

INFLUÊNCIA DO SOBREAMENTO SOBRE O CRESCIMENTO DE MUDAS DE ALGUMAS ESSENCIAS NATIVAS E SUAS IMPLICAÇÕES ECOLÓGICAS E SILVICUL TURAIS

VERA LEX ENGEL
UNESP/Depto. de Ciências Florestais
Caixa Postal 237
18600 - Botucatu, SP

FÁBIO POGGIANI
ESALQ/USP - Depto. de Ciências Florestais
Caixa Postal 9
13400 - Piracicaba - SP

ABSTRACT - The present work studied the most adequate light intensity for the growth of four native tree species which occur in the State of São Paulo, with the objective of determining its shade tolerance rank at the juvenile phase. The species studied were: (1) **Amburana cearensis** (Fr. Ali.) A.C.Sm., "cerejeira", family Fabaceae; (2) **Zeyhera tuberculosa** (Vell) Bur., "ipê-felpudo", family Bignoniaceae; (3) **Tabebuia avellanadae** Lorentz ex Grisebach, "ipê-roxo" family Bignoniaceae and (4) **Erythrina speciosa** Andr., "suinã" family Fabaceae, whose seedlings were grown under the shade levels of 0, 41, 68 and 82% in relation to the full daylight. Height and diameter growth rates in relation to the shade level, as well as the variation of final height and diameter, shoot dry weight and leaf area as a function of relative light intensity were analyzed. It's stressed the adaptive importance of the results, as well as its silvicultural implications. It was possible to establish an increasing order of shade tolerance as follows: **E. speciosa** < **Z. tuberculosa** < **T. avellanadae** < **A. cearensis**.

RESUMO - O presente trabalho estudou as intensidades de luz mais adequadas ao crescimento de quatro essências florestais que ocorrem no Estado de São Paulo, com o objetivo de determinar seu grau de tolerância à sombra na fase de mudas. Foram estudadas mudas de (1) **Amburana cearensis** (Fr. All.) A.C.Sm., "cerejeira", família Fabaceae; (2) **Zeyhera tuberculosa** (Vell) Bur., "ipê-felpudo", família Bignoniaceae; (3) **Tabebuia avellanadae** Lorentz ex Grisebach, "ipê-roxo", família Bignoniaceae, e (4) **Erythrina speciosa** Andr., "suinã", família Fabaceae, crescendo sob níveis de sombreamento de 0, 41, 68 e 82% em relação à luz plena do dia. Avaliaram-se taxas de crescimento em altura e diâmetro do colo em função do sombreamento, bem como a variação da altura e diâmetro finais, matéria seca da parte aérea e área foliar em função da intensidade relativa de luz. Discutiu-se a importância adaptativa dos resultados e suas implicações silviculturais. Pode ser estabelecida uma ordem crescente de tolerância à sombra na seguinte seqüência: **E. speciosa** < **Z. tuberculosa** < **T. avellanadae** < **A. cearensis**.

INTRODUÇÃO

Apesar de os valores individuais do meio ambiente não serem forças isoladas que atuam sobre as plantas, a luz é fundamental como fonte essencial e direta de energia para o desenvolvimento de todos os vegetais verdes. A distribuição local das espécies em uma comunidade florestal está fortemente influenciada pelas diferenças na disponibilidade de luz, que condiciona direta ou indiretamente grande parte dos processos de crescimento das plantas.

A luz, principalmente no que se refere à sua intensidade, tem sido reconhecida como o fator mais importante para os mecanismos de regeneração e crescimento das florestas (LUGO, 1970; WALTER, 1971; BAZZAZ, 1979; NYGREN & KELLOMAKI, 1983/1984; AMO, 1985; KOIKE et alii, 1986). A adaptação das espécies à luminosidade ambiental é importante principalmente na fase juvenil por condicionar mudanças morfogênicas e fisiológicas na sua estrutura e função (WHATLEY & WHATLEY, 1982), determinando o sucesso ou não da regeneração.

A importância deste fator tem levado diversos autores a classificar as espécies florestais em grupos ecológicos distintos de acordo com sua capacidade de adaptação às condições de luminosidade ambiental, e cujo conhecimento é chave importante para a compreensão da dinâmica das florestas e seu manejo (AMO, 1985).

Diversos parâmetros têm sido utilizados para estabelecer as bases da adaptabilidade das plantas às condições de maior ou menor grau de sombreamento. Dentre estes, parâmetros fisiológicos (BOHNING & BURNSIDE, 1956; BJORKMAN & HOLMGREN, 1963; INOUE, 1977; BAZZAZ, 1979; KOIKE et alii, 1986), morfológicos (BLACKMAN & WILSON, 1956; BOARDMAN, 1977) e ecológicos (GRIME, 1977, 1982; AMO & GOMEZ-POMPA, 1979; MARTINEZ-RAMOS, 1985) são freqüentemente avaliados, onde as variáveis de crescimento têm ocupado posição de destaque.

O presente trabalho teve como objetivo estudar a adaptabilidade à sombra de 4 espécies que ocorrem no Estado de São Paulo, através da análise de alguns aspectos de crescimento, como base para a compreensão do seu papel ecológico na dinâmica de regeneração de florestas e para o estabelecimento de algumas diretrizes silviculturais para estas espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram estudadas as seguintes espécies: (1) **Amburana cearensis** (Fr. All.) A.C.Sm., "cerejeira" ou "amburana", família Fabaceae; (2) **Zeyhera tuberculosa** (Vell) Bur., "ipê-felpudo", família Bignoniaceae; (3) **Tabebuia avellanadae** Lorentz ex Grisebach, "ipê-roxo", família Bignoniaceae, e (4) **Erythrina apeciosa** Andr., "suinã", família Fabaceae. A escolha das espécies baseou-se na sua importância ecológico-silvicultural e na hipótese de que estas apresentariam características diversas entre si quanto ao seu grau de tolerância à sombra.

Testaram-se 4 níveis de sombra, utilizando-se armações de madeira de 12,25 m² de área e 1,60 m de altura na sua parte central, cobertas com telas de polietileno preto ("sombrite"), respectivamente com 30, 60 e 80% de sombreamento conforme especificações do fabricante, e de um nível a pleno sol (0% de sombreamento). Medições feitas com luxímetro indicaram posteriormente um sombreamento médio de 41, 68 e 82% em relação à luz plena do dia, respectivamente para os níveis 2, 3.

As mudas foram produzidas por semeadura direta em sacos de polietileno com cerca de 1570 cm³ de volume, utilizando-se como substrato uma mistura de terra argilosa de subsolo (LVE), terra arenosa e composto orgânico (bagacilho de cana e esterco bovino curtido), na proporção de 4:1:1. As condições de germinação e estabelecimento das plântulas foram uniformes para todas as espécies, a pleno sol.

O delineamento estatístico utilizado foi o de blocos ao acaso, sendo que cada nível de sombra constituiu-se em um ensaio individual com 4 tratamentos (espécies) e 3 repetições, e que depois foram analisados conjuntamente. As parcelas constaram de 9 plantas.

A altura total e o diâmetro do colo foram medidos periodicamente até os 425 dias de idade para **A. cearensis**, 355 dias para **Z. tuberculosa**, 339 dias para **T. avellanadae** e 220 dias para **E. speciosa**, o que dependeu do ritmo de crescimento de cada espécie. Ao final da fase de viveiro e no momento da última medição foram amostradas 4 plantas por parcela para análise de peso seco da parte aérea e área foliar. Não foi possível a análise do peso seco de raízes.

Os dados de crescimento foram estudados através de análises de regressão em função da idade para cada espécie em cada nível de sombra, utilizando-se os modelos da equação (1) e equação (2) a seguir, respectivamente para altura e diâmetro do colo.

$$\ln(y) = a + b(x) \quad (1)$$

$$\ln(y) = a + b \cdot \ln(x) \quad (2)$$

Com a estimativa dos parâmetros foram determinadas curvas de crescimento por espécie e por nível de sombra.

Estas curvas foram comparadas entre si, através da análise dos parâmetros \underline{a} e \underline{b} dois a dois, utilizando-se o Teste "t" para 2 médias amostrais com número desigual de observações e variâncias diferentes, de acordo com STEEL & TORRIE (1960). Esta análise permitiu verificar se as curvas de diferentes níveis de sombra e mesma espécie diferiam entre si, principalmente quanto ao parâmetro 2, indicando influência do nível de sombra das taxas de crescimento.

Os dados de altura e diâmetro do colo finais, bem como de peso seco da parte aérea e área foliar foram estudados através de análises de regressão simples em função da intensidade relativa de luz (1 - % de sombreamento/100), testando-se além dos modelos da equação (1) e equação (2), também a função quadrática, equação (3).

$$y = a + bx + cx^2 \quad (3)$$

Foi avaliada também a mortalidade por espécie em cada nível de sombra, através da porcentagem de plantas vivas ao final do período de viveiro.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Sobrevivência

As mudas de **T. avellanadae** e **E. speciosa** apresentaram uma excelente sobrevivência em todos os níveis de sombra, não mostrando, ao final do período de estudo, nenhuma falha.

Com relação a **Z. tuberculosa**, esta espécie apresentou uma sobrevivência de 100% no nível de 41% de sombra, e de 96,3% nos demais níveis, o que não foi considerado correlacionar-se com sua tolerância ao sombreamento.

Entretanto, as mudas de **A. cearensis** apresentaram uma baixa sobrevivência a pleno sol, de apenas 29,3% o que aumentou sensivelmente nos demais níveis de sombra, respectivamente de 85,2, 96,3% para sombreamento de 41, 68 e 82%.

Estes resultados foram atribuídos às condições de visível estresse a que estavam submetidas as plantas a pleno sol a partir do segundo mês após a semeadura, o que já denota sua relativa intolerância a uma insolação muito intensa.

Altura

As estimativas dos parâmetros das curvas de crescimento em altura por espécie e nível de sombra, bem como os resultados do Teste "t" para comparação entre os valores dos parâmetros a e b de diferentes níveis de sombra dentro de uma mesma espécie estão resumidos na Tabela I. As curvas traçadas com valores estimados através da regressão são mostradas na Figura 1, onde os valores observados não foram plotados pelo grande número de observações.

A Tabela I mostra um bom ajuste das curvas ao modelo, tanto pelos valores de r^2 quanto de F, o que só não ocorreu para **A. cearensis** pela maior mortalidade principalmente a pleno sol, e maior variância dos dados.

Pelo exame do parâmetro b das curvas, verificou-se que para **A. cearensis**, **T. avellanadae** e **E. speciosa** o sombreamento influenciou na taxa exponencial de crescimento em altura, resultando em curvas de crescimento com diferentes formas, conforme a Figura 1, o que não ocorreu em **Z. tuberculosa**, esta última não respondendo ao sombreamento quanto à altura. Em **A. cearensis**, embora as mudas fossem inicialmente mais altas sob 0 e 41% de sombra, sua taxa de crescimento foi mais alta sob níveis de 68 e 82%, enquanto que em **T. avellanadae** o crescimento foi mais rápido sob 68% de sombra. Quanto à **E. speciosa**, esta mostrou um crescimento mais lento em altura apenas sob 68% de sombra, o que não parece estar ligado ao fator sombreamento nem a outra variável ambiental, mas sim a fatores internos das próprias plantas. Esta espécie, juntamente com **Z. tuberculosa** não respondeu portanto ao sombreamento quanto às taxas de crescimento em altura.

A altura final de plantas foi estudada através de análise de regressão simples em função da intensidade relativa da luz, IRL (%), conforme Figura 2. Observa-se uma resposta linear negativa à IRL(%) em **A. cearensis** e **T. avellanadae**, enquanto em **E. speciosa** a relação foi logarítmica positiva e em **Z. tuberculosa** não houve regressão estatisticamente significativa.

Notam-se ainda valores baixos de r^2 (alta dispersão dos dados observados), embora a análise de variância das regressões tenha mostrado valores de F altamente significativos em todos os casos.

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

Espécie	Nível de sombra (%)	N ²	Parâmetro ¹ a	Parâmetro ¹ b	r ²	F ³
1	0	203	2.5599 A	0.0011 a	03938	129.939**
	41	256	2.5115 A	00017 b	05229	276206**
	68	267	2.4205 B	0.0028 c	0.6182	429.057**
	82	267	2.4205 B	0.0027 c	05232	290.802**
2	0	187	1.5005 A	0.0041 a	07567	573.375**
	41	168	1.6531 B	0.0042 a	08311	915.569**
	68	168	1.5279 A	0.0039 a	0.7465	547.565**
	82	187	1.4424 A	0.0045 a	0.7380	517.229**
3	0	217	1.2905 A	0.0073 a	0.6845	1371246**
	41	218	1.2593 AC	00082 b	0.8667	1391.072**
	68	216	1.1661 BC	0.0090 c	0.8653	1375.035**
	82	215	1.1846 C	0.0084 b	0.8549	1255.143**
4	0	189	1.8083 AC	0.0080 a	0.7513	565.012**
	41	189	1.8027 A	00079 a	08765	1327.464**
	68	189	1.9889 B	0.0056 b	0.7776	653.933**
	82	189	1.8150 C	0.0076 a	0.7790	659.222**

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

²N = número de observações

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

Diâmetro do colo

As estimativas dos parâmetros das curvas de crescimento em diâmetro do colo por espécie e por nível de sombra, bem como o resultado do Teste "t" para comparações pareadas entre os parâmetros de diferentes níveis de sombra e mesma espécie encontram-se resumidos na Tabela II. A Figura 3 mostra as curvas traçadas com os valores estimados através das regressões; os valores observados não foram plotados pelo grande número de observações.

Nota-se um bom ajuste das curvas ao modelo da eq. (2), a não ser para **A. cearensis**, onde os menores valores de r² são devidos à maior porcentagem de falhas desta espécie.

Nota-se que as maiores taxas de crescimento em diâmetro para **A. cearensis** ocorreram nas plântulas sob níveis de 41 a 82% de sombra, mostrando que mesmo o menor nível de sombra foi suficiente para estimular o crescimento nesta espécie e que a pleno sol estas plantas praticamente não cresceram no período estudado em termos de diâmetro.

As mudas de **T. avellanadae** apresentaram um crescimento mais rápido em diâmetro no colo nos níveis de sombra maiores (68 a 82%), sendo o de 41% intermediário. Ao contrário, as mudas de **Z. tuberculosa** e **E. speciosa** apresentaram uma maior rapidez de crescimento em diâmetro sob intensidades de luz maiores de até 41% de sombra.

O diâmetro final do colo foi também estudado através de análises de regressão em função da intensidade relativa de luz, e as curvas resultantes das estimativas dos parâmetros

dos modelos que melhor se ajustarem aos dados são apresentados na Figura 4. Apesar de valores baixos de r^2 , encontraram-se valores de F da análise de variância da regressão altamente significativos, mostrando claramente um comportamento diferencial das espécies em resposta ao sombreamento.

Como se observa, **A. cearensis** aumenta exponencialmente seu diâmetro com a diminuição da intensidade luminosa, mas as plantas de **T. avellanadae** sofrem um aumento no seu diâmetro até cerca de 55-40% de IRL, voltando a diminuí-lo a intensidades mais baixas. Comportamento inverso apresentaram **Z. tuberculosa** e **E. speciosa**, que atingem valores máximos de diâmetro do colo a pleno sol, e que decaem exponencialmente com o decréscimo da IRL. Em **E. speciosa** observa-se a resposta mais acentuada do diâmetro do colo ao sombreamento, e as respostas observadas para **Z. tuberculosa** não parecem ser resultado da atividade cambial propriamente dita, mas sim da variação na espessura da casca, e portanto, na atividade de felogênio, embora estes valores não tenham sido medidos.

Matéria Seca da Parte Aérea

Como os resultados referentes à matéria seca de raízes não puderam ser avaliados, apenas os valores da parte aérea estão sendo estudados, o que é considerado válido para os objetivos do trabalho, já que existe uma relação entre biomassa de raízes e diâmetro do colo, conforme demonstrou SOUZA (1981), e que o crescimento radicular mantém uma relação de interdependência com o crescimento da parte aérea (EVANS, 1973).

A Figura 5 mostra as curvas obtidas com dados estimados através de análise de regressão, onde se observam também baixos valores de r^2 , mas valores de F altamente significativos para todas as curvas apresentadas.

A. cearensis mostrou uma sensível diminuição da matéria seca aérea com o aumento da IRL (%), o mesmo ocorrendo para **T. avellanadae**, mas esta última com uma menor amplitude de variação (menor valor de b). Ao contrário, a biomassa aérea de **E. speciosa** variou de maneira inversa, com valor máximo sendo atingido a pleno sol. A matéria seca da parte aérea de **Z. tuberculosa** não variou em função da intensidade luminosa, mostrando que esta espécie se adapta a uma ampla faixa de luminosidades ambientais.

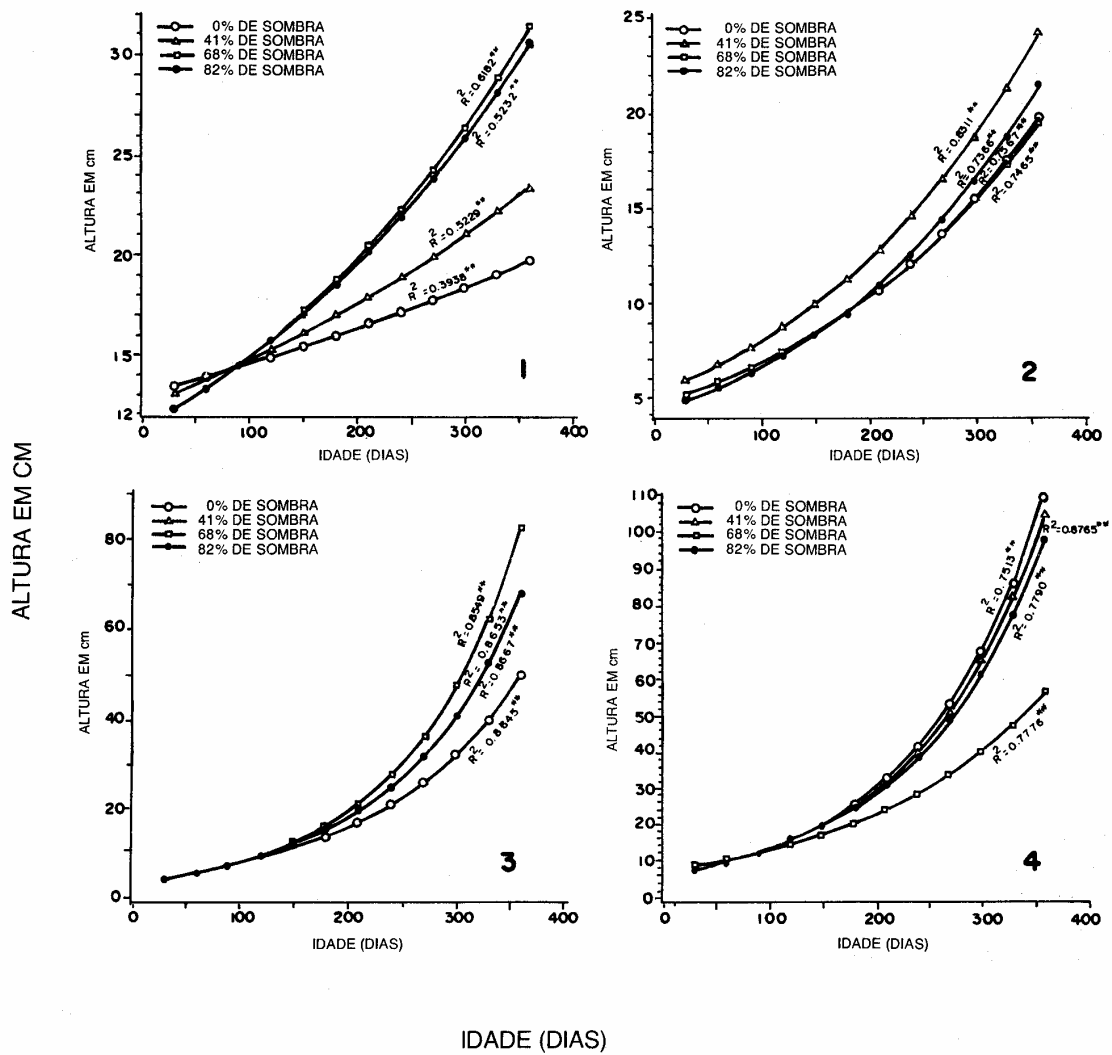


Figura 1 – Curvas de crescimento em altura de plântulas submetidas a diferentes níveis de sombra. 1. *Amburana cearensis*; 2. *Zeyhera tuberculosa*; 3. *Tabebuia avellanedae*; 4. *Erythrina speciosa*. Valores estimados por regressão.

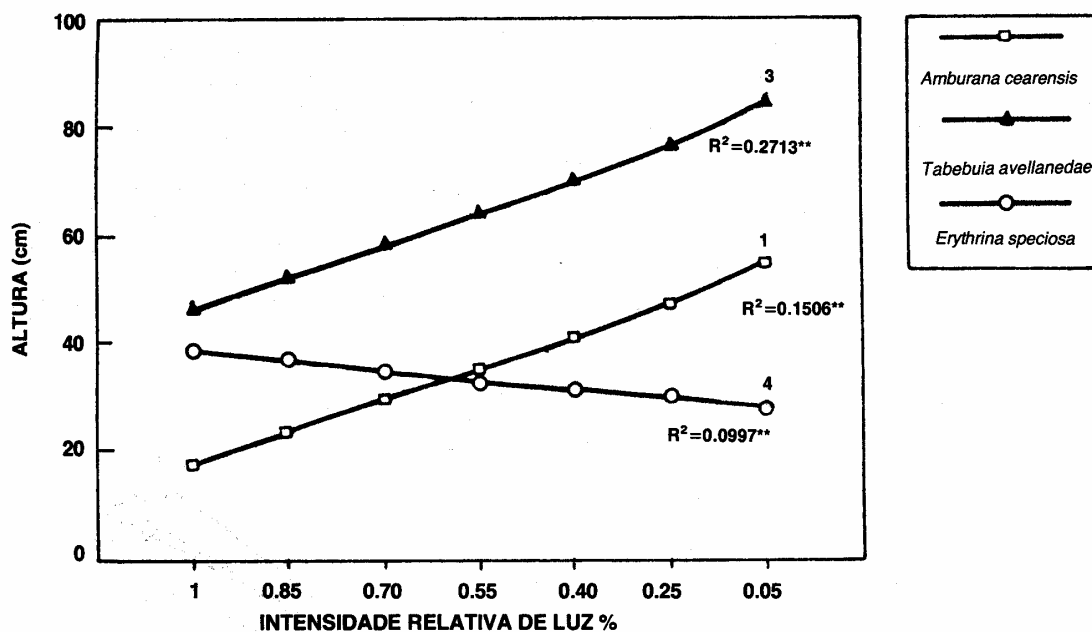


Figura 2 – Influência da intensidade relativa de luz na altura final de mudas. Valores estimados através das equações de regressão: (1) $y = 56,7671 - 39,1566x$, $F = 13,297^{**}$; (2) $y = 6,0908 - 40,0217x$, $F = 39,470^{**}$; (3) $Iny = 3,3057 + 0,3471x$, $F = 11,743^{**}$.

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

Espécie	Nível de sombra (%)	N ²	Parâmetro ¹ a	Parâmetro ¹ b	r ²	F ³
1	0	203	1.4275 A	0.0009 a	0.3551	110.131**
	41	256	0.8289 A	0.2017 b	0.4097	174.932**
	68	267	0.2839 B	0.2731 b	0.4840	248.530**
	82	267	0.2564 B	0.2608 b	0.4179	190.218**
2	0	187	-1.2874 A	0.5742 a	0.8250	872.026**
	41	168	-1.3278 A	0.6043 a	0.8744	1294.319**
	68	168	-1.1368 AC	0.5416 b	0.7948	733.110**
	82	167	-0.9768 BC	0.4847 b	0.6840	365.525**
3	0	217	-1.9141 A	0.7311 a	0.6833	1357.960**
	41	216	-2.2305 AB	0.8036 ab	0.5235	235.135**
	68	216	-2.4434 B	0.6347 b	0.8715	1451.679**
	82	215	-2.4819 B	0.8103 b	0.6734	1468.930**
4	0	189	-1.7070 A	0.9122 a	0.9266	2366.640**
	41	189	-1.6143 AB	0.9048 a	0.9022	1724.324**
	68	189	-1.6079 AB	0.8695 ab	0.8959	1609.670**
	82	189	-1.4060 B	0.6071 b	0.8540	1094.149**

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

²N = número de observações

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

Através da Figura 5 observa-se ainda que uma intensidade de cerca de 60% de luz é um ponto crítico que determina a capacidade relativa de competição entre **T. avellaneda** e **E. speciosa**. Sob intensidades de luz baixas, como as que encontraríamos em condições de mata, mesmo **A. cearensis**, que apresenta uma estratégia de ciclo vital pouco competitiva, poderia apresentar vantagens sobre **E. speciosa** em termos de matéria seca acumulada, e também em relação à **Z. tuberculosa**, que apresenta uma estratégia mais oportunista.

Área Foliar

Através da análise de regressão, nota-se uma relação logarítmica negativa entre área foliar e IRL (%), conforme afigura 6, ou seja, um aumento exponencial daquela com o aumento do sombreamento, o que só não ocorreu para **E. speciosa**, que não apresentou regressões estatisticamente significativas.

O aumento da área foliar com o aumento do sombreamento é uma das maneiras da planta aumentar sua superfície fotossintetizante, assegurando maior aproveitamento de baixas intensidades luminosas (BOARDMAN, 1977), e que segundo LUGO (1970) é próprio de espécies tolerantes à sombra.

Nota-se a grande plasticidade morfológica de **A. cearensis**, que quando cultivada sob intensidades luminosas mais baixas, é capaz de aumentar em até dez vezes a sua área foliar em relação às plantas a pleno sol.

IMPLICAÇÕES ECOLÓGICAS E SILVICULTURAIS

A cerejeira, **Amburana cearensis**, nas condições do experimento, demonstrou ser uma espécie que não apenas possui a capacidade de tolerar a sombra, mas nitidamente é favorecida por níveis de sombra acima de 56%, pelo menos durante sua fase inicial de crescimento, inclusive não sendo capaz de se adaptar às condições de plena luz de maneira satisfatória, pelas altas taxas de mortalidade demonstrada. Além disso, apesar de possuir uma alta plasticidade morfológica em resposta ao sombreamento, apresenta baixos ritmos metabólicos e de crescimento, o que caracteriza como uma espécie tolerante típica conforme os conceitos de BLACKMAN & WILSON (1956), GRIME (1982) e MARTINEZ-RAMOS (1985).

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

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

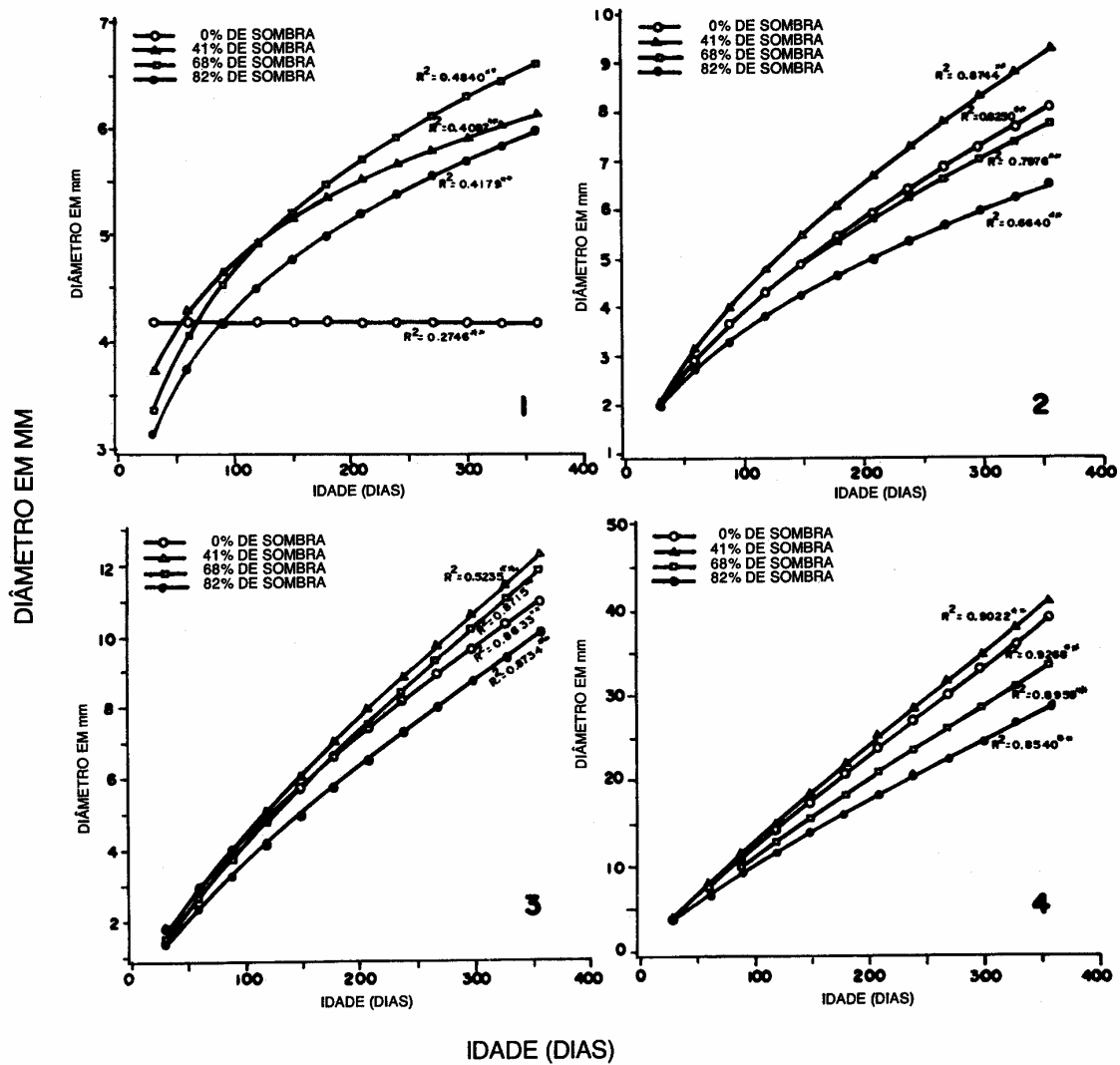


Figura 3 – Curvas de crescimento em diâmetro de colo em mudas submetidas a diferentes níveis de sombra. 1. *Amburana cearensis*; 2. *Zeyhera tuberculosa*; 3. *Tabebuia avellanadae*; 4. *Erythrina speciosa*. Valores estimados por regressão.

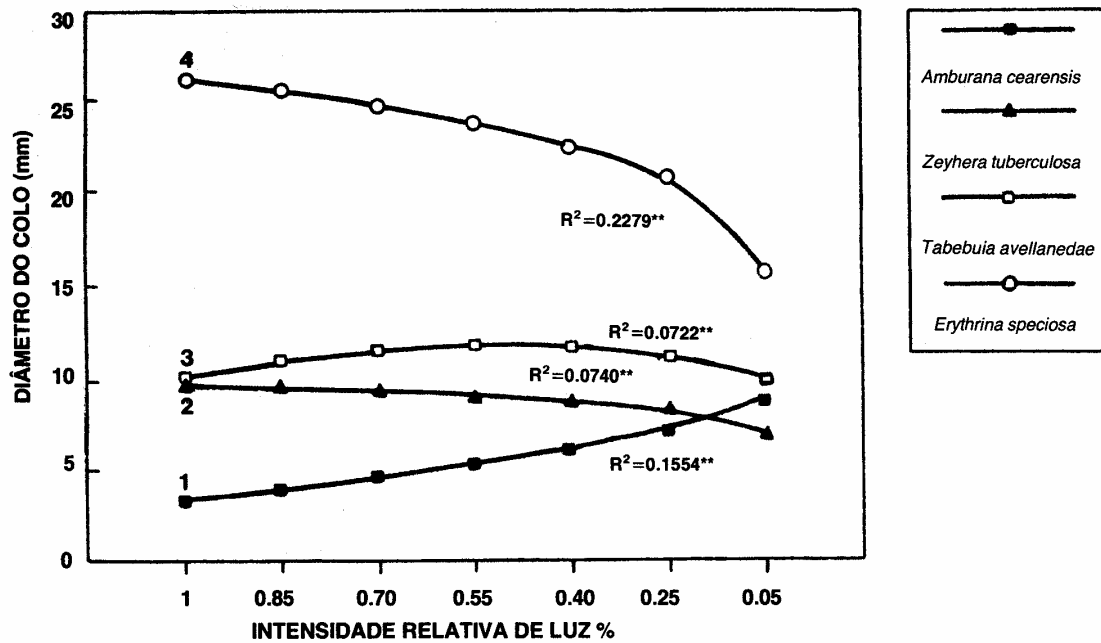


Figura 4- Variação do diâmetro do colo de mudas em função da intensidade relativa de luz. Valores estimados através das equações de regressão: (1). $\ln(y) = 2,2257 - 1,0101x$, $F = 13,803^{**}$; (2). $\ln(y) = 2,2747 + 0,1105 \ln(x)$, $F = 8,149^{**}$; (3). $y = 9,7768 + 8,1746x - 7,8365x^2$, $F = 4,084^{**}$; (4). $\ln(y) = 3,2670 + 0,16951 \ln(x)$, $F = 31,289^{**}$.

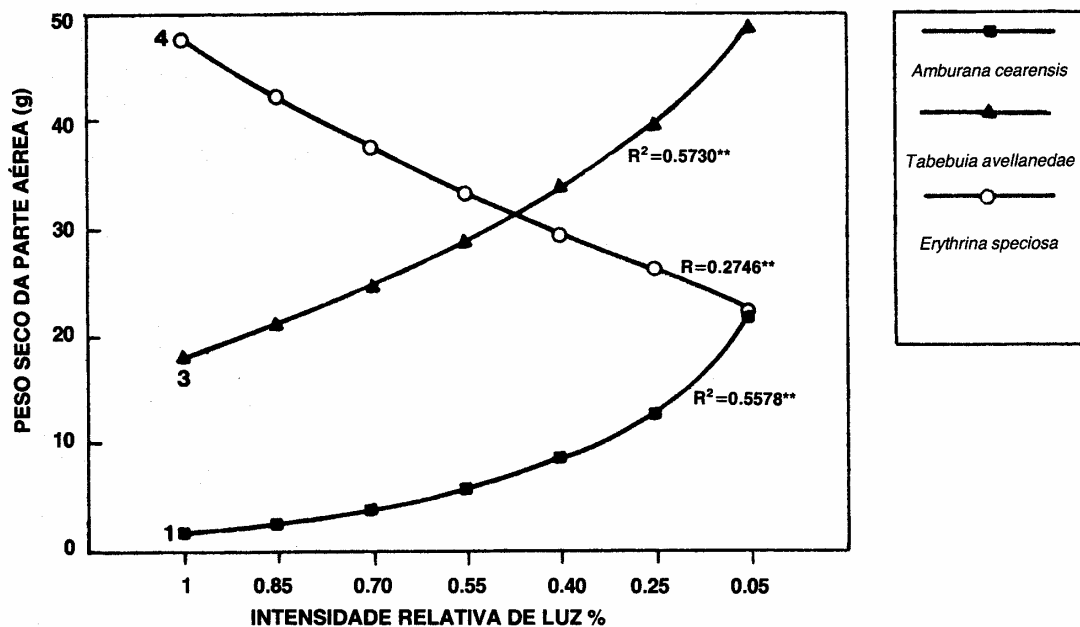


Figura 5 - Variação da matéria seca da parte aérea de mudas em função da intensidade relativa de luz. Valores estimados através das equações de regressão: (1) $\ln(y) = 3,2141 + 2,6956x$, $F = 42,885^{**}$; (3) $\ln(y) = 3,9403 - 1,0430x$, $F = 53,668^{**}$; (4) $\ln(y) = 3,2141 - 0,7981x$, $F = 17,034^{**}$.

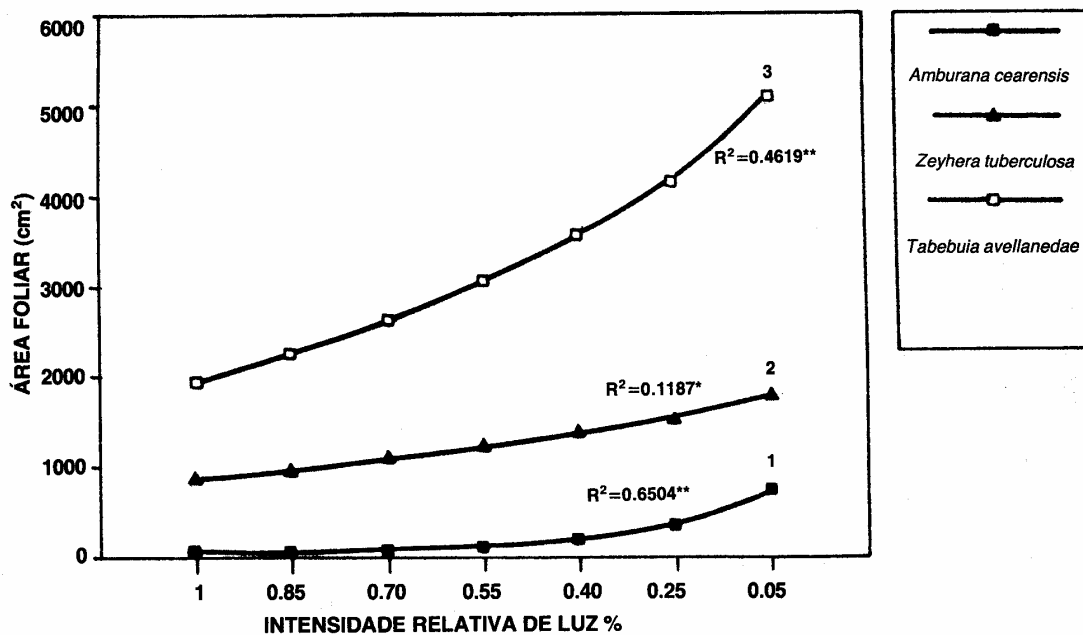


Figura 6 - Variação da área foliar total de mudas em função da intensidade relativa de luz. Valores estimados através das equações de regressão: (1) $\ln(y) = 6,7950 - 3,6357x$, $F = 63,26^{}$; (2) $\ln(y) = 7,5128 - 0,7397x$, $F = 6,059^*$; (3) $\ln(y) = 8,5884 - 1,0084x$, $F = 34,331^{**}$.**

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

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

O ipê-felpudo, *Zeyhera tuberculosa*, nas condições experimentais, confirmou sua capacidade de adaptar-se a uma grande diversidade de habitats, conforme já relatado por LUZ & FERREIRA (1985), pela sua capacidade de aclimação a uma faixa de intensidades luminosas desde pleno sol até 82% de sombra sem sequer sofrer prejuízos no seu crescimento. Apresentando um baixo grau de diferenciação morfológica em relação à sombra, e uma provável adaptação a nível bioquímico, poderia ser considerada uma espécie nômade, de acordo com MARTINEZ-RAMOS (1985), mas sendo favorecida em termos de eficiência metabólica por níveis maiores de luz (até 42% de sombra) do que *T. avellanedae*. Comporta-se como uma espécie de características sucessionais intermediárias, sendo capaz de se regenerar tanto sob o dossel da mata quanto em áreas abertas. Portanto,

ela se prestaria a plantios a céu aberto e sob cobertura, podendo inclusive ser usada em enriquecimento de mata ou ainda em consórcios com outras espécies mais tolerantes, a fim de tutorá-las.

Para a produção de mudas desta espécie, deve-se considerar a finalidade a que estas se prestarão. Para plantios sob cobertura ou de enriquecimento, as mudas produzidas sob um grau de sombreamento moderado apresentarão melhores condições de se desenvolver, por terem maior área foliar e assim serem capazes de aumentar a eficiência de captação e transformação de energia luminosa. A níveis de sombra muito altos, entretanto, esta espécie mostra uma tendência de estiolamento num "esforço" de buscar mais luz, características de plantas competitivas ou nômades. Já para plantios a céu aberto as mudas produzidas a plena luz serão mais adequadas, por apresentarem um maior diâmetro de colo, e provavelmente um sistema radicular melhor desenvolvido, possibilitando maior capacidade de explorar a umidade do solo.

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

O ipê-roxo, **Tabebuia avellanadae**, nas condições do experimento, revelou-se favorecido por níveis de sombra de 41 a 82%, mostrando uma plasticidade morfológica bastante grande em resposta ao sombreamento, característica de espécies "nômades" de acordo com o conceito de MARTINEZ-RAMOS (1985) ou "competidoras" de acordo com o conceito de GRIME (1977, 1982).

Esta espécie possui um crescimento satisfatório a pleno sol, mas é capaz de uma rápida aceleração nas suas taxas, quando exposta a um grau de sombreamento de até 68%, atingindo maiores alturas, diâmetros e área foliar sob sombreamento de moderado a forte, o que também é válido para o peso seco da parte aérea. Tais características mostram que a espécie possui uma estratégia de alocação rápida de assimilados para a parte aérea quando sombreada, o que lhe permite vencer a vegetação concorrente e expor de maneira mais favorável sua superfície fotossintetizante à luz. Em condições naturais esta espécie se beneficiaria de clareiras pequenas no dossel.

Portanto, **T. avellanadae** se presta melhor a plantios sob cobertura e plantios de enriquecimento, condições em que pode atingir taxas de crescimento bastante altas, ao contrário das que têm sido registradas para a espécie (CARVALHO, 1983). Em condições de sombra moderada, **T. avellanadae** destaca-se pelo seu crescimento inicial bastante rápido, além de desenvolver uma melhor forma e vigor geral.

Para a produção de mudas desta espécie, o sombreamento mostra-se bastante favorável, conseguindo-se mudas de melhor qualidade, considerando-se sua parte aérea. Como dificilmente um desequilíbrio muito grande entre parte aérea e sistema radicular ocorre, pode-se considerar que as mudas produzidas sob sombra terão melhores chances de sucesso mesmo a pleno sol.

As plantas de **Erythrina speciosa** mostraram-se bastante intolerantes à sombra em sua fase inicial de crescimento, em relação aos parâmetros estudados, com maior desenvolvimento a pleno sol. É capaz de sobreviver à sombra na fase inicial, mas sofre uma diminuição do crescimento em diâmetro, que deve refletir em um sistema radicular menos desenvolvido, e também diminuição da matéria seca da parte aérea. O aumento da área foliar reflete uma tentativa de aumentar a sua superfície fotossintetizante, mas que não chega a compensar a diminuição da assimilação líquida por unidade de área, como ocorrera nas demais espécies. Pelas suas características de alta dormência das sementes, taxas de

crescimento bastante altas a pleno sol, grande quantidade de água nos tecidos indicam que está adaptada a crescer em ambientes aberto, sendo características de etapas iniciais da sucessão e aproximando-se de plantas pioneiras (MARTINEZ-RAMOS, 1985). A estas evidências soma-se a capacidade de formar um sistema radicular bastante denso, vigoroso, com raízes pivotantes bem desenvolvidas e abundantes nódulos de rizobactérias, conforme o observado, o que pode torná-la mais eficiente no suprimento de água e nutrientes para a parte aérea, e mais adaptada a crescer em áreas alteradas.

Esta espécie é portanto adequada para plantios a céu aberto, em áreas degradadas e em consórcios agroflorestais. Seu rápido crescimento e alta taxa de renovação de folhas fazem com que o solo fique rapidamente coberto, e que, pela grande quantidade de folhas derrubadas, a camada orgânica possa se estabelecer. Pode inclusive ser associada a espécies tolerantes e de crescimento mais lento, como é o caso de **A. cearensis**.

A produção de mudas de melhor qualidade deve ser feita a pleno sol que corresponde às condições onde a espécie atinge seu mais pleno desenvolvimento, desde que a água não seja limitante. Convém também considerar que, como já foi salientado, são necessários estudos de sobrevivência das mudas no campo sob diferentes situações, para que recomendações mais seguras possam ser feitas a este respeito.

Com base nos parâmetros estudados, pode-se considerar que **Erythrina speciosa** é tipicamente característica de estágios iniciais de sucessão secundária, enquanto **Amburana cearensis** ocupa etapas tardias. **Zeyhera tuberculosa** e **Tabebuia avellanedae** seriam espécies de etapas intermediárias. Uma escala crescente de tolerância à sombra poderia então ser estabelecida na seguinte ordem: **E. speciosa** < **Z. tuberculosa** < **T. avellanedae** < **A. cearensis**.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Hilton Thadeu Zarate do Couto, pelas valiosas contribuições ao trabalho, e a todas as pessoas do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ/USP que colaboraram para a realização do mesmo.

À FAPESP, pela concessão da bolsa de mestrado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMO, S.R. del. Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. In: GOMEZ-POMPA, A. & AMO, S.R. del. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. México, Alhambra Mexicana, 1985. v. 2, p. 79-92.
- AMO, S.R. del & GOMEZ-POMPA, A. Crecimiento de estados juveniles de plantas e selva tropical alta perenifolia. In: GOMEZ-POMPA, A. et alii. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. México, Compañía Editorial Continental, 1979. p.549-65.
- BARBOSA, M.C. de A. Alguns aspectos morfológicos da folha de **A. cearensis** (Fr. All.) A.C.Smith, ocorrentes em áreas de agreste e caatinga do nordeste. **Brasil florestal**, Brasília, 53: 43-8, 1983.

- BAZZAZ, F.A. The physiological ecology of plant succession. **Annual review of ecology and systematics**, Palo Alto, 10: 351-71, 1979.
- BJORKMAN, O. & HOLMGREN, P. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. **Physiologia plantarum**, Copenhagen, 16: 889-915, 1963.
- BLACKMAN, G.E. & WILSON, G.L. Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment: 7 – an analysis of the differential effects of light intensity on the net assimilation rate, leaf-area ratio and relative growth rate of different species. **Annals of botany**, Oxford, 43(8): 557-61, out.1956.
- BOARDMAN, N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual review of plant physiology**, Palo Alto, 28: 355-77, 1977.
- BOHNING, R.H. & BURNSIDE, C.A. The effect of light intensity on rate of apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants. **American journal of botany**, New York, 43 (8): 557-61, out.1956.
- CARVALHO, P.E.R. Comportamento de essências florestais nativas e exóticas em dois locais do Estado do Paraná. **Silvicultura**, São Paulo, 8(28): 262-6, jan./fev. 1983.
- DUCKE, A. Estudos botânicos no Ceará. **Anais da Academia de Ciências**, Rio de Janeiro, 31(2): 211-308, 1959.
- EVANS, L.T. The effect of light on plant growth, development and yield. In: PLANT RESPONSE TO CLIMATIC FACTORS. Uppsala, 1970. Proceedings. Paris, UNESCO, 1973. p. 21-35.
- GRIME, J.P. **Estratégias de adaptación de las plantas y procesos que controlam la vegetación**. México, Editorial Limasa, 1982. 291p.
- GRIME, J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **American naturalist**, Lancaster, 982(3): 1169-94, nov./dez.1977.
- INOUE, M.T. A auto-ecologia do gênero **Cedrela**: efeitos na fisiologia do crescimento no estágio juvenil em função da intensidade luminosa. **Floresta**, Curitiba, 6(2): 58-61, 1977.
- KOIKE, T. et alii. Characteristics of the leaf dynamics and the photosynthesis of the seedlings and saplings of **Betula maximowicziana** and **Fraxinus mandshurica** var. japonica in Hokkaido, Japan. In: FUJIMORI, T. & WHITEHEAD, D.. **Crown and canopy structure in relation to productivity**. Ibaraki, Forestry and Forest Products Research Institute, 1986. p.376-408.

- LUGO, A.W. Photosynthetic studies on four species of rain forest seedlings. In: ODUM, H. T. & PIGEON, R.F. **A tropical rain forest: a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico.** Oak Ridge, U.S. Atomic Energy Commission, 1970. p. 81-101.
- LUZ, H. de F. & FERREIRA, M. Ipê-felpudo (**Zeyhera tuberculosa**) Vell. Bur: essência nativa pioneira com grande potencial silvicultural. **IPEF**, Piracicaba, (31): 13-32, 1985.
- LUZ, H. de F. et alii. **Estudo da adaptabilidade de *Amburana cearensis* (Fr. All.) A.C.Smith a diferentes microclimas e solos.** Piracicaba, ESALQ/USP - Departamento de Ciências Florestais, 1985. 8p. (Relatório não publicado).
- MARTINEZ-RAMOS, M. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In: GOMEZ-POMPA, A. & AMO, S.R. del. **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.** México, Alhambra Mexicana, 1985. v.2, p. 191-239.
- NYGREN, M. & KELLOMAKI, S. Effect of shading on leaf structure and photosynthesis in young birches, ***Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.** **Forest ecology and management**, Amsterdam, 7: 119-32, 1983/1984.
- RIZZINI, C.T. **Árvores e madeiras úteis do Brasil:** manual de dendrologia brasileira. São Paulo, Edgard Blücher/EDUSP, 1971. 249p.
- SOUZA, L.J.B. de. **Fotomorfosee crescimento de *Cedrella fissilis* Vell. no viveiro e no plantio de enriquecimento em linhas.** Curitiba, 1981. 117p. (Tese - Mestrado - UFPR)
- STEEL, R.D. & TORRIE, J.H. **Principies and procedures of statistics with special reference to the biological sciences.** New York, McGraw-Hill, 1960. p.81.
- WALTER, H. **Ecology of tropical and subtropical vegetation.** Edinburg, Oliver & Boyd, 1971. cap. 1, p. 1-29.
- WHATLEY, J.M. & WHATLEY, F.R. **A luz e a vida das plantas.** São Paulo, EPU/EDUSP, 1982. 101 p. (Temas de Biologia, 30).