao maior investimento na parte aérea em julho, podem estar relacionados a esta fase de transição.

### **TCR e TAL**

As duas espécies apresentam TCR muito semelhantes no experimento todo (30 a 180 dias). Estes resultados também foram encontrados por Hoffmann & Franco (2003), no qual durante os 150 primeiros dias de experimento não encontraram diferença entre as taxas de crescimento relativo de nove pares de espécies vicariantes de mata e de cerrado. Os autores acreditam que este e outros parâmetros se mantiveram bem conservados entre pares de espécies congênicas, pelo menos na fase de plântula.

A oscilação na taxa de crescimento relativo das duas espécies, intercalando-se e substituindo-se em valores maiores e menores em cada mês, também foi observada na taxa de assimilação líquida (TAL). A TAL está relacionada ao balanço entre o carbono ganho na fotossíntese e o carbono usado na respiração (Lambers *et al*, 1998). Analisando-se esses resultados, conclui-se que as duas espécies, além de apresentarem alocação diferencial de biomassa entre parte aérea e parte subterrânea, diferenciam-se também nas estratégias de desenvolvimento na fase de plântula, uma vez que esses dois parâmetros calculados (TCR e TAL) estão relacionados às estratégias gerais das espécies de resposta às condições do ambiente.

Santos (2002) observou que após o período de mobilização do xiloglucano, as plântulas da espécie de mata tiveram uma queda na taxa de crescimento relativo. Os resultados encontrados podem também estar relacionados à transição entre a mobilização das reservas dos cotilédones e o estabelecimento fotossintético.

Tem-se ainda que as duas espécies, apesar de apresentarem diferentes estratégias para crescimento ao longo do experimento, apresentam valores médios de massa seca total (Figura 6C) e comprimento total (Figura 8C) estatisticamente iguais no fim do experimento (6 meses) e, como já dito, valores muito próximos de TCR entre 30 e 180 dias. Concluí-se, pois, que as plântulas das duas espécies atingem o mesmo crescimento total no fim do experimento, não havendo a superioridade esperada de *H. courbaril* var *stilbocarpa* sobre *H. stigonocarpa*.

### **Crescimento em condições naturais e em condições experimentais definidas**

Resultados de alocação em parte aérea e parte subterrânea também foram obtidos no experimento III, e de investimento em parte aérea foram observados no experimento II. Como as plântulas foram mantidas sob condições muito diferentes (solo, luz, temperatura, etc), não se pôde realizar comparações estatísticas entre os dados obtidos nos três experimentos. Dessa forma, a análise foi feita no sentido de comparações gerais de desenvolvimento de plântulas em condições naturais e em condições artificiais e, em parte, controladas.

Outro problema encontrado para a análise dos resultados dos experimentos II e III foi o pequeno número de plantas medidas. No experimento realizado em São Paulo (experimento III), houve uma alta mortalidade de plântulas. No experimento realizado no campo (experimento II), também a alta mortalidade de plântulas ao longo do experimento, principalmente da espécie de cerrado, impediu que o crescimento de todas as plântulas fosse acompanhado e houvesse comparação entre as duas espécies. Além disso, neste experimento não foi possível comparar o padrão de alocação de biomassa entre as espécies, nem o crescimento total das plântulas, uma vez que isso levaria à morte das mesmas, impedindo o acompanhamento da sobrevivência.

Analisando-se os dados de temperaturas máxima e mínima, umidade relativa média e pluviosidade média obtidos no experimento II, realizado na Reserva Biológica de Moji-Guaçu (Figura 3), fica claramente caracterizada uma estação na qual as temperaturas, a umidade relativa e a pluviosidade são mais baixas. Esta estação, chamada de estação seca, é caracterizada por apresentar condições desfavoráveis ao

crescimento de plantas. Como estes são dados de toda a reserva, tanto as plantas das áreas de mata quanto as das áreas de cerrado foram mantidas nessas condições. A diferença é que estas condições são mais restritivas em um ambiente aberto, como o cerrado, do que em ambientes com maior cobertura arbórea, como são as florestas, uma vez que maior cobertura ameniza as condições microclimáticas – propicia, por exemplo, temperaturas mais baixas. Logo, considera-se que as condições da estação seca são mais restritivas no cerrado.

Os resultados de sobrevivência obtidos no experimento II demonstram claramente que o ambiente mais propício para o crescimento e estabelecimento de plântulas da espécie de *H. stigonocarpa* é o cerrado aberto. Este foi o único ambiente no qual encontrou-se plântulas vivas da espécie até o fim do experimento. Esta espécie teve porcentagem de sobrevivência no cerrado aberto quase cinco vezes maior do que a da espécie de mata no cerrado. Além disso, a queda no crescimento observada na espécie de mata no início da estação seca não foi observada na espécie de cerrado. Estes resultados mostram que *H. stigonocarpa* tem maior sucesso de estabelecimento e crescimento no cerrado aberto.

A baixa tolerância à sombra em espécies de cerrado poderia explicar a escassez de indivíduos destas espécies em florestas maduras, nas quais a densidade do fluxo de fótons no sub-bosque é baixíssima (Hoffmann & Franco, 2003). Da mesma forma, acredita-se que os fatores mais críticos na determinação da falta de sucesso de espécies florestais no cerrado seriam o estresse hídrico, a baixa disponibilidade de nutrientes e a alta frequência de incêndios (Hoffmann & Franco, 2003).

Como houve plântulas vivas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* nos três ambientes até o fim do experimento, considera-se esta espécie mais plástica do que a de cerrado, que só manteve plântulas vivas no cerrado, seu ambiente natural. Pelos resultados de crescimento obtidos, compreende-se, também, que o ambiente de clareira de mata é o mais propício para o estabelecimento de plântulas da espécie de mata.

Uma vez que esta espécie é classificada como climática no modelo de sucessão florestal (Rodrigues, 1995), esperava-se que as melhores condições para o crescimento de suas plântulas fossem oferecidas na mata fechada, onde a incidência de luz se dá de

forma difusa, que penetra pelas camadas de cobertura arbórea e arbustiva. Espécies climácicas são aquelas que podem germinar e se estabelecer sob o dossel, tolerando o sombreamento imposto nestas condições (Swaine & Whitmore, 1988; Whitmore, 1989).

Entretanto, esta espécie apresentou maior sobrevivência, maior comprimento da parte aérea e maior número de folíolos na clareira de mata, onde, durante parte do dia, dependendo da posição do sol e das copas das árvores vizinhas, pode haver exposição à luz direta.

De acordo com Whitmore (1989), a classificação de uma espécie em um grupo ou em outro deve ser baseada principalmente no conhecimento da ecologia de suas sementes e plântulas. Parece que *H. courbaril var stilbocarpa* encaixa-se bem na definição de espécie climácica em algumas características, tais como crescimento lento, mas não em outras, como baixa tolerância à alta radiação luminosa.

Segundo Whitmore (1996), esta classificação ainda é insuficiente para descrever toda a diversidade de respostas biológicas existentes. De fato, parece que a amplitude de respostas de espécies arbóreas que compõem os diferentes estratos do gradiente vertical de formações florestais é muito maior do que é descrito para os grupos ecológicos. Dessa forma, sugere-se que o mais adequado seria uma revisão da classificação de grupos ecológicos que há muito vem sendo aceita (pioneiras vs. climácicas), considerando-se a capacidade de tolerância e de plasticidade de espécies florestais em relação à luz, para que sejam determinados grupos condizentes com a diversidade tropical.

Santos (2002) mostrou que plântulas de *H. courbaril var stilbocarpa* mantidas em um ambiente florestal mobilizaram mais lentamente os compostos de reserva dos cotilédones para o eixo embrionário, do que outras mantidas em casa de vegetação, sob maiores intensidades de luz. Outro resultado obtido no mesmo trabalho foi que houve um pequeno efeito na sobrevivência quando essas plântulas foram destituídas de seus cotilédones no início do desenvolvimento e mantidas na mata. As plântulas sem cotilédones tiveram o crescimento mais lento do que as permaneceram com suas reservas. Este estudo concluiu que o xiloglucano atua como “capacitor” no estabelecimento de plântulas de *H. courbaril var stilbocarpa* no seu habitat natural; ou

seja, o xiloglucano atua como armazenador de energia, que, quando disponibilizada, possibilita às plântulas dessa espécie se estabelecerem em ambientes sombreados. Como já mostrado, há um sincronismo entre a disponibilidade de luz, o transporte de auxina e o controle da degradação de reservas das sementes, o que confere maior eficiência no uso das reservas, aumentando a chance de sobrevivência das plântulas dessa espécie sob o dossel.

São necessários mais estudos sobre aspectos da ecologia de estabelecimento das duas espécies sob diferentes condições em formações vegetais naturais. São importantes também estudos sobre sua chegada e estabelecimento naturais e artificiais (plantios) em ambientes degradados, para se contextualizar a amplitude de tolerância das espécies e saber qual a sua potencialidade de ocupação em áreas em processo de revegetação.

Em uma comparação geral das duas espécies, o resultado de maior investimento da espécie de mata em parte aérea já havia sido notado nos experimentos I e II, e é condizente com o que é descrito em literatura. Além disso, suas plântulas foram superiores às de cerrado em comprimento total, mostrando um grande investimento desta espécie em altura, principalmente devido ao direcionamento das reservas para o crescimento da parte aérea no início do desenvolvimento, como já comentado (Santos, 2002).

Em geral, *H. stigonocarpa* investiu menos em parte aérea do que a espécie de mata e mais no comprimento da raiz principal, quando comparado com o investimento em massa. Isso mostra que esta espécie apresentou raízes finas, de pequeno diâmetro e grande comprimento. Este maior investimento em crescimento em detrimento da massa seca das raízes também encontrado em Arasaki & Felipe (1990). Neste mesmo trabalho, os autores propõem que as raízes de muitas espécies de plantas dos cerrados alcançam camadas bastante profundas do solo, chegando, em alguns casos, ao lençol freático, como estratégia de reduzir os efeitos do déficit hídrico durante a estação seca.

Conclui-se que plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* e *H. stigonocarpa*, duas espécies vicariantes de formações florestais e de cerrados brasileiros, respectivamente, apresentam alocações diferenciais de recursos entre parte aérea e raízes. A espécie florestal aloca mais em massa e em comprimento para a parte aérea e a

espécie de cerrado, para as raízes. Acredita-se que estas características apresentadas no desenvolvimento inicial são respostas às condições do ambiente de cada uma, estando relacionadas ao surgimento e diferenciação das espécies de um mesmo ancestral. Dessa forma, cada espécie parece estar bem adaptada às condições do seu habitat natural, não conseguindo se estabelecer no ambiente da outra e vice-versa.

## 5. BIBLIOGRAFIA

ALVIM, P. T. & ARAÚJO, N. A. 1952. El suelo como factor ecológico en el desarrollo de la vegetación en el centro-oeste del Brasil. *Turrialba*, 2: 153-160

ARASAKI F. R. & FELIPPE, 1990. Crescimento inicial de *Kielmeyera coriacea*. *Ciência e Cultura*, 42(9): 715-720.

BAZZAZ, F. A. 1996. *Plants in changing environments - linking physiological, population and community ecology*. Cambridge University Press.

BLOOM, A. J.; CHAPIN, F. S. & MOONEY, H. A. 1985. Resource limitation in plants - an economic analogy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 363-392.

BORCHERT, R. 1973. Simulation of rhythmic tree growth under constant conditions. *Physiol. Plant*, 29: 173-180.

CAMPBELL, B. D. & GRIME, J. P. 1989. A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment. *New Phytologist*, 112: 261-267.

CHAPIN, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 233-260.

CHAPIN, F. S.; BLOOM, A. J.; FIELD, C. B. & WARING, R. H. 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *Bioscience*, 37: 49-57.

CHAPIN, F. S.; AUTUMN, K. & PUGNAIRE, F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, 142(supl.): S78-S92.

CRICK, J. C. & GRIME, J. P. 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytol.*, 107: 403-414.

FELFILI, J. M.; HILGBERT, L. F.; FRANCO, A. C.; SOUSA-SILVA, J. C. RESENDE, A. V. & NOGUEIRA, M. V. P. 1999. Comportamento de plântulas de *Sclerolobium paniculatum* Vog. var. *rubiginosum* (Tul.) Benth. sob diferentes níveis de sombreamento, em viveiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 22(2)(spl.): 297-301.

FRANCO, A. C. 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology*, 136: 69-76.

FROST, P.; MEDINA, E., MENAUT, J-C; SOLBRIG, O.; SWIFT, M. & WALKER, B. 1986. Responses of savannas to stress and disturbance. *Biology International*, Special Issue, 10: 1-82.

GARNIER, E. 1991. Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 6:126-131.

GARWOOD, N. C. 1995. Functional morphology of tropical tree seedlings. In: Swaine, M. D., Alexander, I. J. & Hadley, M. (eds.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Paris: UNESCO and Carnforth, UK: Parthenon.

GIVNISH, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a Whole Plant Perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15: 63-92.

GODBOLD, D. L.; FRITZ, E. & HUTTERMANN, A. 1988. Aluminum toxicity and forest decline. *Ecology*, 85: 3888-3892.

GODOY, S. M. A. & FELIPPE, G. M. 1992. Crescimento inicial de *Qualea cordata*, uma árvore dos cerrados. *Revta. Bras. Bot.*, 15 (1): 23-30.

GOODLAND, R. 1971. Oligotrofismo e alumínio no cerrado. In: Ferri, M. G. (Ed.). *III Simpósio sobre o cerrado*. EDUSP, São Paulo.

GRIME, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111: 1169-1194.

GRIME, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons.

GRIME, J. P. & HUNT, R. 1975. Relative growth-rate: Its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology*, 63: 393-422.

HOAGLAND, D. R. & ARNON, D. I. 1938. The water-culture method for growing plants without soil. *Agricultural Experiment Station Circular*. Univ. Calif. Agric. Expt. Stn. Circ. 347.

HOFFMANN, W.A. 1996. The effect of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology*, 84: 383-393.

HOFFMANN, W. A. 2000. Post-establishment seedling success in the Brazilian cerrado: a comparison of savanna and forest species. *Biotropica*, 32 (1): 62-69.

HOFFMANN, W. A. & FRANCO, A. C. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically-independent contrasts. *Journal of Ecology*, 91: 475-484.

HUANTE, P.; RINCÓN, E. & ACOSTA, I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology*, 9: 849-858.

HUNT, R. 1982. *Plant growth curves – The functional approach to plant growth analysis*. Edward Arnold, London. 248 p.

KANEGAE, M. F.; BRAZ, V. S. & FRANCO, A. C. 2000. Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica*, 23(4): 459-468.

KELLMAN, M. 1979. Soil enrichment by neotropical savanna trees. *Journal of Ecology*, 67: 565-577.

KELLMAN, M. & MIYANISHI, K. 1982. Forest seedling establishment in Neotropical savannas: observations and experiments in the Mountain Pine Ridge savanna, Belize. *Journal of Biogeography*, 9: 193-206.

KITAJIMA, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98:419-428.

LAMBERS, H. & POORTER, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in ecological research*, 23: 187-261.

LAMBERS, H., CHAPIN III, F. S. & PONS, T. J. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag New York Inc.

LEWINSOHN, T.M. 1980. *Predação de sementes em Hymenaea (Leguminosae: Caesalpinioideae): aspectos ecológicos e evolutivos*. Tese de mestrado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

LORENZI, H. 1998. *Árvores brasileiras – Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil* – vol.1. 2 ed. Editora Plantarum, Nova Odessa, São Paulo. 352 p.

LORTIE, C. J. & AARSSSEN, L. W. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *Int. J. Plant Sci.*, 157(4): 484-487.

MANTOVANI, W. 1983. *Composição e similaridade florística, fenologia e espectro biológico do cerrado da Reserva Biológica de Moji-Guaçu, estado de São Paulo*. Tese de Mestrado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

NARDOTO, G. B.; SOUZA, M. P. & FRANCO, A. C. 1998. Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos do stress hídrico e sombreamento. *Revista Brasileira de Botânica*, 21(3): 313-319.

OLIVEIRA, P. E. & SILVA, J. C. S. 1993. Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 67-79.

PAULILO, M. T. S. 1991. *Qualea grandiflora*: crescimento inicial e crescimento foliar em árvores. Tese de doutorado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

REATTO, A.; CORREIA, J. R. & SPERA, S. T. 1998. Solos do Bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: SANO, S.M. & ALMEIDA, S.P. (editores). *Cerrado: ambiente e flora*. Cap.3. Embrapa, Planaltina, DF.

RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 1998. Fisionomias do bioma cerrado In: SANO, S.M. & ALMEIDA, S.P. (editores). *Cerrado: ambiente e flora*. Cap.3. Embrapa, Planaltina, DF.

RIZZINI, C. T. 1965. Experimental studies on seedlings development of cerrado woody plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 52(3): 410-426.

RIZZINI, C.T. 1997. *Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. 2 ed. Âmbito Cultural Edições Ltda, Rio de Janeiro, R.J.. 747p.

RODRIGUES, R. R. 1995. A sucessão florestal. In: Morellato, L. P. C. & Leitão-Filho, H. F. *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp, Campinas, SP.

SANTOS, H. P. 2002. *Importância ecofisiológica da reserva de xiloglucano e o controle de sua mobilização em cotilédones de Hymenaea courbaril L.* Tese de doutorado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

SASSAKI, R. M. & FELIPPE, G. M. 1992. Remoção dos cotilédones e desenvolvimento inicial de *Dalbergia miscolobium*. *Revta. Bras. Bot.*, 15 (1): 5-16.

SHIPLEY, B. & KEDDY, P.A. 1988. The relationship between relative growth rate and sensitivity to nutrient stress in twenty-eight species of emergent macrophytes. *Journal of Ecology*, 76: 1101-1110.

SILVESTRINI, M. 2000. *Fotossíntese e acúmulo de biomassa em plantas jovens de duas espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos (pioneira X climácica) de uma floresta estacional semidecidual.* Tese de mestrado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

SWAINE, M. D. & WHITMORE, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75: 81-86.

TINÉ, M.A.S. 1997. *Mobilização de xiloglucano de reserva de sementes de Hymenaea courbaril L.* Tese de mestrado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

TINÉ, M.A.S.; CORTELAZZO, A.L. & BUCKERIDGE, M. S. 2000. Xyloglucan mobilisation in cotyledons of developing panflets of *Hymenaea courbaril L.* (Leguminosae – Caesalpinioideae). *Plant Science*, 154:117-126.

WHITMORE, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of the forests trees. *Ecology*, 70(3): 536-538.

WHITMORE, T. C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. In: Swaine, M. D., Alexander, I. J. & Hadley, M. (eds.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Paris: UNESCO and Carnforth, UK: Parthenon.

WRIGHT, I. J. & WESTOBY, M. 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and traits shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology*, 87: 85-97.

## Capítulo II

Desempenho fotossintético de plântulas das espécies *Hymenaea courbaril* var *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Lang. (jatobá) e *Hymenaea stigonocarpa* Mart. (jatobá-do-cerrado) (Leguminosae - Caesalpinioideae)

## 1. INTRODUÇÃO

De acordo com Chapin *et al* (1993), o conjunto de características relacionadas à fotossíntese evoluiu ou foi ecologicamente selecionado em resposta a gradientes de estresses ambientais. Dessa forma, a taxa fotossintética pode ser considerada uma característica plástica (Grant, 1985 *apud* Silvestrini, 2000), ou seja, pode haver diferentes respostas fenotípicas relacionadas à fotossíntese de um mesmo genótipo, em resposta às condições ambientais.

Silvestrini (2000) evidencia que o grau de plasticidade das espécies pode variar de acordo com as intensidades de radiação a que as plantas foram submetidas durante o crescimento. Franco & Lüttge (2002) afirmam, ainda, que a adaptação de plantas a mudanças nos níveis de radiação ocorre para otimizar e preservar o funcionamento do aparelho fotossintético.

Em ambientes nos quais as espécies estão sujeitas a variações nas condições de luminosidade, temperatura e umidade, acredita-se que existam graus variáveis de plasticidade fotossintética (Silvestrini, 2000). Postula-se que plantas que ocorrem em ambientes sombreados, não são capazes de apresentar altas taxas fotossintéticas, estando eficientemente adaptadas à baixas intensidades luminosas (Boardman, 1977). Já plantas que crescem sob altas intensidades luminosas, teriam alta capacidade fotossintética e, sob baixa luminosidade, apresentariam taxas fotossintéticas mais baixas do que plantas adaptadas ao sombreamento (Boardman, 1977).

O termo aclimação é utilizado para designar um caso especial de plasticidade e pode ser definido como o processo pelo qual mudanças fisiológicas e/ou morfológicas relacionadas aumentam a capacidade de ganho de carbono das plantas, quando estas são submetidas a alterações de condições ambientais (Garwood, 1995; Silvestrini, 2000).

Um dos fatores morfológicos responsáveis pela diferenciação no desempenho fotossintético das espécies, e que pode sofrer mudanças no processo de aclimação, é o conteúdo de clorofila e pigmentos acessórios das suas folhas (Givnish, 1988). O conteúdo de cada um desses pigmentos nas folhas pode fornecer informações importantes sobre o tipo de luz (cor) absorvido e a atividade desses pigmentos em relação à intensidade luminosa no ambiente (Givnish, 1988).

A concentração de clorofila nas folhas das plantas não é constante; quando as folhas de uma planta mantida sob baixa radiação luminosa são expostas a alta irradiância, ocorre fotoinibição da fotossíntese (Oberbauer & Strain, 1985), bem como alterações anatômicas e qualitativas de suas constituintes (Lambers & Poorter, 1992; Waller, 1986).

De modo geral, Boardman (1977) sugeriu que folhas cultivadas sob baixas intensidades de luz apresentam mais clorofila por unidade de peso ou unidade de volume da folha, mas que os teores de clorofila por unidade de área são frequentemente mais baixos em comparação às folhas das plantas cultivadas sob maiores intensidades de luz.

A eficiência fotossintética de uma planta pode ser avaliada por parâmetros como a taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>, o ponto de saturação luminosa e o ponto de compensação de luz. Além destes, um parâmetro que pode ser utilizado para a avaliação é emissão da fluorescência da clorofila a, que é uma das vias de dissipação da energia absorvida pela molécula de clorofila e que não foi utilizada na cadeia de transporte de elétrons (Silvestrini, 2000).

O fenômeno da fotoinibição pode ser definido como a inibição fotoquímica da fotossíntese, induzida pela incapacidade de utilização de altos fluxos de radiação fotossinteticamente ativa (Osmond, 1994 *apud* Silvestrini, 2000; Hall & Rao, 1995 *apud* Silvestrini, 2000). A fotoinibição resulta na diminuição do rendimento quântico da fotossíntese, acompanhada de alterações nas atividades do fotossistema II, resultando em modificações na emissão da fluorescência (Krause & Weis, 1991).

O processo de fotoinibição provocado pelo excesso de radiação luminosa pode ser atenuado pela ação dos componentes do sistema de fotoproteção presente nas folhas das plantas. O sistema de fotoproteção consiste na absorção do excesso de energia pelos carotenóides e na liberação dessa energia na forma de calor. Os carotenóides são compostos que podem agir tanto como pigmentos-antena, absorvendo luz e transferindo energia para os centros de reação, quanto como agentes de fotoproteção, uma vez que o excesso de energia dos fótons, se não for dissipado seguramente, pode levar à produção de substâncias tóxicas e a danos no sistema fotossintético (Taiz & Zeiger, 1998). Além do  $\beta$ -caroteno e do  $\alpha$ -caroteno, alguns outros carotenóides,

derivados do  $\beta$ -caroteno e chamados de xantofilas (Demmig-Adams & Adams, 1992), também estão envolvidos no mecanismo de regulação da utilização de energia (Taiz & Zeiger, 1998).

Com relação à dinâmica do regime luminoso verificado no sub-bosque de um sistema florestal, a disponibilidade luminosa na escala de semanas ou meses pode levar a diferenças em aclimação fotossintética, morfogênese e crescimento das plântulas que ali estão (Chazdon, 1988). A maior ou menor facilidade em utilizar as variações no fluxo de radiação incidente é um dos fatores determinantes no pleno estabelecimento e sobrevivência de jovens indivíduos florestais (Malavasi & Malavasi, 2001).

De acordo com Press *et al* (1995), respostas fotossintéticas ao ambiente podem dar importantes informações não somente sobre a habilidade de plântulas de espécies de florestas tropicais em sobreviver e crescer sob um conjunto de condições ambientais, mas também sobre seu potencial de aclimação à mudanças por longos intervalos de tempo (como a abertura de uma clareira, por exemplo) ou sua capacidade de utilizar temporariamente ambientes heterogêneos por um curto intervalo de tempo (como a ocorrência de um feixe luminoso).

Em ambientes florestais, plântulas que se desenvolvem sob o sub-bosque estão sujeitas à uma baixíssima intensidade luminosa durante grande parte do dia, sendo a radiação fotossinteticamente ativa comumente próxima de  $50\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , o que correspondente a menos do que 5% do fluxo incidente no topo do dossel (Press *et al*, 1995). Entretanto, estas plântulas estão sujeitas a pulsos de alta radiação sob a forma de feixe luminoso. A frequência, a duração e a magnitude do feixe luminoso diminui a medida que se aumenta a altura do dossel (Press *et al*, 1995).

Acredita-se que exista uma relação entre as características fotossintéticas das espécies arbóreas de formações florestais com o grupo ecológico a que pertencem. Alguns autores afirmam que espécies do início do processo de sucessão (pioneiras) demonstram maior plasticidade fotossintética durante o crescimento em resposta à variações na luz do ambiente em que vivem (Grime, 1979; Bazzaz, 1979; Fetcher *et al*, 1983, Silvestrini, 2000). Já espécies do fim do processo de sucessão (secundárias tardias e climáticas)

apresentam plasticidade fotossintética limitada (Press *et al*, 1995) e parecem ser mais susceptíveis à fotoinibição da fotossíntese que espécies pioneiras, quando crescidas sob altas intensidades luminosas (Silvestrini, 2000).

As respostas fotossintéticas parecem estar relacionadas às estratégias mutuamente exclusivas desenvolvidas por pioneiras e climácicas (Pickett, 1983). De acordo com Bazzaz (1979), espécies pioneiras devem ter o aparelho fotossintético adaptado às altas intensidades luminosas, uma vez que seu estabelecimento ocorre em áreas de clareira. Já as climácicas, podem permanecer em condições de baixa intensidade luminosa, sob o sub-bosque, devido principalmente a características fisiológicas que permitem uma maior fixação de carbono em uma menor quantidade de luz (Henry & Aarssen, 1997).

Afirma-se que espécies pioneiras apresentam maiores taxas fotossintéticas com pontos de saturação de luz mais altos, resultando em maiores mesófilos e maior condutância estomática (Press *et al*, 1995). Espécies pioneiras também têm maiores pontos de compensação de luz, atribuídos principalmente às altas taxas de respiração dessas espécies (Press *et al*, 1995).

Entretanto, alguns autores discordam da relação estabelecida entre o grupo ecológico das espécies florestais e as características fotossintéticas das mesmas. Turnbull (1991) demonstrou que o grau de aclimação fotossintética à luz em seis espécies de florestas tropicais representa diferentes estágios sucessionais, que não estão claramente relacionados ao status sucessional das espécies. De acordo com Kitajima (1994), as respostas de aclimação fotossintética não são necessariamente diferentes entre espécies arbóreas tropicais tolerantes e não-tolerantes à sombra.

Apesar das severas restrições ambientais à produtividade e crescimento de plantas, as comunidades de cerrado apresentam uma marcada complexidade estrutural, rica em espécies arbóreas endêmicas (Ratter *et al*, 1996; Felfili *et al*, 1998), com padrões fenológicos contrastantes e diferenças na capacidade fotossintética e na estrutura foliar entre suas espécies (Prado & Moraes, 1997).

Franco & Lüttge (2002) estudaram mudanças diurnas nas trocas gasosas e na fluorescência da clorofila em 5 espécies arbóreas de cerrados, relacionando estas mudanças à depressão fotossintética comumente observada no meio do dia em espécies

de cerrado, horário no qual se observa uma maior radiação fotossinteticamente ativa. Das cinco espécies estudadas, quatro mostraram forte controle estomático e o máximo de condutância estomática foi observada durante a manhã. Observaram, ainda, que 4 das cinco espécies apresentaram uma forte depressão na assimilação de CO<sub>2</sub> durante as horas de máxima radiação luminosa. Franco (1998) também observou esta depressão em *Roupala montana* e afirmou, ainda, que ocorre uma recuperação fotossintética no fim da tarde, mas que nunca se atinge os valores obtidos no começo da manhã.

A alta demanda evaporativa associada com a obtenção de água em camadas profundas do solo resultam em uma forte limitação na transpiração estomática e em uma prolongada depressão no meio do dia na atividade fotossintética, tanto durante a estação seca quanto durante a chuvosa (Franco, 1998; Franco & Lüttge, 2002).

Esse e outros mecanismos estão relacionados à proteção dos centros de reação dos fotossistemas contra o excesso de energia luminosa (Franco, 1998). De acordo com Franco & Lüttge (2002), a capacidade de ajuste nas etapas fotoquímica e não-fotoquímica da fotossíntese para superar os danos fotoinibitórios do período de depressão do meio do dia deve ter um papel central no entendimento da aclimatação à luz da fotossíntese em ambientes de cerrado.

Apesar de geralmente não ser considerada importante em um ambiente de savana, a cobertura do dossel pode restringir o crescimento das plântulas na fase inicial de desenvolvimento no cerrado (Franco, 2002). Segundo Franco (2002), espécies características de ambientes abertos podem não ser capazes de crescer em locais com o dossel fechado. Ao mesmo tempo afirma que o efeito do sombreamento do dossel na assimilação de CO<sub>2</sub> pode ser crítico para o crescimento e a sobrevivência de plântulas em ambientes de fisionomia fechada como o cerradão.

O objetivo deste capítulo foi acompanhar o desempenho fotossintético de plântulas das espécies *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Lang. e *H. stigonocarpa* Mart. no início do desenvolvimento, sob diferentes intensidades luminosas, em condições naturais e em condições conhecidas e parcialmente controladas.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1. COLETA DE FRUTOS E SEMENTES

Os locais e os procedimentos de coleta foram os mesmos para os experimentos de crescimento (capítulo I).

### 2.2. GERMINAÇÃO DAS SEMENTES E EXPERIMENTOS PARA MEDIÇÕES DE PARÂMETROS FOTOSSINTÉTICOS NAS PLÂNTULAS

2.2.1. EXPERIMENTO 1 - Desempenho fotossintético comparado ao longo de três meses em plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* (jatobá) e *H. stigonocarpa* (jatobá de cerrado) em alta e baixa intensidades luminosas

Os materiais e métodos utilizados para a escarificação e germinação de sementes foi o mesmo que o utilizado no experimento 1 do capítulo I.

Assim que ocorreu a germinação, as plântulas foram transferidas para sacos plásticos pretos para mudas (20X10cm) (uma plântula por saco), contendo solo de cerrado coletado na Reserva Biológica de Moji Guaçu (22°16-18'S e 47°09-12'W). Uma amostra do solo foi encaminhada ao Instituto Campineiro de Análises do Solo, para análise química de macronutrientes e medição do pH (ver resultados).

As plântulas das duas espécies foram colocadas sobre mesas localizadas em uma área cercada do Departamento de Fisiologia Vegetal do Instituto de Biologia/UNICAMP. As plântulas foram mantidas sob condições naturais de temperatura e umidade, e em diferentes condições de luminosidade, sendo elas: radiação plena e 3% de radiação (conseguida através de sobreposição de telas "sombrite").

Foram colocadas 20 plantas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* em cada uma das condições (radiação plena e 3% de radiação), e 12 plantas de *H. stigonocarpa* sob radiação plena e 11 sob 3% de radiação, devido à baixa porcentagem de germinação de sementes desta espécie e à consequente baixa obtenção de plântulas. As plântulas foram mantidas nestas condições de janeiro a julho de 2002, sendo regadas diariamente.

As medições de parâmetros fotossintéticos foram realizadas em janeiro, março e julho de 2002. Três plantas de cada espécie por tratamento foram utilizadas em cada medição, com exceção da espécie de cerrado no mês de julho, em 3% de radiação, da

qual foram medidas 2 plantas, devido à baixa sobrevivência dessa espécie sob baixa radiação. As medições foram realizadas em um dos eófilos da cada plântula escolhida. A fotossíntese foi determinada acompanhando-se curvas de trocas gasosas na folha em diferentes intensidades de luz, utilizando-se um IRGA (portable infrared gas analyser) LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, USA) equipado com uma câmara isolada do meio externo (led-source chamber) (LI-6400-02B). As curvas foram obtidas fixando-se a temperatura foliar (25°C) e a concentração de CO<sub>2</sub> (360 µmol. mol<sup>-1</sup>).

Em janeiro, as intensidades de luz utilizadas para a construção das curvas foram 2000, 1500, 900, 700, 500, 200, 100, 50 e 0 µmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>. Já nas medições seguintes (março e julho), reduziu-se o número de pulsos de intensidade luminosa para 7, sendo eles, 2500, 2000, 1500, 800, 500, 100 e 0 µmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>, pois se percebeu que não eram necessários tantos pontos quanto os utilizados em janeiro e que seria interessante aumentar o ponto de maior intensidade luminosa de 2000 para 2500 µmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>.

No mês de julho, a performance fotoquímica dos eófilos foi obtida por medidas da taxa de fluorescência variável/fluorescência máxima (Fv/Fm) da clorofila do fotossistema II (PSII), utilizando-se um fluorômetro portátil (OS5-FL, OptiSciences Inc., Tyngsboro, USA). Quando a razão resulta em valores iguais ou maiores do que 0,8 são considerados normais, mas quando estão abaixo deste valor indicam fotoinibição e a possibilidade de danificação da antenas (Stancato, 1999). As medidas foram feitas em folhas adaptadas ao escuro (durante pelo menos 20 minutos), aplicando-se um flash saturante (0.8s) de luz vermelha (7000 µmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>).

Foram construídas curvas com as médias de fotossíntese das 3 plântulas de cada espécie (e os respectivos desvios padrão), observadas nas condições de radiação plena e de 3% de radiação em cada medição (janeiro, março e julho). Estas médias foram comparadas graficamente.

Calculou-se as médias e os respectivos desvios padrão das razões Fv/Fm obtidas para as espécies em cada tratamento (radiação plena e 3% de radiação). Estas médias foram comparadas entre si e com os valores habitualmente obtidos em plantas fotoinibidas (Fv/Fm<0,8).

## 2.2.2. EXPERIMENTO 2 – Desempenho fotossintético de *H. coubaril* var *stilbocarpa* (jatobá) e *H. stigonocarpa* (jatobá de cerrado) em diferentes condições de campo

Os materiais e métodos utilizados para a escarificação e germinação de sementes foi o mesmo que o utilizado no experimento 1 do capítulo I.

Assim que ocorreu a germinação em todas as sementes que se mostraram viáveis, retirou-se as plântulas da areia e colocou-se em bandejas de plástico, forradas com papel de filtro umedecido. As plântulas foram levadas para a Reserva Biológica de Moji Guaçu, onde foi montado o experimento. Este foi realizado de dezembro de 2001 a agosto de 2002. Foi escolhido este período para o desenvolvimento do experimento, uma vez que a estação chuvosa, compreendida entre os meses de dezembro a março, é o período de dispersão de sementes e crescimento inicial de plântulas dessas espécies (Mantovani, 1983; Lorenzi, 1998).

**Área de estudo** – ver Experimento 2 do capítulo I.

**Condições do experimento** - ver Experimento 2 do capítulo I.

Foram realizadas medições preliminares da densidade do fluxo de fótons nos três ambientes, para que se melhor caracterizasse os mesmos e se determinasse as condições do experimento. Nestas medições, pôde-se notar que no cerrado aberto a radiação incidente é plena, na mata clareira, há corte de cerca de 50% da radiação incidente e na mata fechada, a radiação incidente é de 1 a 3%. É importante ressaltar que no tratamento mata clareira, a movimentação das folhas de árvores e arbustos, que agem como filtros à incidência da luz no solo da mata, pode provocar, em poucos segundos, variações de grande amplitude na densidade de fluxo de fótons incidente – por exemplo, de 113 a 1693  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

**Medições de fotossíntese** – As medições foram realizadas em janeiro e julho de 2002, para que se comparasse as plântulas das duas espécies no meio da primeira estação chuvosa e da primeira estação seca subsequente. Todas as medições foram realizadas em um dos eófilos da cada plântula escolhida. Procurou-se fazer as medições de fotossíntese pela manhã, pois sabia-se, por testes prévios (Santos, 2002), que é neste período que é atingido o máximo na atividade fotossintética nas espécies estudadas.

Nas duas medições (janeiro e julho), foram realizadas curvas de trocas gasosas, como já descrito no experimento 1.

As intensidades de luz utilizadas para a construção das curvas para as duas espécies foram 2000, 1500, 800, 500, 100, 50 e 0  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  nos três ambientes, com exceção do cerrado aberto no mês de janeiro, no qual a intensidade máxima simulada para as duas espécies foi 2500  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . A determinação das intensidades de luz utilizadas para a construção das curvas foi baseada nas medições preliminares da densidade de fluxo de fótons observados nos três ambientes (ver condições do experimento).

As curvas de trocas gasosas foram feitas em três plântulas de cada espécie em cada um dos ambientes (cerrado aberto, mata clareira e mata fechada), com algumas exceções. Devido à alta mortalidade de *H. stigonocarpa* nos ambientes de mata, foi medido somente 1 indivíduo desta espécie na mata fechada em janeiro, e nenhum em julho, tanto na mata clareira quanto na mata fechada. Não foram feitas medições no tratamento cerrado fechado, devido a problemas de predação de plântulas, que serão melhor comentados posteriormente.

No mês de julho, foram realizadas medições para a elaboração de curvas de andamento diário da fotossíntese das duas espécies. No cerrado aberto, as medições foram feitas em 4 indivíduos da espécie de mata e 5 da espécie de cerrado; já na mata, foram acompanhados somente indivíduos de *H. courbaril* var *stilbocarpa* (6 na clareira e 6 na mata fechada), uma vez que já não havia plântulas vivas de *H. stigonocarpa* nos ambientes de mata ciliar (ver capítulo I).

As medições para a elaboração das curvas de andamento diário da fotossíntese foram realizadas em 09/07/02, a intervalos médios de 1: 15h, com começo às 7:15h no cerrado e por volta das 9h na mata (horários nos quais foi verificada o início da atividade fotossintética nos eófilos). Mediu-se a atividade fotossintética até, aproximadamente, às 15:30 no cerrado e às 16h na mata (horários nos quais já não havia atividade fotossintética nos eófilos).

Também em julho, a performance fotoquímica dos eófilos foi obtida por medidas da taxa de fluorescência variável/fluorescência máxima (Fv/Fm) da clorofila do fotossistema II (PSII), utilizando-se um fluorômetro portátil (OS5-FL, OptiSciences Inc., Tyngsboro, USA). As medidas foram feitas nas mesmas plântulas (mesmos eófilos) nas quais foram feitas as medições para as curvas de andamento diário, em folhas adaptadas ao escuro (durante pelo menos 20 minutos), aplicando-se um flash saturante (0.8s) de luz vermelha ( $7000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ).

Calculou-se as médias e os respectivos desvios padrão das razões Fv/Fm obtidas nas duas espécies. Estas médias foram comparadas entre si e com os valores habitualmente obtidos em plantas fotoinibidas ( $Fv/Fm < 0,8$ ).

### 2.2.3. EXPERIMENTO 3 - Efeito do substrato sobre o desempenho fotossintético de plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* (jatobá) e *H. stigonocarpa*

Os materiais e métodos utilizados para a escarificação e germinação de sementes e as condições de desenvolvimento do experimento foram os mesmos que os utilizados no experimento 3 do capítulo I.

**Medidas de fotossíntese** - As plântulas foram identificadas, numeradas de 1 a 6 em cada tratamento e mantidas nas condições do experimento por 3 meses (de maio a julho de 2002). Ao longo dos três meses, foram realizadas medidas semanais das taxas pontuais de fotossíntese e das taxas de fluorescência variável/fluorescência máxima (Fv/Fm) da clorofila do fotossistema II (PSII), e realizadas curvas de trocas gasosas na folha em diferentes intensidades de luz. As medições foram realizadas em um dos eófilos, durante a manhã, período no qual foram observadas as taxas mais altas de fotossíntese nas duas espécies em medições preliminares.

Em cada semana, foi medida uma planta por tratamento (por exemplo, na segunda semana de experimento, foram medidas as plantas número 2 de todos os tratamentos). Como as medições foram feitas por 12 semanas, cada planta de cada tratamento foi medida duas vezes ao longo do experimento, com um intervalo de seis semanas entre cada medição.

As medidas pontuais de fotossíntese e as curvas de trocas gasosas na folha foram feitas utilizando-se um IRGA (portable infrared gas analyser) LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, USA). As medidas pontuais foram feitas com uma câmara aberta e as das curvas, com uma câmara isolada do meio externo (led-source chamber) (LI-6400-02B).

As curvas foram obtidas fixando-se a temperatura foliar (25°C) e a concentração de CO<sub>2</sub> (340 µmol. mol<sup>-1</sup>). As intensidades de luz utilizadas para a construção das curvas para as duas espécies foram 2000, 1500, 800, 500, 200, 100, 50 e 0 µmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> em todos os tratamentos.

As medidas da taxa de fluorescência variável/fluorescência máxima (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>) da clorofila do fotossistema II (PSII) foram feitas utilizando-se um fluorômetro portátil (OS5-FL, OptiSciences Inc., Tyngsboro, USA). As medidas foram feitas nos mesmos eófilos nos quais foram feitas as medidas pontuais e para as curvas, em folhas adaptadas ao escuro (durante pelo menos 20 minutos), aplicando-se um flash saturante (0.8s) de luz vermelha (7000 µmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>).

Foram construídos gráficos com as curvas de trocas gasosas na folha obtidas semanalmente nos quatro tratamentos. Já com os dados de medidas pontuais e fluorescência foram construídos gráficos de barra, para que se tenha uma visão geral das duas espécies nos quatro tratamentos. Os dados de fluorescência foram comparados entre si e com os valores habitualmente obtidos em plantas fotoinibidas (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub><0,8).

### 3. RESULTADOS

3.1. Desempenho fotossintético comparado ao longo de três meses em plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* (jatobá) e *H. stigonocarpa* (jatobá de cerrado) em alta e baixa intensidades luminosas

O solo de cerrado utilizado no experimento apresenta baixo pH a alta saturação por Al, baixa disponibilidade de nutrientes (P, K, Ca, Mg) e de matéria orgânica, e baixos valores de capacidade de troca catiônica (CTC) e de saturação por bases (V) (Tabela 1); ou seja, é um solo extremamente ácido e pobre em recursos.

Na medição realizada em janeiro (Figura 1), fica evidente um desempenho fotossintético muito semelhante entre as duas espécies, com tendência à estabilização nos últimos pontos das curvas ( a partir de  $800\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Vale ressaltar que as curvas obtidas em radiação plena e em 3% de radiação foram construídas com valores bastante próximos entre as duas espécies em cada tratamento (Figura 1).

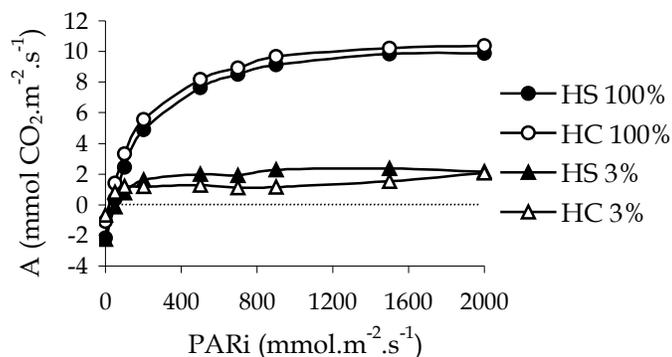
Nas plântulas das duas espécies, os valores máximos de fotossíntese foram alcançados na condição de radiação plena (100% de radiação) (Figura 1). A saturação ocorreu em  $900\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , sendo que o máximo atingido em *H. courbaril* var *stilbocarpa* foi  $9,66\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  e em *H. stigonocarpa*,  $9,15\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Figura 1 e Tabela 2). Já na condição de 3% de radiação, a saturação ocorreu em  $200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  nas duas espécies, e a espécie de mata atingiu o máximo de  $1,21\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}$  e a de cerrado,  $1,6\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Figura 1 e Tabela 2).

Em março, o padrão das curvas foi mantido, havendo tendência a aumento nos primeiros e à estabilização nos últimos pontos da curva (Figura 2). A partir de  $500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , ficou evidente que as médias obtidas na espécie de cerrado são superiores às da espécie de mata, sendo que a curva com maiores valores é a HS 100% (radiação plena), seguida pela HS 3% (3% de radiação) (Figura 2).

Foi na condição de 3% de radiação que a espécie de mata apresentou melhor desempenho fotossintético em março, chegando a  $1,74\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  em  $100\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Figura 2 e Tabela 2). Já sob radiação plena, a espécie de mata atingiu um máximo

**Tabela 1** – Resultado da análise química das amostras de solo utilizadas no experimento I de fotossíntese. O solo de cerrado corresponde à amostra coletada na Reserva Biológica de Moji-Guaçu (Moji-Guaçu- SP).

Elemento	Solo de cerrado
PH (CaCl <sub>2</sub> )	3,6
Matéria orgânica (g/ dm <sup>3</sup> )	53
P (res.) (mg/ dm <sup>3</sup> )	5
K (meq/ dm <sup>3</sup> )	5
Ca (meq/ dm <sup>3</sup> )	5
Mg (meq/ dm <sup>3</sup> )	2
Al (meq/ dm <sup>3</sup> )	11
CTC(capacidade de troca catiônica)	92
V (saturação por bases)	13
Ca/Mg	2,5
Mg/K	0,4



**Figura 1** – Curvas de resposta fotossintética a diferentes intensidades de luz (PARi), realizadas em janeiro de 2002, com plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (mata) e *H. stigonocarpa* (cerrado). As curvas foram realizadas com plântulas das duas espécies mantidas há cerca de 30 dias em radiação plena (cerrado 100% e mata 100%) e em 3% de radiação (cerrado 3% e mata 3%). n = 12 indivíduos

de  $0,47\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  de atividade fotossintética em  $100\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (Figura 2 e Tabela 2). As plântulas de *H. stigonocarpa* mantidas em 3% de radiação atingiram valores muito próximos dos das mantidas em radiação plena até  $500\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (Figura 2); a partir daí, a diferença entre os dois tratamentos aumentou, sendo que o valor máximo atingido em 3% de radiação foi  $5,59\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  em  $500\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  e em radiação plena foi  $5,97\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  também em  $500\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (Figura 2 e Tabela 2).

Comparando-se com os resultados obtidos na primeira medição (janeiro), percebe-se que houve uma queda nas duas espécies nas taxas de fotossíntese medidas na condição de radiação plena (Figuras 1 e 2 e Tabela 2). Além disso, enquanto em janeiro os eófilos das plântulas das duas espécies saturaram em  $900\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , em março, a saturação ocorreu em intensidades luminosas bem mais baixas ( $100\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  na espécie de mata e  $500\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  na espécie de cerrado) (Tabela 2).

Apesar da queda em relação à janeiro, as plântulas de *H. stigonocarpa* parecem estar melhor adaptadas à condição de radiação plena do que as de *H. courbaril var stilbocarpa*, uma vez que na espécie de mata os valores médios obtidos são negativos ou muito próximos de zero, enquanto na de cerrado, os valores foram variáveis entre 6 e 8 (Figura 2).

Já em 3% de radiação, o desempenho fotossintético da espécie de mata foi aproximadamente o mesmo que o observado em janeiro (Figuras 1 e 2), com valores de saturação muito próximos (Tabela 2). A espécie de cerrado apresentou um aumento na atividade fotossintética, apresentando valores quase 3 vezes maiores do que os observados em janeiro e ocorrendo a saturação dos eófilos em  $500\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , com a atividade fotossintética de  $5,59\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

Como já dito, a partir de março, notou-se um amarelecimento progressivo nas folhas das plântulas de *H. courbaril var stilbocarpa* mantidas em pleno sol (tratamento de radiação plena).

A deterioração de plântulas da espécie de cerrado mantidas em 3% de radiação começou também em março, e foi se agravando a medida que os meses foram passando.

**Tabela 2** - Comparação dos desempenhos fotossintéticos de plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* e *H. stigonocarpa* mantidas em diferentes condições de luz (100% e 3%), de janeiro a julho de 2002. As medidas de parâmetros fotossintéticos foram feitas em janeiro, março e julho de 2002.

	<i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i>						<i>H. stigonocarpa</i>					
	100%			3%			100%			3%		
	janeiro	março	julho	janeiro	março	julho	janeiro	março	julho	janeiro	março	julho
Saturação ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ )	900	100	100	200	100	100	900	500	500	200	500	500
$A_{\text{max}}$ na saturação ( $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ )	9,66	0,47	0,38	1,21	1,74	1,97	9,15	5,97	2,47	1,6	5,59	3,65

No mês de julho, na última medição, só havia 2 plântulas vivas, das 11 existentes no início do experimento.

Apesar da alta mortalidade, na medição de julho, a curva construída com os maiores valores médios de desempenho fotossintético foi a das plântulas da espécie de cerrado mantidas em 3% de radiação (Figura 3). Esta curva apresenta o mesmo padrão que o observado nessa condição em março, mas é composta por valores fotossintéticos inferiores, com o máximo de atividade fotossintética ( $3,65\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) alcançado em  $500\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , seguido de valores próximos nos pontos seguintes (Figura 3 e Tabela 2).

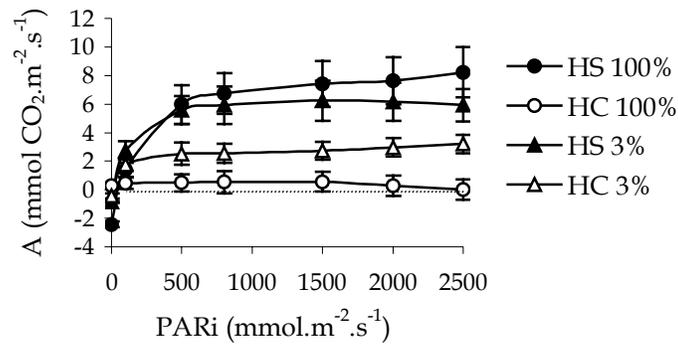
As plântulas de *H. stigonocarpa* mantidas em pleno sol também mantiveram o padrão observado em janeiro e março, que foi a tendência de aumento na atividade fotossintética a medida que se aumentou a intensidade de luz simulada (Figura 3).

Entretanto, os valores observados em julho foram inferiores aos medidos em janeiro e março na mesma condição, evidenciando uma queda no desempenho fotossintético ao longo do experimento – os valores médios máximos, obtidos em  $900\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  em janeiro e em  $500\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  em março e em julho, foram, respectivamente, 9,15, 5,97 e  $2,47\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (Figuras 1, 2 e 3 e Tabela 2).

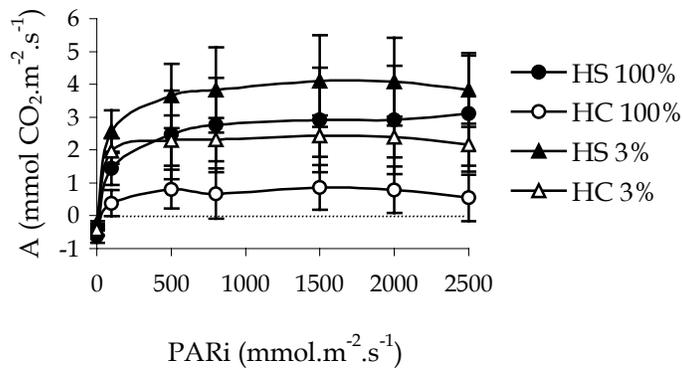
Em julho, os valores médios de fotossíntese observados nas plântulas de *H. stigonocarpa* mantidas em pleno sol também foram inferiores aos atingidos por esta espécie em 3% de radiação (Figura 3).

Analisando-se esses dados, sugere-se que a radiação incidente no tratamento “100% de radiação” tenha sido excessiva para as plântulas de *H. stigonocarpa*, provocando, assim, danos aos fotossistemas e reduzindo a eficiência fotossintética das mesmas. Esta hipótese não corrobora o proposto para os primeiros meses de experimento, para os quais se postulou que a espécie de cerrado estaria bem adaptada à condição de alta luminosidade.

Em julho, no caso da espécie de mata, as duas curvas construídas (3 e 100% de radiação) apresentaram o mesmo padrão, sendo constituídas por valores máximos em  $100\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , sendo que o valor médio máximo em pleno sol foi  $0,38\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  e em 3% de radiação,  $1,97\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (Figura 3 e Tabela 2).



**Figura 2** - Curvas de resposta fotossintética média a diferentes intensidades de luz (PARi), realizadas em março de 2002, com plântulas com cerca de 90 dias das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (mata) e *H. stigonocarpa* (cerrado). As curvas foram realizadas com plântulas das duas espécies mantidas há cerca de 90 dias em radiação plena (cerrado 100% e mata 100%) e em 3% de radiação (cerrado 3% e mata 3%). As barras verticais em cada ponto representam os desvios padrão das médias. n = 12 indivíduos



**Figura 3** - Curvas de resposta fotossintética média a diferentes intensidades de luz (PARi), realizadas em julho de 2002, com plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (mata) e *H. stigonocarpa* (cerrado). As curvas foram realizadas com plântulas das duas espécies mantidas há cerca de 210 dias em radiação plena (cerrado 100% e mata 100%) e em 3% de radiação (cerrado 3% e mata 3%). As barras verticais em cada ponto representam os desvios padrão das médias. n= 11 indivíduos.

Ressalta-se que, mais uma vez, os valores médios observados nas plântulas de *H. courbaril var stilbocarpa* mantidas em 100% de radiação foram negativos ou muito próximos de zero (Figura 3). Como este resultado já havia sido observado em janeiro e em março, é provável que tenham ocorrido danos aos fotossistemas destas plantas devido a um excesso de luz incidente.

Comparando-se as duas espécies na medição de julho, acredita-se que a espécie de mata seja mais susceptível a danos por excesso de luz do que a espécie de cerrado, uma vez que as quedas nas taxas fotossintéticas e o amarelecimento das folhas na condição de radiação plena foram observadas em *H. courbaril var stilbocarpa* desde os primeiros meses de experimento, enquanto na espécie de cerrado não foi notado amarelecimento e a queda na fotossíntese foi evidente somente na medição de julho.

Como análise geral, tem-se, que a espécie de cerrado parece ter maior eficiência fotossintética do que a espécie de mata, pois apresentou maiores valores médios de trocas gasosas nas folhas nos dois tratamentos, nas três medições.

Quando a razão  $F_v/F_m$  resulta em valores abaixo de 0,8, esta é uma indicação de fotoinibição e a possibilidade de danificação das antenas. Os resultados obtidos na razão  $F_v/F_m$  evidenciam que as plantas estariam fotoinibidas em todos os tratamentos, sendo mais graves os danos nas plântulas das duas espécies mantidas em 100% de radiação (0,21 na espécie de mata e 0,35 na de cerrado) (Tabela 3). Como a fotoinibição ocorreu até em níveis bastante baixos de radiação (3% de radiação), postula-se que as baixas razões  $F_v/F_m$  possam ser resultado de danos provocados por outro(s) fator(es) de estresse, como, por exemplo, baixas temperaturas. Os resultados ainda corroboram uma maior susceptibilidade de *H. courbaril var stilbocarpa* a danos no aparato fotossintético, pois seus valores médios nas razões  $F_v/F_m$  foram menores do que os de *H. stigonocarpa* nos dois tratamentos (Tabela 3).

**Tabela 3** - Valores médios ( $\pm$  desvio padrão) das razões Fv/Fm obtidas em plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* e *H. stigonocarpa* mantidas por cerca de 210 dias em radiação plena (100%) e em 3% de radiação (3%). n = 11 indivíduos.

	Fv/Fm
<i>H. stigonocarpa</i> - 100%	0,35 $\pm$ 0,14
<i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i> - 100%	0,21 $\pm$ 0,19
<i>H. stigonocarpa</i> - 3%	0,48 $\pm$ 0,11
<i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i> - 3%	0,44 $\pm$ 0,06

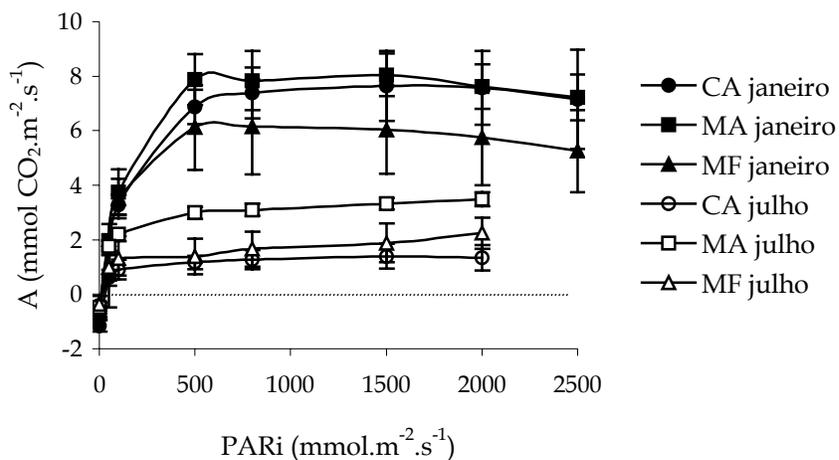
### 3.2. Desempenho fotossintético de *H. coubaril* var *stilbocarpa* (jatobá) e *H. stigonocarpa* (jatobá de cerrado) em diferentes condições de campo

Como já dito anteriormente, houve um problema de predação de plântulas no tratamento cerrado fechado. Todas as plântulas das duas espécies tiveram suas partes aéreas removidas, bem próximo ao nível do solo, por formigas. Estas formigas foram coletadas e identificadas por especialistas como pertencentes ao gênero *Atta*, popularmente conhecidas como formigas cortadeiras ou saúvas. Desta forma, as plântulas deste tratamento não foram medidas.

Em uma análise geral, pode-se afirmar que a espécie *H. coubaril* var *stilbocarpa* apresentou melhor desempenho fotossintético no começo do experimento, pois apresentou maiores valores médios de troca de gás na folha em janeiro do que em julho, nos três ambientes (Figura 4). Enquanto em janeiro os valores médios máximos de fotossíntese nesta espécie variaram entre 6 e  $8\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  nos três ambientes, em julho, a variação foi de 1 a  $3\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Figura 4 e Tabela 4).

O padrão das curvas também foi diferenciado entre os meses (Figura 4). Em janeiro, há uma tendência à ascensão até  $500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , onde ocorre a saturação nos eófilos, com valores máximos de fotossíntese de 6,87, 7,87 e 6,12  $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  no cerrado aberto, na mata aberta e na mata fechada, respectivamente. Os valores observados no início das curvas são muito próximos nos três ambientes, havendo uma diferenciação a partir de  $500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , onde as plântulas mantidas na mata fechada têm uma queda no desempenho fotossintético, apresentando valores mais baixos do que os observados no cerrado aberto e na clareira de mata, que se mantêm em valores muito próximos nos pontos seguintes, até o fim das curvas (Figura 4).

Já em julho, o padrão das curvas foi diferente, tendendo a atingir um platô e à estabilização a partir de  $100\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , onde ocorreu a saturação (Figura 4 e Tabela 4). O maior valor médio foi observado no ambiente de clareira de mata (saturação com  $2,2\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  em  $100\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), sendo que os ambientes de cerrado aberto e mata fechada apresentaram valores mais baixos (máximos de, respectivamente, 0,89 e  $1,31\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  em  $100\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) (Figura 4 e Tabela 4).



**Figura 4** - Curvas de resposta fotossintética média a diferentes intensidades de luz (PARi), realizadas em janeiro e em julho de 2002, com plântulas da espécie *H. courbaril* var *stilbocarpa*. As curvas foram realizadas com plântulas mantidas em 3 ambientes, na Reserva Biológica de Moji Guaçu (Moji-Guaçu - S.P.). Os ambientes foram: área de mata ciliar com dossel fechado (mata fechada = MF), área de clareira em mata ciliar (mata clareira = MA) e área aberta em cerrado (cerrado aberto = CA). As barras verticais em cada ponto representam os desvios padrão das médias. n = 18 indivíduos.

Tabela 4 - Comparação dos desempenhos fotossintéticos de plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* e *H. stigonocarpa* mantidas em 3 ambientes, na Reserva Biológica de Moji Guaçu (Moji-Guaçu - S.P.), de janeiro a julho de 2002. Os ambientes foram: área de mata ciliar com dossel fechado (mata fechada = MF), área de clareira em mata ciliar (mata clareira = MA) e área aberta em cerrado (cerrado aberto = CA). As medidas de parâmetros fotossintéticos foram feitas em janeiro e julho de 2002.

	<i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i>						<i>H. stigonocarpa</i>					
	janeiro			julho			janeiro			julho		
	CA	MA	MF	CA	MA	MF	CA	MA	MF	CA	MA	MF
Saturação ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ )	500	500	500	100	100	100	500	500	100	500	-	-
$A_{\text{max}}$ na saturação ( $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ )	6,87	7,87	6,12	0,89	2,2	1,31	9,29	6,63	0,87	4,74	-	-

A queda no desempenho fotossintético observado no cerrado aberto entre os meses de janeiro e julho pode ser decorrente de prejuízos causados ao aparato fotossintético por alta radiação luminosa. Uma alteração morfológica observada nessas plântulas, que também pode ser considerada uma evidência do efeito excessivo da luz, foi o amarelecimento dos folíolos no cerrado aberto, não notado nas plântulas da mesma espécie mantidas nos ambientes de mata ciliar.

Durante os dias das medições, pôde-se constatar que a radiação incidente no cerrado aberto atingiu valores próximos de  $2000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  em janeiro e de  $1400\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  em julho. Estes valores podem ser considerados excessivos para a espécie citada, uma vez que se trata de uma espécie climácica (Rodrigues, 1995) que, de acordo com a classificação sucessional, teria sua germinação, crescimento inicial e estabelecimento de plântulas no interior de matas, sob o dossel da floresta, nos quais a luz incidente é cerca de 1 a 2% da radiação solar (Canham, 1989).

Como já dito anteriormente, as plântulas de *H. stigonocarpa* não foram acompanhadas na mata ciliar no mês de julho, pois já não havia nenhuma plântula viva desta espécie na clareira, nem na mata fechada (ver capítulo 1).

O melhor desempenho fotossintético da espécie de cerrado foi observado no cerrado aberto, na medição de janeiro (Figura 5). Nesta curva, a saturação ocorreu em  $500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , com um máximo de atividade fotossintética de  $9,29\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Tabela 4). Os outros valores que compõem a curva do cerrado aberto são 2 vezes maiores do que os medidos em janeiro na mata aberta e dez vezes maiores do que os da mata fechada (Figura 5). Na mata aberta, a saturação também ocorreu em  $500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  e o valor atingido foi  $6,63\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , enquanto na mata fechada, o máximo de atividade fotossintética no ponto de saturação de  $100\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  foi  $0,87\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Tabela 4).

A curva obtida no cerrado aberto em julho foi constituída por valores mais baixos – quase a metade – do que os obtidos na primeira medição (janeiro). O máximo atingido em julho foi  $4,74\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  em  $500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Figura 5 e Tabela 4).

A curva de *H. stigonocarpa* na mata fechada (mês de janeiro) foi construída com valores próximos de zero, mostrando baixa atividade fotossintética da espécie em um

ambiente com baixa incidência de luz. Nos dias das medições, pôde-se constatar que a radiação na mata fechada foi de cerca de 1 a 3% da radiação incidente em pleno sol.

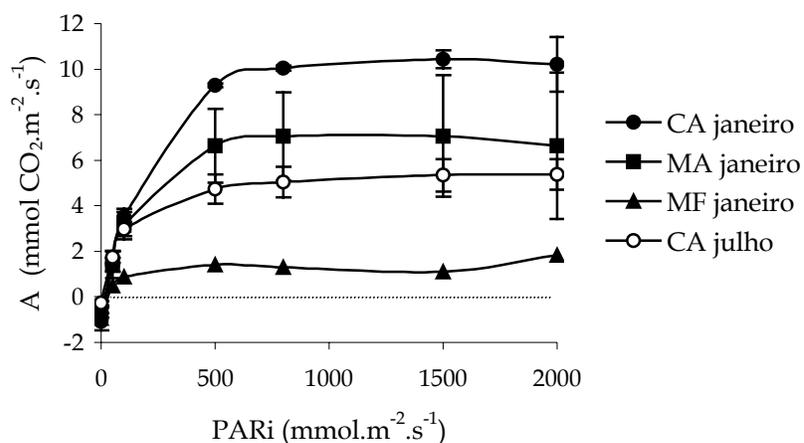
A alta mortalidade da espécie de cerrado nos ambientes de mata, onde a radiação luminosa incidente é menor do que a observada no cerrado, seu habitat natural, pode também ser considerada uma evidência de que ambientes com pouca luz não são favoráveis ao estabelecimento de plântulas dessa espécie. Ou ainda, que a espécie apresenta pequena plasticidade fisiológica e/ou morfológica para adaptação em ambientes pouco favoráveis para o seu desenvolvimento.

Comparando-se as duas espécies, na medição de janeiro, tem-se que a espécie de cerrado atingiu valores médios próximos de  $10\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  no cerrado aberto, enquanto a de mata, valores próximos de  $7\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Figura 5). Em julho, as duas espécies apresentam uma queda no desempenho fotossintético, sendo que na espécie de mata a queda foi mais drástica (Figura 5 e Tabela 4).

Em janeiro, enquanto na mata aberta as duas espécies apresentaram valores médios bem próximos a partir de  $500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (entre  $6$  e  $8\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), na mata fechada, a espécie de cerrado atingiu valores menores do que  $1/3$  dos medidos na espécie de mata (Figura 5).

Analisando-se as curvas de andamento diário das trocas de  $\text{CO}_2$  das plântulas mantidas no cerrado aberto, percebe-se que as duas espécies seguiram padrões similares ao longo do dia (Figura 6A). O início da atividade fotossintética deu-se às 7h da manhã e o fim, por volta das 16h.

O horário de maior atividade fotossintética foi o período da manhã, mais especificamente das 8:30 às 10h. O valor máximo de atividade fotossintética foi  $2,43\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , às 8:44h, em *H. courbaril* var *stilbocarpa*, e  $1,56\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , às 8:40h, em *H. stigonocarpa* (Figura 6A). Entre 11h e meio-dia, ocorreu uma queda e no período da tarde, a espécie de cerrado voltou aos valores atingidos ( $1,4\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  às 12:47h) durante a manhã, enquanto a espécie de mata também aumentou sua atividade no começo da tarde, mas não atingiu valores tão altos quanto os da manhã (máximo à tarde =  $1,26\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  às 12:08h) (Figura 6A).



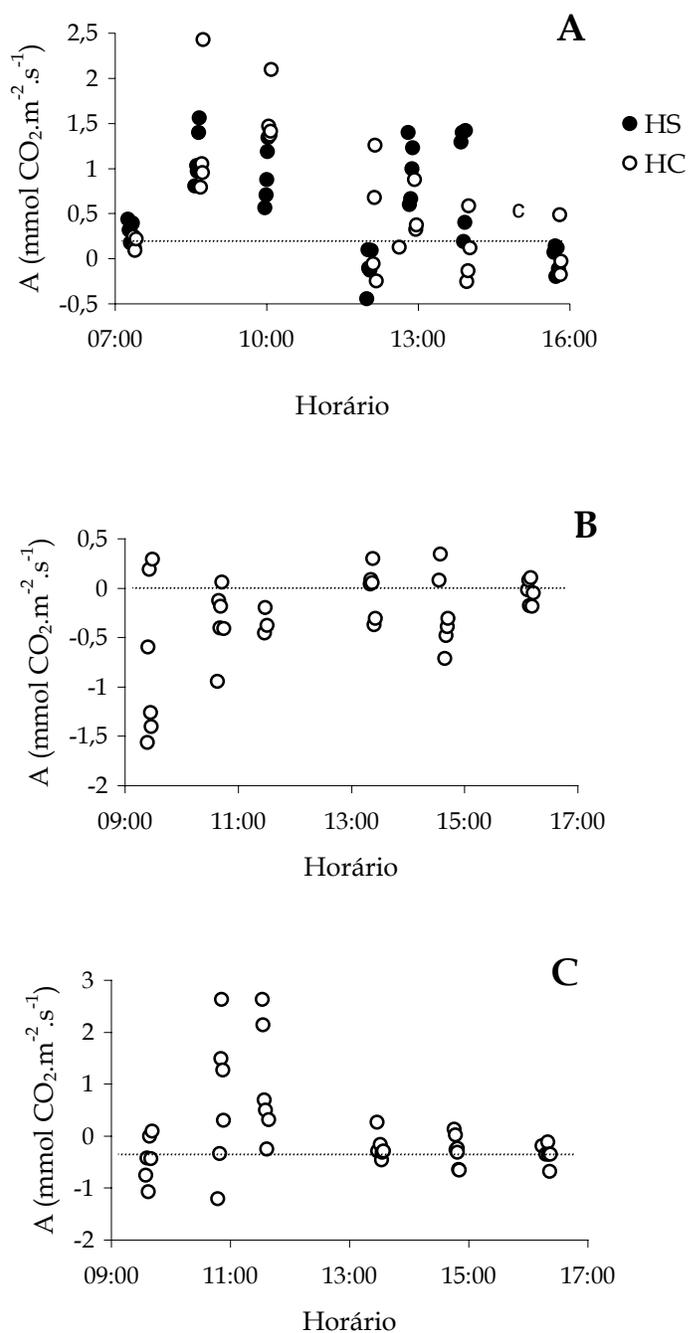
**Figura 5** - Curvas de resposta fotossintética média a diferentes intensidades de luz (PARi), realizadas em janeiro e em julho de 2002, com plântulas da espécie *H. stigonocarpa*. As curvas foram realizadas com plântulas mantidas em 3 ambientes, na Reserva Biológica de Moji Guaçu (Moji-Guaçu - S.P.). Os ambientes foram: área de mata ciliar com dossel fechado (mata fechada = MF), área de clareira em mata ciliar (mata clareira = MA) e área aberta em cerrado (cerrado aberto = CA). As barras verticais em cada ponto representam os desvios padrão das médias. n = 10 indivíduos.

Na clareira de mata, a curva foi realizada das 9:30h até às 16h (Figura 6B). Foi observada uma baixíssima atividade fotossintética nas plântulas de *H. courbaril var stilbocarpa*, não atingindo valores superiores a  $0,5\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . As plântulas tiveram dois valores máximos de atividade, sendo um entre 9 e 10h da manhã e outro, entre 13:30 e 14:30h (Figura 6B). O valor máximo pela manhã foi  $0,29\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , às 9:29h e o da tarde,  $0,34\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  às 14:33h.

Na mata fechada, a atividade fotossintética foi acompanhada das 9:30 às 16:30h. Os valores de troca de  $\text{CO}_2$  só foram positivos para algumas das plântulas das 10:50 às 11:35h (Figura 6C), que foi o intervalo correspondente ao de maior incidência de luz (cerca de  $1200\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). Alguns poucos valores positivos foram observados ao longo do dia, mas foram muito próximos de zero. O máximo observado foi  $2,63\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  às 10:50h.

Curiosamente, apesar de nesse ambiente a atividade fotossintética estar concentrada em um curto intervalo de tempo, o valor máximo obtido foi quase 5 vezes maior do que o medido na mesma espécie na clareira de mata e igual ao obtido na espécie de cerrado no cerrado aberto (cerca de  $2,5\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) (Figura 6). Estes resultados corroboram a hipótese de que, em condições naturais no ambiente de mata, plântulas de *H. courbaril var stilbocarpa* utilizam-se de variações na radiação luminosa incidente denominadas *sunflecks* (feixes de luz - ver material e métodos). O alto valor medido pode ser considerado uma forte evidência de que as condições do ambiente de mata fechada são as mais propícias para o funcionamento do sistema fotossintético desta espécie.

Todos os valores médios da razão  $F_v/F_m$  são menores do que 0,8 (Tabela 5). Estranhamente, todas as plântulas nos três ambientes estão fotoinibidas, sendo a espécie de mata mais prejudicada, principalmente no cerrado aberto.



**Figura 6** - Curvas de andamento diário das trocas de CO<sub>2</sub> em plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS) em uma área aberta de cerrado (A), e em plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* em uma área de clareira (B) e em uma área com dossel fechado (C) de mata ciliar. As plântulas foram mantidas de dezembro de 2001 a julho de 2002 na Reserva Biológica de Moji Guaçu (Moji-Guaçu - S.P.) e as medidas foram realizadas em julho de 2002.

**Tabela 5** - Valores médios ( $\pm$  desvio padrão) das razões Fv/Fm obtidas em plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* e *H. stigonocarpa* mantidas de dezembro de 2001 a julho de 2002 em 3 ambientes na Reserva Biológica de Moji Guaçu (Moji-Guaçu - S.P.). Os ambientes foram: área de mata ciliar com dossel fechado (mata fechada), área de clareira em mata ciliar (mata clareira) e área aberta em cerrado (cerrado aberto). As medidas foram feitas em julho de 2002. n = 12 indivíduos.

	<i>H. stigonocarpa</i>	<i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i>
Cerrado aberto	0,431 $\pm$ 0,09	0,195 $\pm$ 0,1
Mata clareira	-	0,39 $\pm$ 0,05
Mata fechada	-	0,31 $\pm$ 0,1

### 3.3. Efeito do substrato sobre o desempenho fotossintético de plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* (jatobá) e *H. stigonocarpa* (jatobá de cerrado)

Analisando-se a Figura 7, pode-se afirmar que não houve uma superioridade de nenhum dos tratamentos em relação à atividade fotossintética das plântulas. Percebe-se que ao longo das semanas, as plântulas foram se substituindo em valores maiores e menores, não havendo um padrão contínuo de aumento ou decréscimo na atividade fotossintética baseado no tipo de tratamento ao qual as plântulas foram submetidas.

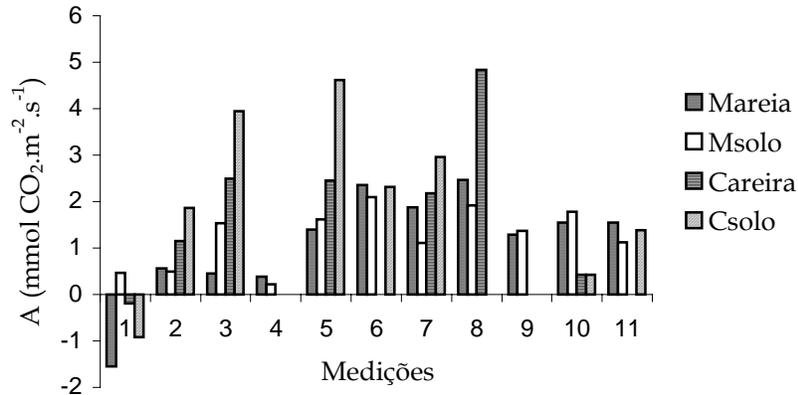
Nota-se que em algumas das medidas não há as barras de alguns dos tratamentos – por exemplo, na medição 8 não há a barra de Csolo. Isto aconteceu devido à morte da planta mantida neste tratamento que deveria ser avaliada nessa medida. Como somente uma plântula de cada tratamento foi medida a cada semana, não houve análise dos tratamentos nas medidas correspondentes às plântulas mortas.

Acredita-se que os resultados encontrados podem ser consequência do método de amostragem estabelecido, pois em cada medida foi avaliada a atividade fotossintética de uma plântula diferente em cada tratamento (ver material e métodos), ou seja, não foram acompanhadas as mesmas plantas por todo tempo do experimento. A morte de algumas das plântulas também foi prejudicial à análise dos resultados, uma vez que não havia como comparar todos os tratamentos em todas as medidas e, conseqüentemente, como analisar continuamente alguns dos tratamentos.

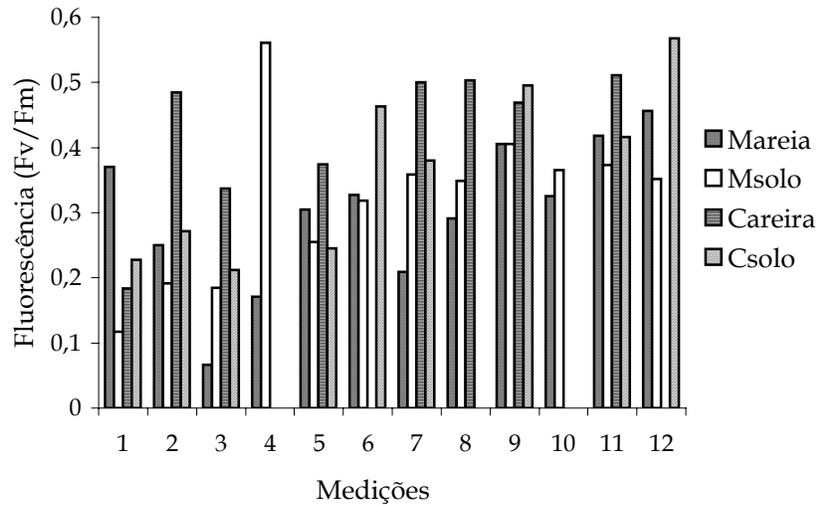
Os resultados obtidos em fluorescência, medida através da razão  $F_v/F_m$  (Figura 8), também não mostram nenhuma relação com o tipo de tratamento nos quais as plântulas foram mantidas. Entretanto, todos os valores da razão  $F_v/F_m$  foram menores do que 0,8, mostrando mais uma vez que todas as plântulas estão fotoinibidas.

Acredita-se que estes resultados também sejam decorrentes dos mesmos aspectos do método de amostragem estabelecido, citados na análise das medidas pontuais de atividade fotossintética.

Com relação às curvas de trocas gasosas, foram selecionados três gráficos (Figura 9) para que fosse feita a análise dos resultados. Os dados apresentados nos gráficos são correspondentes às medidas realizadas nos dias 23/05/2002 (Figura 9A), 28/06/2002



**Figura 7** - Medidas pontuais do desempenho fotossintético (A) de plântulas das espécies *H. stigonocarpa* (cerrado) e *H. courbaril* var *stilbocarpa* (mata). As plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* foram mantidas em (1) mistura de areia lavada e vermiculita (1:1), com a adição quinzenal de solução nutritiva de Hoagland e sob 50% da radiação luminosa natural incidente (Mareia) ou (2) solo de mata e sob 50% da radiação luminosa natural incidente (Msolo). Já as de *H. stigonocarpa* em (1) mistura de areia lavada e vermiculita (1:1), com a adição quinzenal de solução nutritiva de Hoagland e sob 75% da radiação luminosa natural incidente (Careira) ou (2) solo de cerrado e sob 75% da radiação luminosa natural incidente (Csolo). As medições foram realizadas semanalmente, de maio a julho de 2002, sendo cada número no eixo y correspondente a uma medição. n = 24 indivíduos.



**Figura 8** – Razão Fv/Fm em plântulas das espécies *H. stigonocarpa* (cerrado) e *H. courbaril* var *stilbocarpa* (mata). As plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* foram mantidas em (1) mistura de areia lavada e vermiculita (1:1), com a adição quinzenal de solução nutritiva de Hoagland e sob 50% da radiação luminosa natural incidente (Mareia) ou (2) solo de mata e sob 50% da radiação luminosa natural incidente (Msolo). Já as de *H. stigonocarpa* em (1) mistura de areia lavada e vermiculita (1:1), com a adição quinzenal de solução nutritiva de Hoagland e sob 75% da radiação luminosa natural incidente (Careira) ou (2) solo de cerrado e sob 75% da radiação luminosa natural incidente (Csolo). As medições foram realizadas semanalmente, de maio a julho de 2002, sendo cada número no eixo y correspondente a uma medição. n = 24 indivíduos.

(Figura 9B) e 29/07/2002 (Figura 9C), havendo um intervalo de cerca de 30 dias (1 mês) entre eles.

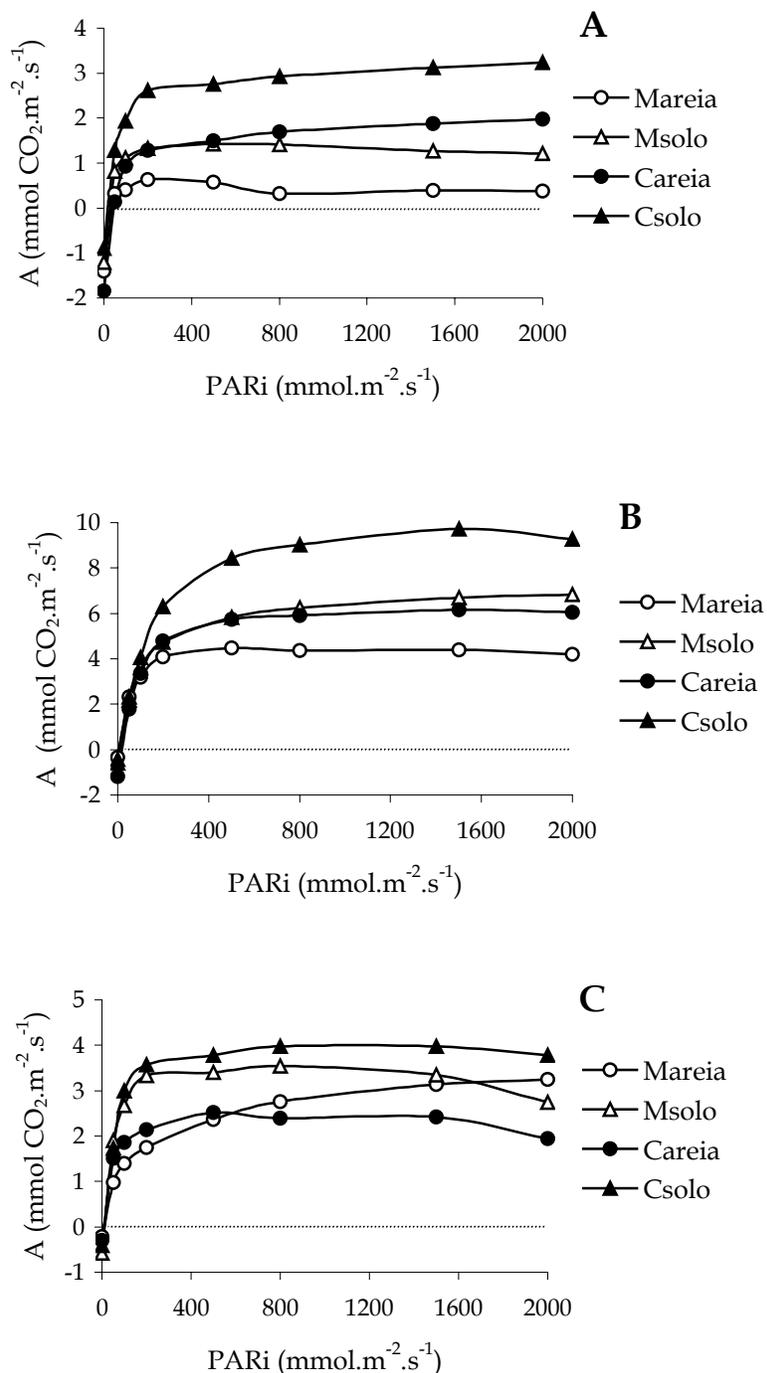
Nos três gráficos estão representados os desempenhos fotossintéticos das plântulas submetidas aos quatro tratamentos. Como nos outros gráficos construídos as plântulas de alguns dos tratamentos haviam morrido, e, nestes casos, não era possível comparar os quatro tratamentos, optou-se por apresentar somente os gráficos que pudessem ser usados como base de comparação dos tratamentos utilizados no experimento.

Apesar do primeiro gráfico ser correspondente às medidas do dia 23/05, é importante ressaltar que no dia 13/05 (cerca de 30 dias após a germinação) a plântula da espécie de mata mantida no tratamento Msolo já apresentava atividade fotossintética. A plântula medida neste tratamento apresentava os eófilos totalmente expandidos; entretanto, outras plântulas das duas espécies mantidas no mesmo e nos outros tratamentos ainda tinham seus eófilos cobertos pelos cotilédones, ainda não apresentando atividade fotossintética nesta ocasião.

Analisando-se as Figuras 9A, 9B e 9C, observou-se que foi seguido o mesmo padrão geral de aumento e diminuição na atividade fotossintética nos quatro tratamentos, sendo diferentes os valores alcançados em cada tratamento. Em maio, foram observados valores baixos de fotossíntese, seguidos por um grande aumento em junho - atingindo-se em alguns dos tratamentos, valores 3 ou até 4 vezes maiores do que os de maio - e um decréscimo em julho, com valores maiores do que os observados em maio. As atividades fotossintéticas nos pontos de saturação também foram maiores em junho nos quatro tratamentos (Tabela 6).

Acredita-se que os baixos valores de fotossíntese observados em maio possam ser resultado dos processos de desenvolvimento do aparelho fotossintético e início de funcionamento do mesmo e, conseqüentemente, início da atividade fotossintética nas plântulas, em resposta à radiação luminosa incidente nesse período.

O grande aumento na atividade fotossintética observado em junho deve ser decorrente do estabelecimento do aparelho fotossintético, havendo aí o máximo de atividade no intervalo de tempo analisado no experimento - note também que os



**Figura 9** - Curvas de resposta fotossintética a diferentes intensidades de luz (PARi) realizadas em plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (mata) e *H. stigonocarpa* (cerrado), nos dias 23/05/02 (A), 28/06/02 (B) e 29/07/02 (C). As plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* foram mantidas em (1) mistura de areia lavada e vermiculita (1:1), com a adição quinzenal de solução nutritiva de Hoagland e sob 50% da radiação luminosa natural incidente (Mareia) ou (2) solo de mata e sob 50% da radiação luminosa natural incidente (Msolo). Já as de *H. stigonocarpa* em (1) mistura de areia lavada e vermiculita (1:1), com a adição quinzenal de solução nutritiva de Hoagland e sob 75% da radiação luminosa natural incidente (Careia) ou (2) solo de cerrado e sob 75% da radiação luminosa natural incidente (Csolo). n = 12 indivíduos.

maiores valores de fotossíntese no ponto de saturação foram observados em junho (Tabela 6).

Já a queda em julho é resultante das baixas temperaturas e da diminuição na radiação luminosa incidente, uma vez que as plântulas estavam aclimatadas a uma radiação superior nos meses anteriores (maio e junho), e esta redução na radiação incidente característica da estação seca e, principalmente, do mês de julho, levou à uma queda na atividade fotossintética nos quatro tratamentos.

Em uma análise geral, pode-se afirmar que as plântulas mantidas no tratamento Csolo apresentaram maior atividade fotossintética nas três medidas (Figura 9), inclusive mostrando maiores valores nos pontos de saturação (Tabela 6).

Comparando-se os tratamentos Mareia a Msolo, tem-se que nos meses de maio e junho (Figuras 9A e 9B), a atividade fotossintética foi maior no Msolo, inclusive no ponto de saturação (Tabela 6). Em maio, os valores obtidos no tratamento Mareia foram muito próximos de zero, sendo que a saturação ocorreu em  $200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$  e a atividade foi de  $0,63\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$  (Tabela 6).

Já em julho, houve um aumento na atividade fotossintética nas plântulas mantidas no tratamento Mareia, observando-se valores muito próximos de atividade fotossintética entre os dois tratamentos ao longo das curvas (Figura 9C). Neste mês, a saturação ocorreu em  $500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$  e a atividade foi de  $3,33\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$  no tratamento Msolo, enquanto no Mareia, a saturação ocorreu em  $500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$  e a atividade foi de  $2,37\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$  (Tabela 6).

Com relação à espécie de cerrado, comparando-se os tratamentos Csolo e Careia, também foram observadas maiores atividades fotossintéticas no tratamento no qual as plântulas foram mantidas em solo (Csolo) nos três meses representados nos gráficos (Figura 9), inclusive nos pontos de saturação (Tabela 6).

Foram identificados alguns problemas no delineamento deste experimento. O primeiro foi que, em cada semana, foi medida somente uma plântula por tratamento. Com isso, não houve variabilidade nos resultados obtidos e, portanto, não foi possível se aplicar nenhum tipo de análise estatística.

**Tabela 6** - Comparação dos desempenhos fotossintéticos de plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* e *H. stigonocarpa* mantidas em 4 tipos de tratamento, no Instituto de Botânica de São Paulo. As plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* foram mantidas em (1) mistura de areia lavada e vermiculita (1:1), com a adição quinzenal de solução nutritiva de Hoagland e sob 50% da radiação luminosa natural incidente (Mareia) ou (2) solo de mata e sob 50% da radiação luminosa natural incidente (Msolo). Já as de *H. stigonocarpa* em (1) mistura de areia lavada e vermiculita (1:1), com a adição quinzenal de solução nutritiva de Hoagland e sob 75% da radiação luminosa natural incidente (Careia) ou (2) solo de cerrado e sob 75% da radiação luminosa natural incidente (Csolo). As medidas foram realizadas nos dias 23/05/2002, 28/06/2002 e 29/07/2002.

	<i>H. courbaril</i> var <i>stilbocarpa</i>						<i>H. stigonocarpa</i>					
	Msolo			Mareia			Csolo			Careia		
	23/05	28/06	29/07	23/05	28/06	29/07	23/05	28/06	29/07	23/05	28/06	29/07
Saturação ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ )	200	500	200	200	500	500	200	500	200	200	500	200
$A_{\text{max}}$ na saturação ( $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ )	1,32	4,72	3,33	0,63	4,08	2,37	2,62	5,81	3,57	1,28	4,78	2,14

Outro problema identificado foi o de que as plântulas que morreram não foram substituídas por outras; ou seja, não havia plantas reserva mantidas nas mesmas condições do experimento para substituir as que morressem. Devido a isso, não se pôde acompanhar e comparar semanalmente a atividade fotossintética nos quatro tratamentos.

#### 4. DISCUSSÃO

##### **Plasticidade e Fotoinibição**

Com os resultados dos experimentos I e II, conclui-se que a espécie de cerrado é mais tolerante à luz e menos tolerante à sombra, e a espécie de mata, vice-versa. Entretanto, nota-se, também, que pelos resultados obtidos nas medições de fluorescência, as radiações luminosas utilizadas nos experimentos realizados sob condições conhecidas e as radiações incidentes no experimento realizados no campo, em condições naturais, foram excessivas para as duas espécies. Infere-se, ainda, que a fotoinibição foi maior nas plântulas da espécie de mata.

De acordo com Press *et al* (1995), muitas espécies típicas de ambientes sombreados apresentam danos após serem expostas a alta radiação luminosa, mesmo se estiverem crescendo em um ambiente com luminosidade moderada. Silvestrini (2000) observou fotoinibição nas plântulas das duas espécies por ela estudadas em condições de baixa e de alta radiação, sendo que em *H. courbaril* observou-se uma fotoinibição crônica, tendo sido atingidos valores próximos de 0,2 na razão  $F_v/F_m$  em folhas de plântulas transferidas para alta radiação. Segundo Silvestrini (2000), os resultados encontrados indicam uma menor capacidade do aparelho fotossintético de *H. courbaril* de se manter em condições de alta radiação. Santos (2002) também observou fotoinibição em *H. courbaril* sob altas intensidades luminosas.

Apesar da fotoinibição, no mesmo trabalho Silvestrini identificou em *H. courbaril* var *stilbocarpa* um potencial de aclimação à abertura de clareiras, através de mudanças fisiológicas e morfológicas. Este resultado de Silvestrini (2000) corrobora o que foi observado para essa espécie no presente trabalho. Pode-se afirmar que a espécie de mata

apresenta maior capacidade de variação fotossintética. Em condições diferentes daquelas encontradas no seu habitat natural (condição de alta radiação, por exemplo), as plântulas da espécie de mata sobrevivem, entretanto apresentando algumas respostas, tais como, quedas na taxa fotossintética e baixos valores na razão  $F_v/F_m$ , e o amarelecimento dos folíolos.

De acordo com Silvestrini (2000), pode-se encontrar espécies climáticas com alta plasticidade e espécies pioneiras com baixa, só que com menor frequência que o contrário. Casos como o de *H. courbaril*, onde houve resposta plástica, mas com taxas fotossintéticas maiores sob baixa radiação e taxas menores sob altas intensidades luminosas não são comuns (Silvestrini, 2000). Malavasi & Malavasi (2001) afirmam que encontraram maior plasticidade (maior facilidade de aclimação do aparelho fotossintético em relação a alterações do estímulo luminoso) em mudas de *Hymenaea courbaril* (não pioneira) do que em mudas de *Schizolobium parahyba* (pioneira) em condições de campo.

Com relação à espécie de cerrado, não era esperada a fotoinibição, uma vez que se considerava que as mesmas se estabelecessem sob altíssimas intensidades luminosas no seu habitat natural, a formação vegetal denominada cerrado *sensu stricto*. Logo, entende-se que as plântulas de *H. stigonocarpa* não apresentaram o máximo de atividade fotossintética sob alta radiação e, muito menos, sob baixa radiação, como as encontradas nos ambientes de mata do experimento II e o tratamento de 3% de radiação do experimento I.

As plântulas da espécie em questão não se encontram nas melhores condições no cerrado aberto, mas conseguem garantir sua sobrevivência. Já nas condições de baixa radiação, não houve uma resposta plástica do aparelho fotossintético das plântulas. Segundo Prado & Moraes (1997) espécies arbóreas de cerrado atingem 90% do máximo de atividade fotossintética entre radiações fotossinteticamente ativas de 600 e 1200  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , que corresponde à cerca de 30 a 60% da radiação direta. Franco (2002) afirma que espécies características de ambientes abertos podem não ser capazes de crescer em locais com o dossel fechado.

Além disso, acredita-se que nos ambientes de mata utilizados no experimento II não só a radiação, mas tanto a umidade e/ou outros fatores foram desfavoráveis ao estabelecimento desta espécie nos ambientes de baixa radiação. Fetcher *et al* (1983) observaram uma alta mortalidade de plântulas de *Heliocarpus appendiculatus*, quando estas foram mantidas na sombra. De acordo com os autores, as plântulas pareciam ter sofrido infecção por fungos, como também foi observado em *H. stigonocarpa*.

Dessa forma, acredita-se que as melhores condições para o estabelecimento de plântulas de *H. stigonocarpa* seriam obtidas em um ambiente de cerrado, sob uma baixa cobertura arbórea, como, por exemplo, a copa pouco densa de um indivíduo arbóreo. Esta condição é equivalente à do tratamento cerrado fechado do experimento realizado no campo; entretanto, como já dito, não se obteve resultado neste tratamento devido à predação da parte aérea das plântulas por formigas cortadeiras.

Postula-se que a espécie de cerrado esteja adaptada a condições muito específicas para o desenvolvimento e estabelecimento de suas plântulas, apresentando uma pequena capacidade de plasticidade, no caso, fotossintética, o que poderia permitir o seu estabelecimento tanto sob altas quanto em baixas radiações.

### **Curvas de trocas gasosas**

No experimento I, concluiu-se que a espécie de cerrado teve maior eficiência fotossintética do que a espécie de mata, pois apresentou maiores valores médios de trocas gasosas nas folhas nos dois tratamentos, nas três medições. No experimento II, quando se compara as duas espécies nas suas condições naturais de ocorrência, ou seja, a espécie de cerrado no cerrado aberto e a de mata, na mata fechada, observou-se que a espécie de cerrado também apresentou maiores taxas fotossintéticas.

Válio *et al* (1966) mostraram que *H. stigonocarpa* apresenta estômatos nas epidermes superior e inferior das folhas, enquanto *H. courbaril* var *stilbocarpa* apresenta somente na epiderme superior. Entretanto, mostraram também que o número de estômatos por unidade de área na espécie de mata é quase o dobro do observado na espécie de

cerrado, e que indivíduos da espécie florestal restringem mais a transpiração na estação seca do que indivíduos da espécie de cerrado.

A maior restrição na transpiração de *H. courbaril* var *stilbocarpa* é resultado de uma menor abertura estomática, que também pode ter como consequência uma redução na atividade fotossintética. Dessa forma, parece nítida uma relação entre a maior sensibilidade da espécie de mata ao déficit hídrico e uma menor atividade fotossintética, quando comparada com a espécie de cerrado. Apesar da espécie de cerrado ter menos estômatos nas folhas, há menos limitação à abertura estomática nesta espécie, possibilitando que a mesma tenha maior atividade fotossintética.

Franco (2002) considera que as espécies arbóreas e arbustivas do cerrado mantêm taxas relativamente altas de fotossíntese. Entretanto, acredita que a maior parte dos assimilados de carbono não são usados para o crescimento, mas estocados em estruturas subterrâneas ou utilizados para componentes estruturais das folhas.

No experimento realizado no campo (experimento II), as duas espécies apresentaram maiores taxas fotossintéticas no início (janeiro) do que no fim do experimento (julho). Acredita-se que as maiores taxas em janeiro possam ser associadas ao fim da mobilização das reservas e estabelecimento fotossintético das plântulas (passagem da autotrofia para a heterotrofia), que possivelmente ocorreu neste mês. Sendo assim, em janeiro pode-se observar o máximo de atividade fotossintética nas duas espécies. Santos (2002) demonstrou que os processos de estabelecimento da fotossíntese e de mobilização de reservas dos cotilédones em *H. courbaril* ocorrem concomitantemente, em um período de transição que dura de 30 a 45 dias após a germinação.

Já a queda em julho pode ser resultado de danos progressivos nos aparelhos fotossintéticos das plântulas, resultante do processo de fotoinibição observado. Pode, ainda, estar relacionada às baixas temperaturas características do mês de julho.

No ambiente de cerrado, a queda na atividade fotossintética em julho pode ser ainda consequência dos efeitos da estação seca. A alta radiação direta que incide nas folhas, associada às baixas temperaturas e ao déficit hídrico no solo, característicos dos

cerrados durante a estação seca, podem ter induzido o fechamento estomático nas plântulas na maior parte do dia. Uma vez que as plântulas ainda apresentam raízes superficiais, que não atingem camadas mais profundas do solo, nas quais a disponibilidade de água é maior, há uma redução na condutância estomática, que implica em uma menor taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> e, conseqüentemente, na redução da atividade fotossintética. Enfatiza-se que isto pode ter ocorrido nas duas espécies e que não exclui a possibilidade de ocorrência de fotoinibição.

Lemos-Filho (2000) estudou fotoinibição em três espécies arbóreas do cerrado e observou que a razão Fv/Fm foi menor do que 0,8 no meio do dia nas espécies estudadas, tanto na estação seca quanto na chuvosa. Apontou ainda que na estação seca há uma restrição na atividade fotossintética devido a um decréscimo na condutância dos estômatos, resultando em decréscimo nos níveis de CO<sub>2</sub> nos espaços intercelulares e na redução da assimilação.

Franco (1998) encontrou em plântulas de *Roupala montana*, uma espécie perene dos cerrados brasileiros, 50, 75 e 90% do máximo da taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> em radiações de 540, 1010 e 1650 μmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>, respectivamente, no começo da estação seca. No fim da estação seca, foi observada uma queda na taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>.

Ainda no experimento realizado no campo, nas curvas de trocas gasosas, obteve-se maior atividade da espécie de cerrado no ambiente de cerrado aberto, e da espécie de mata, no ambiente de clareira de mata, tanto em janeiro quanto em julho. Esta alta atividade de *H. courbaril* var *stilbocarpa* no ambiente de clareira de mata reafirma a alta capacidade de plasticidade e aclimatação desta espécie, uma vez que, por ser uma espécie climática (Rodrigues, 1995), teria o estabelecimento de suas plântulas no interior da mata, sob o sub-bosque, em condições de luminosidade mais próxima às das encontradas na mata fechada.

### **Curvas de acompanhamento diário**

As curvas de acompanhamento diário, realizadas no campo, também fornecem importantes informações sobre as respostas ecofisiológicas relacionadas à fotossíntese

em plântulas das duas espécies estudadas. As duas espécies apresentaram maior atividade no seu habitat natural, sendo que os valores máximos atingidos pela espécie de mata na clareira de mata foram muito próximos daqueles atingidos pela espécie de cerrado no cerrado aberto. Observou-se, ainda, que as duas espécies apresentam maiores valores de fotossíntese líquida em alguns horários do dia, concentrados principalmente no início da manhã.

No ambiente de cerrado aberto, os valores máximos de fotossíntese líquida foram observados no começo da manhã e no fim da tarde nas plântulas das duas espécies, sendo que na espécie de cerrado os valores atingidos no fim da tarde são muito próximos dos atingidos de manhã, enquanto na espécie de mata, os valores da tarde são menores.

O pico de atividade no começo da manhã e a depressão na atividade fotossintética no meio do dia, no horário de maior radiação luminosa incidente, já havia sido descrito em alguns trabalhos com espécies de cerrado *in situ* (Franco, 1998; Franco & Lüttge, 2002). As taxas máximas de fotossíntese observadas em *H. stigonocarpa* também são bastante próximas das citadas para outras espécies arbóreas do cerrado (Prado & Moraes, 1997; Franco, 2002).

As plântulas de *H. courbaril var stilbocarpa* têm diferentes padrões de resposta fotossintética nos ambientes de mata fechada e de clareira de mata. Enquanto na clareira a atividade fotossintética foi muito baixa durante todo o dia, na mata fechada, o máximo de atividade fotossintética ocorreu no fim da manhã, horário de maior incidência de luz, e os valores alcançados foram quase 5 vezes maiores do que os da clareira de mata.

Observou-se que nos ambientes de mata, mesmo na clareira, a radiação luminosa incide principalmente sob a forma de feixes luminosos. Como a frequência, a duração e a magnitude do feixe luminoso podem variar de acordo com a altura do dossel (Press *et al*, 1995), algumas das respostas das plântulas a estes pulsos de luz podem não ter sido registrados, uma vez que as medidas foram feitas em intervalos de uma hora.

De acordo com Press *et al* (1995), plântulas com a habilidade de utilizar sunflecks podem apresentar maior crescimento e sobrevivência no sub-bosque. Entretanto, em

alguns casos, a alta radiação de sunflecks pode induzir danos fotoinibitórios (Press *et al*, 1995).

Com estes resultados, conclui-se que a alta plasticidade da espécie de mata permite que suas plântulas variem sua atividade fotossintética, incluindo horário de atividade máxima e os valores máximos alcançados, adaptando-se fisiologicamente às condições do ambiente onde estão se estabelecendo.

### **Efeito do substrato na atividade fotossintética**

Com relação à influência do tipo de substrato na atividade fotossintética (experimento III), obteve-se como resultado que as plântulas das duas espécies mantidas nos solos dos seus respectivos ambientes tiveram taxas fotossintéticas maiores do que as mantidas na mistura de areia e vermiculita. Dessa forma, conclui-se que, no início do período de estabelecimento das plântulas, o tipo de substrato pareceu exercer alguma influência na atividade fotossintética.

### **Considerações finais**

Sasaki *et al* (1997) encontraram que plântulas de *Dalbergia miscolobium*, uma espécie do cerrado, apresentam uma baixa assimilação de CO<sub>2</sub> e, conseqüentemente, baixas taxas fotossintéticas em condições de baixa umidade, devido ao completo fechamento estomático. Estas respostas também estão relacionadas à baixa disponibilidade de água no solo, uma vez que, segundo Sasaki *et al* (1997), nas condições de cerrado, nas quais as camadas superficiais do solo estão constantemente sujeitas à deficiência de água, o comportamento de fechamento dos estômatos evita a perda excessiva de água.

Hoffmann & Franco (2003) estudaram comparativamente alguns parâmetros de crescimento em plântulas de 9 pares congenéricos de espécies de cerrado e florestais. Observaram que as espécies florestais apresentaram menores valores de taxa de assimilação líquida e, conseqüentemente, menores taxas fotossintéticas máximas,

evidenciando a adaptação das espécies florestais a ambientes com baixa incidência de luz.

Logo, parece que as plântulas de espécies de cerrado, de forma geral, mesmo com a queda na atividade fotossintética durante a estação seca, apresentam taxas fotossintéticas mais altas do que as observadas em plântulas de espécies de mata. Conclui-se que há uma diferenciação marcada na taxa de produção de energia entre as espécies destes ambientes e na forma como esta energia é utilizada para o crescimento e estabelecimento das plântulas. Assim, o desempenho fotossintético durante o estabelecimento pode ser um fator de grande importância e que diferencia espécies florestais e de cerrado e, mais especificamente, as duas espécies estudadas.

## 5. BIBLIOGRAFIA

BAZZAZ, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Ann Rev Ecol Sys*, 10: 351-371.

BOARDMAN, N. K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 28: 355-377.

CANHAM, C. D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology*, 70: 548-550.

CHAPIN, F. S.; AUTUMN, K. & PUGNAIRE, F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, 142(supl.): S78-S92.

CHAZDON, R. L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research*, 18: 2-54.

DEMMIG-ADAMS, B. & ADAMS, W. W. 1992. Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms. *Plant, Cell and Environment*, 15: 411-419.

FELFILL, J. M.; SILVA JÚNIOR, M. C.; FILGUEIRAS, T. S. & NOGUEIRA, P. E. 1998. A comparative study of cerrado (sensu stricto) vegetation in Central Brazil. *Ciência e Cultura*, 50: 237-243.

FETCHER, N.; STRAIN, B. R. & OBERBAUER, S. F. 1983. Effects of light regimes on the growth, leaf morphology and water relations of seedlings of three species of tropical trees. *Oecologia*, 58: 314-319.

FRANCO, A. C. 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology*: 136: 69-76.

FRANCO, A. C. 2002. Ecophysiology of woody plants. In: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.). *The Cerrados of Brazil - Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York, USA.

FRANCO, A. C. & LÜTTGE, U. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO<sub>2</sub> assimilation and water use efficiency. *Oecologia*, 131: 356-365.

GARWOOD, N. C. 1995. Functional morphology of tropical tree seedlings. In: Swaine, M. D., Alexander, I. J. & Hadley, M. (eds.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Paris: UNESCO and Carnforth, UK: Parthenon.

GIVNISH, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a Whole Plant Perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15: 63-92.

GRIME, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons.

HOAGLAND, D. R. & ARNON, D. I. 1938. The water-culture method for growing plants without soil. *Agricultural Experiment Station Circular*. Univ. Calif. Agric. Expt. Stn. Circ. 347.

HENRY, H. A. L. & AARSSSEN, L. W. 1997. On the relationship between shade tolerance and shade avoidance strategies in woodland plants. *Oikos*, 80 (3): 575-582.

HOFFMANN, W. A. & FRANCO, A. C. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically-independent contrasts. *Journal of Ecology*. 91: 475-484.

KITAJIMA, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98: 419-428.

KRAUSE, G.H. & WEIS, E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*: 42: 313-349.

LAMBERS, H. & POORTER, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in ecological research*, 23: 187-261.

LEMOS-FILHO, J. P. 2000. Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. *Revista Brasileira de Botânica*, 23 (1): 45-50.

LORENZI, H. 1998. *Árvores brasileiras – Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil* – vol.1. 2 ed. Editora Plantarum, Nova Odessa, São Paulo. 352 p.

MALAVASI, U. C. AND MALAVASI, M. M. 2001. Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *Schyzolobium parahybum* and *Hymenaea stilbocarpa* seedlings grown in different light regimes. *Tree Physiology*, 21: 701-703.

MANTOVANI, W. 1983. *Composição e similaridade florística, fenologia e espectro biológico do cerrado da Reserva Biológica de Moji-Guaçu, estado de São Paulo*. Tese de Mestrado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

OBERBAUER, S. F. & STRAIN, B.R. 1985. Effect of light regime on the growth and physiology of *Pentaclethra maculosa* (Mimosaceae) in Costa Rica. *Journal of Applied Tropical Ecology*, 1: 303-320.

PICKETT, S. T. A. 1983. Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamics. *Tropical Ecology*, 24 (1): 68-84.

PRADO, C. H. & MORAES, J. A. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty wood species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica*, 33: 103-112.

PRESS, M. C.; BROWN, N. D.; BARKER, M. G. & ZIPPERLEN, S. W. 1995. Photosynthetic responses to light in tropical rain forest tree seedlings. In: Swaine, M. D., Alexander, I. J. & Hadley, M. (eds.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Paris: UNESCO and Carnforth, UK: Parthenon.

RATTER, J. A.; BRIDGEWATER, S.; ATKINSON, R. & RIBEIRO, J. F. 1996. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation. II. Comparison of the woody vegetation of 98 areas. *Edinb J Bot*, 53: 153-180.

RODRIGUES, R. R. 1995. A sucessão florestal. In: Morellato, L. P. C. & Leitão-Filho, H. F. *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp, Campinas, SP.

SANTOS, H. P. 2002. Importância ecofisiológica da reserva de xiloglucano e o controle de sua mobilização em cotilédones de *Hymenaea courbaril* L. Tese de doutorado. Instituto de Biologia. UNICAMP, Campinas.

SASSAKI, R. M.; MACHADO, E. C.; LAGÔA, A. M. M. A. & FELIPPE, G. M. 1997. Effect of water deficiency on photosynthesis of *Dalbergia miscolobium* Benth., a cerrado tree species. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 9 (2): 83-87.

SILVESTRINI, M. 2000. *Fotossíntese e acúmulo de biomassa em plantas jovens de duas espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos (pioneira X climática) de uma floresta estacional semidecidual*. Tese de mestrado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

STANCATO, G.C. 1999. *Assimilação e partição do carbono na orquídea epífita (Cattleya forbesii X Laelia tenebrosa Rolfe) sob influência de luz e deficit hídrico*. Tese de doutorado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

TAIZ, L. & ZEIGER, E. 1998. *Plant Physiology*. Sinauer Associates Inc. Massachusetts, USA.

TURNBULL, M. H. 1991. The effect of light quantity and quality during development of the photosynthetic characteristics of six Australian rainforest tree species. *Oecologia*, 87: 110-117.

VÁLIO, I. F. M., MORAES, V., MARQUES, M. & CAVALCANTE, P. 1966. Estudo comparativo do balanço d'água de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. e *Hymenaea stilbocarpa* Hayne, em condições de cerrado, na estação seca. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 38 (supl.): 261-276.

WALLER, D.M. 1986. The dynamics of growth and form. In: M.J. Crawley (ed.). *Plant Ecology*. Ed. Oxford, London.

## DISCUSSÃO GERAL

O estabelecimento da composição florística moderna é primariamente resultado de eventos históricos e biogeográficos (Franco, 2002). Durante o Pleistoceno e o início do Holoceno ocorreram grandes alterações climáticas, representadas pela alternância de períodos quentes e frios, que levaram a conseqüentes expansão e retração de florestas úmidas e de formações vegetais de clima seco (Langenheim *et al*, 1973).

Esta alternância provocou grandes alterações na disponibilidade de recursos e o aparecimento de novos habitats, propiciando os processos de especiação e diversificação de angiospermas. Estes processos teriam sido mais comuns em espécies chamadas de generalistas, ou ainda, mais tolerantes às amplitudes de variação das condições ambientais.

Simplificadamente, com o passar do tempo e com algumas condições necessárias para a ocorrência do processo de especiação (tais como o isolamento geográfico e/ou reprodutivo de uma população), estas espécies teriam dado origem a novas espécies, restritas a condições ambientais mais específicas, incluindo o surgimento de espécies endêmicas.

O processo descrito acima ocorreu principalmente na região amazônica, que também é o centro de diversidade do gênero *Hymenaea*. Postula-se no presente trabalho que a espécie *Hymenaea courbaril*, que apresenta uma distribuição bastante ampla, tenha originado no período citado *H. stigonocarpa*, que é exclusiva dos cerrados brasileiros. Diversas evidências encontradas ao longo do trabalho parecem corroborar essa hipótese.

As plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* sobreviveram em todas as condições nas quais foram colocadas nos experimentos, fossem elas naturais ou parcialmente controladas, sob altas ou baixas intensidades luminosas, diferentes tipos de substrato e diferentes condições de temperatura e umidade, incluindo a sobrevivência no ambiente aberto de cerrado. Apresentaram, entretanto, algumas respostas morfológicas e fisiológicas, tais como a redução na atividade fotossintética e na taxa de crescimento, o amarelecimento dos folíolos e valores baixíssimos na razão  $F_v/F_m$ , que poderiam ser compreendidos como respostas às condições desfavoráveis para o seu crescimento e

estabelecimento nestas condições, mas que não levaram à morte das plântulas. Isto evidencia a alta capacidade de variação desta espécie, o que teria possibilitado a colonização de novos ambientes e a conseqüente origem de novas espécies.

Com os resultados obtidos nos experimentos realizados, pôde-se identificar diferenças entre as duas espécies estudadas, que são respostas ecofisiológicas ligadas à disponibilidade de água e, principalmente à luz, resultantes da adaptação das plântulas aos seus respectivos ambientes.

No início do desenvolvimento, a espécie de mata investiu no crescimento da parte aérea e foi mais tolerante à sombra e menos tolerante à luz, enquanto a espécie de cerrado investiu na parte subterrânea e foi mais tolerante à luz e menos tolerante à sombra.

Plântulas de *H. courbaril* var *stilbocarpa* estabelecem-se prioritariamente no interior de formações florestais, sob o sub-bosque, em locais com pouca variação na baixa intensidade luminosa incidente. Entretanto, neste trabalho, observou-se que a espécie consegue se estabelecer, aclimatando-se, em áreas de clareira, como já havia sido observado por Silvestrini (2000).

Áreas de clareira são ambientes extremamente dinâmicos, nos quais a variação na radiação incidente pode variar muito em segundos pela ocorrência dos *sunflecks* (feixes luminosos). Logo, espera-se que uma espécie que ocupa este tipo de ambiente esteja adaptada à esta variação na luz. De fato, as plântulas da espécie de mata mantidas em uma clareira na mata ciliar, quando receberam um estímulo luminoso simulado intenso ( $2000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), para a construção de curvas de trocas gasosas, apresentaram taxas fotossintéticas mais altas do que plântulas mantidas em baixa radiação, sob o sub-bosque da mata ciliar (mata fechada). Entretanto, no acompanhamento diário da atividade fotossintética, estas plântulas estavam fotoinibidas e apresentaram taxas fotossintéticas muito próximas de zero durante todo o dia, enquanto as do sub-bosque apresentaram a maior atividade fotossintética da espécie em condições naturais.

Com isso, mais uma vez fica evidente que *H. courbaril* var *stilbocarpa* é uma espécie com alta capacidade de aclimação a diferentes condições ambientais, que podem

alterar a velocidade de mobilização de reservas dos cotilédones, o estabelecimento e a atividade do aparelho fotossintético e a alocação dos recursos mobilizados e produzidos.

De acordo com Silvestrini (2000), apesar de pouco comum, pode-se encontrar espécies climáticas com alta plasticidade, como é o caso de *H. courbaril* var *stilbocarpa*. De fato, Aidar et al. (2002) observaram que *H. courbaril* var *stilbocarpa* apresenta um grau de plasticidade tal, que propiciou a espécie a se aclimatar ao aumento esperado na concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> com as mudanças climáticas globais.

Estas são informações de grande importância, quando se pensa na revegetação ou no enriquecimento de áreas total ou parcialmente desvegetadas, pois denotam que o processo de regeneração natural pode ser acelerado. O conhecimento da amplitude da plasticidade fisiológica de espécies florestais permite melhorar a tecnologia associada a projetos para recuperação de áreas degradadas, nas quais se faz necessária uma intervenção humana cada vez mais intensa.

A implantação de espécies nativas nestes projetos pode amenizar o impacto ambiental negativo decorrente dos desmatamentos, e auxiliar no restabelecimento do equilíbrio desses ecossistemas. É fundamental para o sucesso dos projetos de revegetação que se tenha um maior conhecimento das exigências ecológicas das espécies a serem utilizadas.

Isto é válido tanto para formações florestais quanto para áreas de cerrado. De acordo com Godoy & Felipe (1992), para a recuperação dos cerrados é preciso que sejam utilizadas espécies típicas desta formação, mas para isto é necessário ter conhecimento das necessidades de crescimento destas espécies. Entretanto, pouco se sabe sobre cada espécie e a situação de degradação vem se agravando. Durante os últimos 25 anos, pelo menos 40% de toda a extensão do cerrado foi utilizada na implantação de pastagens e na exploração de agricultura intensa, em particular culturas anuais como soja e milho (Sano & Almeida, 1998).

A espécie de cerrado parece ter sofrido alterações, ou ainda, mutações que foram selecionadas de forma a direcionar o crescimento inicial para as raízes, auxiliando a

enfrentar o problema da falta de água no solo, e a desempenhar melhor seu aparelho fotossintético em alta radiação luminosa, condição de maior predominância no cerrado. Esta espécie é pouco tolerante a baixas radiações, o que parece ser o principal limitante para sua ocorrência em áreas florestais, além da alta umidade e outros fatores já citados.

As plântulas de *H. stigonocarpa* parecem apresentar uma plasticidade menor em relação a *H. courbaril* var *stilbocarpa* e, como consequência, uma baixa capacidade de ocupação de novos ambientes. Estão adaptadas às condições da formação vegetal de sua ocorrência natural, conseguindo sobreviver e se estabelecer somente nesta formação, em áreas mais ou menos expostas à radiação luminosa; ou seja, em um fragmento de cerrado, podem se estabelecer em uma área aberta ou em uma área com alguma cobertura arbórea.

Entretanto, é importante notar que a capacidade fotossintética desta espécie pode ser altíssima, mesmo quando está fotoinibida, mas que em condições naturais há uma restrição nesta atividade. O déficit hídrico no solo, a baixa umidade relativa do ar e altas temperaturas do cerrado implicam na redução da abertura estomática e, conseqüentemente, da taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> e da atividade fotossintética. Em condições conhecidas e parcialmente controladas, nas quais não havia herbivoria e déficit hídrico, a atividade fotossintética desta espécie em condição de radiação plena foi quase duas vezes maior do que a observada no cerrado aberto.

Entretanto, concluiu-se neste trabalho que as melhores condições para o estabelecimento natural de plântulas desta espécie seriam encontradas em uma área de cerrado com uma baixa cobertura arbórea, e não em uma área aberta. Um maior cobertura possibilita uma degradação mais rápida dos tegumentos das sementes, pelas condições microclimáticas mais amenas estabelecidas, que são mais favoráveis à ação de microorganismos. Isto acelera o processo de germinação das sementes.

Sob radiações mais baixas, a mobilização de reservas das sementes é mais lenta, devido a um menor transporte de auxina para os cotilédones. Assim, as plântulas permanecem por mais tempo com os cotilédones, e tem um melhor aproveitamento das reservas, conforme observado por Santos (2002) para *Hymenaea courbaril* var *stilbocarpa*.

As reservas, no caso da espécie do cerrado, são provavelmente usadas para o crescimento da parte subterrânea das plântulas, que é característico no início do desenvolvimento de espécies de cerrado. E, finalmente, uma maior cobertura reduz a fotoinibição e os danos provocados pelo excesso de luz e possibilita uma maior atividade fotossintética pela possibilidade de uma maior abertura estomática.

Hoffmann (1998) demonstrou que a ocorrência frequente de fogo tende a reduzir o sucesso da reprodução sexuada e a estimular a reprodução assexuada, por aumentar a produção de raízes geminíferas. Apesar de ser vista de forma negativa, pois reduz a possibilidade de aumento de variabilidade em populações naturais, a reprodução assexuada pode ter um importante papel na expansão da cobertura arbórea em locais dominados por gramíneas ou em locais degradados, o que tem sido cada vez mais comum no cerrado *sensu stricto*. O aumento da cobertura arbórea também diminui a competição de plântulas com gramíneas invasoras, uma vez que onde há a cobertura arbórea não ocorre o estabelecimento destas invasoras, facilitando o estabelecimento de plântulas e o processo de regeneração natural. Esta é mais uma informação que poderia ser utilizada em projetos de revegetação e/ou recuperação de áreas de cerrado.

Tem-se como conclusão final que há uma intrincada relação entre os processos ocorrentes desde a germinação até o estabelecimento de plântulas, fase considerada mais delicada na história de vida de uma planta. A compreensão destes processos e das respostas das espécies às condições naturais é necessária para a aplicação de projetos de revegetação e de monitoramento da regeneração natural, tanto mais em um país onde ainda se destrói a biodiversidade de florestas e cerrados, seja através da prática de queimadas ou de corte raso, para a plantação de maciços de pinheiros e eucaliptos.

## BIBLIOGRAFIA

AIDAR, M. P. M.; MARTINEZ, C. A.; COSTA, A. C.; COSTA, P. M. F.; DIETRICH, S. M. C. & BUCKERIDGE, M. S. 2002. Efeito do enriquecimento do CO<sub>2</sub> atmosférico sobre o estabelecimento de plântulas de jatobá, *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Biota Neotropica*, 2(1): <http://www.biotaneotropica.org.br/v2n1/en/abstract?article+BN01602012002>

FRANCO, A. C. 2002. Ecophysiology of woody plants. In: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.). *The Cerrados of Brazil - Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York, USA.

GODOY, S. M. A. & FELIPPE, G. M. 1992. Crescimento inicial de *Qualea cordata*, uma árvore dos cerrados. *Revta. Bras. Bot.*, 15 (1): 23-30.

HOFFMANN, W. A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology*, 35: 422-433.

LANGENHEIM, J. H., LEE, Y. & MARTIN, S. S. 1973. An evolutionary and ecological perspective of Amazonian Hylaea species of *Hymenaea* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Acta amazonica*, 3: 5-38.

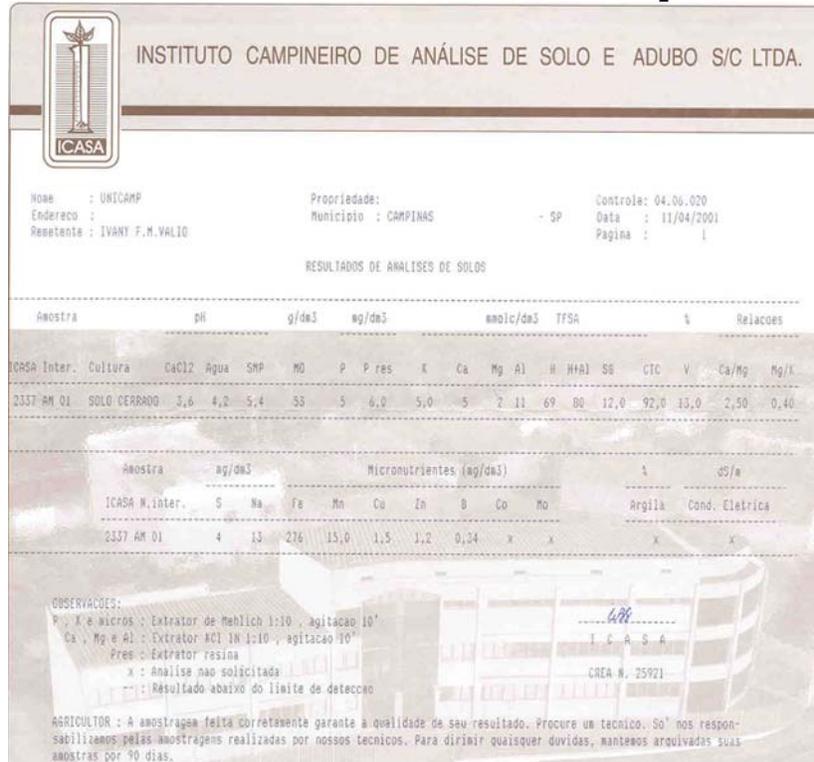
SANO, S. M. & ALMEIDA, S. P. 1998. Cerrado - ambiente e flora. Embrapa. Planaltina, DF.

SANTOS, H. P. 2002. Importância ecofisiológica da reserva de xiloglucano e o controle de sua mobilização em cotilédones de *Hymenaea courbaril* L. Tese de doutorado. Instituto de Biologia. UNICAMP, Campinas.

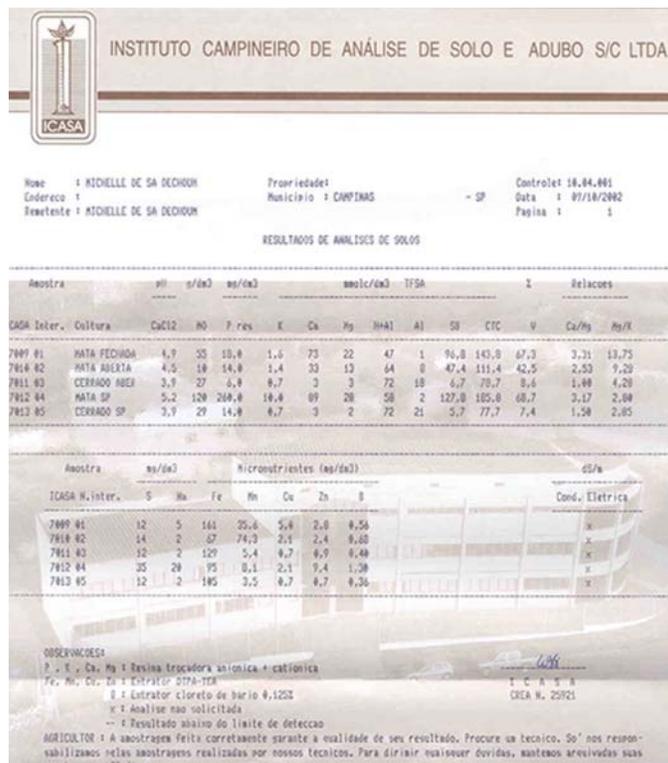
SILVESTRINI, M. 2000. *Fotossíntese e acúmulo de biomassa em plantas jovens de duas espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos (pioneira x climática) de uma floresta estacional semidecidual*. Tese de mestrado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

# **ANEXOS**

## Resultados da análise do solo utilizado no experimento I



## Resultados das análises dos solos utilizados nos experimentos II e III



**Tabela 1** - Peso seco médio total (g) ( $\pm$ ep), peso seco médio das raízes (g) ( $\pm$ ep) e peso seco médio da parte aérea (g) ( $\pm$ ep) de plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS) cultivadas em radiação plena e em solos de seus respectivos ambientes por seis meses. As abreviações T1, T2, T3, T4, T5 e T6 correspondem, respectivamente, aos meses de medições (abril a setembro de 2001). Valores seguidos pela mesma letra não são estatisticamente diferentes.

	Peso seco total		Peso seco raízes		Peso seco aéreo	
	HC	HS	HC	HS	HC	HS
T1	1,52 $\pm$ 0,4a	1,09 $\pm$ 0,3b	0,46 $\pm$ 0,002a	0,35 $\pm$ 0,001a	1,06 $\pm$ 0,26a	0,75 $\pm$ 0,18b
T2	2,7 $\pm$ 0,65a	1,97 $\pm$ 0,66b	1,01 $\pm$ 0,009a	0,82 $\pm$ 0,007b	1,68 $\pm$ 0,37a	1,14 $\pm$ 0,4b
T3	3,14 $\pm$ 1,37a	2,54 $\pm$ 1,04a	1,08 $\pm$ 0,04a	1,2 $\pm$ 0,03a	2,07 $\pm$ 0,82a	1,34 $\pm$ 0,5b
T4	4,06 $\pm$ 0,86a	3,23 $\pm$ 1,21a	1,47 $\pm$ 0,02a	0,9 $\pm$ 0,008b	2,59 $\pm$ 0,5a	2,33 $\pm$ 0,96a
T5	3,4 $\pm$ 1,81a	3,68 $\pm$ 0,93a	1,36 $\pm$ 0,08a	2,23 $\pm$ 0,05b	2,05 $\pm$ 0,96a	1,45 $\pm$ 0,28a
T6	6,27 $\pm$ 2,25a	4,27 $\pm$ 1,52b	2,31 $\pm$ 0,09a	2,61 $\pm$ 0,14a	3,96 $\pm$ 1,32a	1,66 $\pm$ 0,53b

**Tabela 2** - Razão média parte subterrânea/parte aérea em peso seco(g) ( $\pm$ ep) de plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS) cultivadas em radiação plena e em solos de seus respectivos ambientes por seis meses. As abreviações T1, T2, T3, T4, T5 e T6 correspondem, respectivamente, aos meses de medições (abril a setembro de 2001). Valores seguidos pela mesma letra não são estatisticamente diferentes.

	HC	HS
T1	0,42 $\pm$ 0,04a	0,45 $\pm$ 0,02a
T2	0,61 $\pm$ 0,11a	0,74 $\pm$ 0,11a
T3	0,48 $\pm$ 0,63a	0,89 $\pm$ 0,34b
T4	0,56 $\pm$ 0,25a	0,4 $\pm$ 0,45b
T5	0,61 $\pm$ 1,04a	1,53 $\pm$ 0,26b
T6	0,57 $\pm$ 1,52a	1,54 $\pm$ 0,73b

**Tabela 3** - Comprimento médio total (cm) ( $\pm$ ep), comprimento médio das raízes (cm) ( $\pm$ ep) e comprimento médio da parte aérea (cm) ( $\pm$ ep) de plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS) cultivadas em radiação plena e em solos de seus respectivos ambientes por seis meses. As abreviações T1, T2, T3, T4, T5 e T6 correspondem, respectivamente, aos meses de medições (abril a setembro de 2001). Valores seguidos pela mesma letra não são estatisticamente diferentes.

	Comprimento total		Comprimento raízes		Comprimento aéreo	
	HC	HS	HC	HS	HC	HS
T1	31,17 $\pm$ 6,4a	29,43 $\pm$ 5,47a	13,2 $\pm$ 1,57a	19,55 $\pm$ 2,26b	17,97 $\pm$ 0,74a	9,73 $\pm$ 0,06b
T2	44,9 $\pm$ 9,95a	28,74 $\pm$ 7,55b	23,9 $\pm$ 4,5a	17,73 $\pm$ 2,82b	21 $\pm$ 0,62a	11,13 $\pm$ 0,39b
T3	38 $\pm$ 16,18a	36,35 $\pm$ 7,83a	17,1 $\pm$ 23,5a	24,1 $\pm$ 5,94a	20,9 $\pm$ 2,84a	12,5 $\pm$ 1,38b
T4	50,45 $\pm$ 14,21a	39,25 $\pm$ 12a	27,9 $\pm$ 23,1a	26,76 $\pm$ 13,19a	22,5 $\pm$ 0,8a	12,24 $\pm$ 0,36b
T5	44,25 $\pm$ 18,66a	52,66 $\pm$ 16,38a	24 $\pm$ 27,4a	39,66 $\pm$ 26,27b	20,25 $\pm$ 1,66a	12,9 $\pm$ 0,62b
T6	54,1 $\pm$ 11,69a	59,1 $\pm$ 16,13a	27,86 $\pm$ 14,8a	45,1 $\pm$ 23,6b	26,23 $\pm$ 1,93a	14,33 $\pm$ 0,46b

**Tabela 4** - Razão média parte subterrânea/parte aérea em comprimento(cm) ( $\pm$ ep) de plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS) cultivadas em radiação plena e em solos de seus respectivos ambientes por seis meses. As abreviações T1, T2, T3, T4, T5 e T6 correspondem, respectivamente, aos meses de medições (abril a setembro de 2001). Valores seguidos pela mesma letra não são estatisticamente diferentes.

	HC	HS
T1	0,74 $\pm$ 10,5a	2,01 $\pm$ 7,9b
T2	1,14 $\pm$ 25,6a	1,66 $\pm$ 14,7b
T3	0,83 $\pm$ 87,2a	2,19 $\pm$ 19,4b
T4	1,26 $\pm$ 63,9a	2,21 $\pm$ 43,3b
T5	1,16 $\pm$ 110a	3,14 $\pm$ 84,9b
T6	1,13 $\pm$ 41,1a	3,25 $\pm$ 82,2b

**Tabela 5** - Número médio de folíolos ( $\pm$ ep) e comprimento médio da parte aérea (cm) ( $\pm$ ep) de plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS), colocadas em 3 ambientes (cerrado aberto, mata aberta e mata fechada) na Reserva Biológica de Moji Guaçu (Moji-Guaçu - S.P.). As plântulas foram acompanhadas de dezembro de 2001 a julho de 2002 e as medições foram realizadas em todas as plântulas sobreviventes nos meses de janeiro, abril e julho de 2002.

		cerrado aberto		mata aberta		mata fechada	
		HC	HS	HC	HS	HC	HS
número médio de folíolos	janeiro	6,2 $\pm$ 2,32	2,8 $\pm$ 1	5,14 $\pm$ 1,64	2	4,69 $\pm$ 1,66	2,25 $\pm$ 1,26
	abril	8	3,23 $\pm$ 1,53	8,53 $\pm$ 1,92	2	11,75 $\pm$ 2,29	0
	julho	7,5 $\pm$ 4,12	6,15 $\pm$ 3,1	16,86 $\pm$ 3,9	0	11,58 $\pm$ 2,27	0
Comprimento médio da parte aérea	janeiro	24,42 $\pm$ 5,2	7,22 $\pm$ 3,3	21,84 $\pm$ 5,7	8,17 $\pm$ 2,4	21,96 $\pm$ 6,3	11 $\pm$ 2,94
	abril	28,17 $\pm$ 1,7	9,08 $\pm$ 4	28,4 $\pm$ 5,1	8 $\pm$ 3,46	25,13 $\pm$ 5	0
	julho	24,5 $\pm$ 6,4	9,27 $\pm$ 4,3	29,79 $\pm$ 4,5	0	24,79 $\pm$ 4,8	0

**Tabela 6** – Número médio de folíolos ( $\pm$ ep) e comprimento médio da parte aérea (cm) ( $\pm$ ep) de plântulas das espécies *H. courbaril* var *stilbocarpa* (HC) e *H. stigonocarpa* (HS), colocadas em 3 ambientes (cerrado aberto, mata aberta e mata fechada) na Reserva Biológica de Moji Guaçu (Moji-Guaçu - S.P.). As plântulas foram acompanhadas de dezembro de 2001 a julho de 2002 e as medições foram realizadas em todas as plântulas sobreviventes nos meses de janeiro, abril e julho de 2002.

		cerrado aberto		mata aberta		mata fechada	
		HC	HS	HC	HS	HC	HS
número médio de folíolos	janeiro	6,2 $\pm$ 2,32	2,8 $\pm$ 1	5,14 $\pm$ 1,64	2	4,69 $\pm$ 1,66	2,25 $\pm$ 1,26
	abril	8	3,23 $\pm$ 1,53	8,53 $\pm$ 1,92	2	11,75 $\pm$ 2,29	0
	julho	7,5 $\pm$ 4,12	6,15 $\pm$ 3,1	16,86 $\pm$ 3,9	0	11,58 $\pm$ 2,27	0
Comprimento médio da parte aérea	janeiro	24,42 $\pm$ 5,2	7,22 $\pm$ 3,3	21,84 $\pm$ 5,7	8,17 $\pm$ 2,4	21,96 $\pm$ 6,3	11 $\pm$ 2,94
	abril	28,17 $\pm$ 1,7	9,08 $\pm$ 4	28,4 $\pm$ 5,1	8 $\pm$ 3,46	25,13 $\pm$ 5	0
	julho	24,5 $\pm$ 6,4	9,27 $\pm$ 4,3	29,79 $\pm$ 4,5	0	24,79 $\pm$ 4,8	0