

**Universidade de São Paulo**  
**Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Caracterização ecofisiológica de espécies nativas da Mata Atlântica  
sob dois níveis de estresse induzidos pelo manejo florestal em área  
de restauração florestal no Estado de São Paulo**

**Cláudia Maria Iannelli-Servín**

Tese apresentada para obtenção do título de  
Doutor em Recursos Florestais, com opção em  
Conservação de Ecossistemas Florestais

**Piracicaba**

**2007**

**Cláudia Maria Iannelli-Servín**  
**Engenheiro Agrônomo**

**Caracterização ecofisiológica de espécies nativas da mata atlântica sob dois níveis de estresse induzidos pelo manejo florestal em área de restauração florestal no Estado de São Paulo**

**Orientador:**  
**Prof. Dr. JOSÉ LUIZ STAPE**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em Recursos Florestais, com opção em Conservação de Ecossistema Florestais.

**Piracicaba**  
**2007**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)**  
**DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP**

Iannelli-Servín, Cláudia Maria

Caracterização ecofisiológica de espécies nativas da mata atlântica sob dois níveis de estresse induzidos pelo manejo florestal em área de restauração florestal no Estado de São Paulo / Cláudia Maria Iannelli-Servín. - - Piracicaba, 2007.

94 p. : il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2007.  
Bibliografia.

1. Ecofisiologia 2. Manejo florestal 3. Mata Atlântica 4. Plantas nativas  
5. Reflorestamento 6. Sucessão florestal I. Título

CDD 634.94

**Dedico aos meus pais e ao meu filho, Henrique  
que encheu minha vida de alegria a quatro anos.**

**Dedico também a dois Engenheiros Florestais:  
Manoel de Freitas, que sempre me acompanhou e incentivou,  
e ao Professor José Luiz Stape, por me receber e orientar.**

## **AGRADECIMENTO**

**Ao Professor José Luiz Stape, pela dedicação e incentivo,**

**Ao Professor Ricardo Ferraz Oliveira, que como sempre me apoiou e orientou a seguir o melhor caminho,**

**Ao Engenheiro Agrônomo Rafael Vivian, pela ajuda nas medições de fotossíntese no campo e pelas ajudas constantes,**

**Aos estagiários Ricardo Sixel e Bruno Assunção do Grupo Florestal Monte Olimpo, pelo apoio no campo, laboratório, disponibilidade e incentivo constante,**

**Aos funcionários do Horto Florestal de Anhembi por facilitar o trabalho de campo ajudando nas medições,**

**A Engenheira Florestal Ana Heloisa Carnaval, pela ajuda nas medições de fotossíntese,**

**Ao convênio IPEF/ESALQ – Petrobrás, pela oportunidade,**

**Aos amigos do laboratório de Fisiologia do Estresse, pelas discussões interessantes e esclarecimentos sobre fisiologia e outros temas,**

**Ao Engenheiro Agrônomo André Kun pela ajuda nas análises de laboratório,**

**Ao Ricardo Ambar e Jaime Cardelli pelo apoio nos croquis e formatação,**

**Ao professor Ricardo Rodrigues, pela oportunidade,**

**A toda minha família, minhas irmãs, meu marido, pelo apoio e ajuda.**

**SUMÁRIO**

RESUMO.....	7
ABSTRACT .....	9
LISTA DE FIGURAS.....	10
LISTA DE TABELAS .....	12
1 INTRODUÇÃO .....	15
2 DESENVOLVIMENTO.....	19
2.1 Sucessão Ecológica .....	19
2.2 Ecofisiologia da Floresta .....	22
2.3 Restauração florestal.....	28
2.4 Material e métodos .....	30
2.4.1 Local.....	30
2.4.2 Delineamento experimental.....	30
2.4.2.1 Parcelas Experimentais.....	34
2.4.3 Análises de crescimento.....	35
2.4.3.1 Variáveis dendrométricas .....	35
2.4.3.2 Reclassificação das espécies em grupos sucessionais .....	36
2.4.3.3 Área foliar específica .....	36
2.4.4 Variáveis fisiológicas .....	37
2.4.4.1 Variáveis fisiológicas de campo - Fotossíntese.....	37
2.4.4.2 Variáveis fisiológicas em laboratório .....	39
2.4.4.2.1 Seleção das plantas .....	39
2.4.4.2.2 Clorofila a, clorofila b, clorofila total .....	39
2.4.4.2.3 Proteína total solúvel .....	40
2.4.4.2.4 Teores de macronutrientes.....	40
2.4.5 Índices de Flexibilidade .....	41
2.4.6 Análises Estatísticas.....	42
2.5 Resultados e discussão.....	43
2.5.1 Clima .....	43
2.5.2 Análises de Crescimento.....	45

	6
2.5.2.1 Variáveis dendrométricas e reclassificação dos grupos sucessionais.....	45
2.5.2.2 Área foliar específica (AFE).....	55
2.5.3 Variáveis fisiológicas .....	58
2.5.3.1 Variáveis fisiológicas de campo - fotossíntese .....	58
2.5.3.2 Variáveis fisiológicas de laboratório .....	64
2.5.3.2.1 Clorofila a, clorofila b, clorofila total .....	64
2.5.3.2.2 Proteínas totais solúveis.....	71
2.5.3.2.3 Teores de macronutrientes.....	76
2.5.4 Análise de Correlação de Pearson.....	82
2.5.5 Flexibilidade das plantas ao estresse.....	83
3 CONCLUSÃO.....	87
REFERÊNCIAS.....	90

## RESUMO

### **Caracterização ecofisiológica de espécies nativas da mata atlântica sob dois níveis de estresse induzidos pelo manejo florestal em área de restauração florestal no Estado de São Paulo**

Com o objetivo de estudar o desenvolvimento de espécies florestais nativas em área de restauração florestal e sob diferentes condições de estresse, foi avaliado o desempenho e respostas de 20 espécies florestais nativas crescidas sob duas diferentes condições de manejo, que resultam em maior (manejo usual) e menor nível de estresse (manejo máximo, com maiores doses de fertilizantes e sempre livre de matocompetição). As parcelas foram selecionadas em experimento instalado na Estação Experimental de Anhembi, da USP (latitude 22°47' S e longitude 48°09' W), implantado em área de pastagem degradada em março de 2004, e avaliado aos 2,5 anos. As parcelas experimentais selecionadas estavam no espaçamento de 3 m x 2 m, possuindo 1270 m<sup>2</sup> de área total e 792 m<sup>2</sup> de área útil, com 132 plantas mensuráveis, com quatro repetições. As variáveis de crescimento estudadas foram: altura, diâmetro a 30 cm do solo, volume e área foliar específica) e as fisiológicas foram: fotossíntese, clorofila a, clorofila b, clorofila total, proteínas totais solúveis, teores foliares de macronutrientes. Mediram-se todas as plantas para as variáveis dendrométricas e três plantas médias, para as análises fisiológicas. Os resultados foram analisados como um fatorial 2x2, sendo os fatores grupo sucessional (pioneiras e não pioneiras) e manejo (usual e máximo). As espécies pioneiras apresentaram maiores valores de crescimento e sobrevivência que as espécies não pioneiras, independentemente do manejo utilizado. Os volumes das espécies pioneiras foram 27 maiores que as não pioneiras sob manejo usual e de 5 vezes maiores sob manejo máximo. O manejo silvicultural máximo, que propicia menor estresse ambiental, apresentou maiores valores de crescimento e sobrevivência que o manejo usual, com maior estresse ambiental, independentemente do grupo sucessional. O volume do manejo máximo foi de 4,6 vezes maior que no manejo usual para as pioneiras e de 25,5 vezes maior para as não pioneiras. As espécies pioneiras apresentaram maiores atividades fotossintéticas (fotossíntese, clorofila a e proteínas solúveis totais) que as espécies não pioneiras, independentemente do manejo utilizado. As taxas de fotossíntese das espécies pioneiras foram 52% maiores que as não pioneiras sob manejo usual e de 40% maiores sob manejo máximo. O manejo silvicultural máximo apresentou maiores valores das variáveis fisiológicas do que o manejo usual, independentemente do grupo sucessional. A taxa de fotossíntese do manejo máximo foi 18% maior que o manejo usual para as pioneiras e de 30% maior para as não pioneiras. As não pioneiras apresentaram, em média, maior flexibilidade que as espécies pioneiras, apesar de não significativo, dada a alta variabilidade da flexibilidade das espécies dentro dos grupos. Com base nos resultados, e para fins de orientação na escolha das espécies para plantio de acordo com as práticas silviculturais a serem utilizadas (com maior ou menor alívio dos

estresses), propôs-se que as espécies nativas sejam agrupadas em 4 classes, de acordo com o seu ritmo de crescimento e nível de flexibilidade volumétrica.

Palavras-chave: Restauração florestal, Reflorestamento, Estresse, Flexibilidade

## ABSTRACT

### **Ecophysiology of native species of the atlantic forest under two environmental stress levels induced by silvicultural practices in a restored area of Sao Paulo State**

The study purpose is to evaluate the development of 20 native species in a area under restoration and submitted to two levels of environmental stress according to silvicultural practices. The usual practices has a higher level of stress and the maximum practices resulted in a lower level of stress, due to a higher fertilization regime and a complete weed-control. The experimental plots were selected from a experiment located on the Experimental station of USP in Anhembi (22°47' S and 48°09' W), planted in a pasture in march 2004, and evaluated at 2,5 years-old. The plots were planted in a 3 m x 2 m spacing, with 1270 m<sup>2</sup> of total area and 792 m<sup>2</sup> of usable area, with 132 trees, with four replications. The variables measured were high, diameter at 30 cm and volume. Physiological variables included photosynthesis, a b and total chlorophyll, total soluble proteins and leaf macronutrients, besides specific leaf area. All trees of each plot were measure for growth estimates and three trees per species and management for the physiological variables. The analysis were done considering a 2 x 2 factorial design with the factors ecological group (pioneers and non pioneer) and silviculture (usual and maximum). The pioneer species had a better growth than non pioneer. The volume of the pioneer species were 27-fold larger than non pioneers under usual silviculture and 5-fold larger under maximum silviculture. The maximum silviculture showed a 4,6-fold larger volumetric growth compared with the usual silviculture dor pioneers species, and 25,5-fold larger growth for non pioneer ones. Pioneer species also showed larger physiological metabolisms than non pioneer ones. Photosynthesis of the pioneers were 52% larger than the non pioneer under usual silviculture and 40% under maximum silviculture. Photosynthesis were also enlarged by maximum silviculture between 18 and 30%. In general, non pioneer species were more flexible (larger responses to the alliviation of stress) than pioneer species, although there were a large variability. The results allowed the establishment of 4 classes of species, classified by growth rate and flexibility, with can be used to better recommendation of species to different restoration conditions.

Keywords – Forest recovering, Restoration, Stress, Flexibility

**LISTA DE FIGURAS**

- Figura 1 – Croqui do ensaio experimental de restauração completo em Anhembi-SP, indicando a posição dos blocos e parcelas. Neste estudo, apenas os tratamentos A2U e A2X, de todos os blocos, foram utilizados.....32
- Figura 2 – Croqui com a distribuição espacial das espécies nas parcelas com espaçamento 3 x 2 m, plantio de 50% pioneira e 50% não pioneira, e manejo usual ou máximo.....34
- Figura 3 – Distribuição das espécies por volume ( $\text{dm}^3$ ) aos 2,5 anos nos manejos usual e máximo, ordenados pelo volume no manejo usual.....50
- Figura 4 – Crescimento em volume, aos 2,5 anos, dos grupos de espécies pioneiras e não pioneiras, nos manejos usual (maior nível de estresse) e máximo (menor nível de estresse).....53
- Figura 5 – Mortalidade (%) das espécies pioneiras e não pioneiras nos manejos usual e máximo aos 2,5 anos.....54
- Figura 6 – Atividade fotossintética das espécies estudadas, aos 2 anos, em folhas maduras e a pleno sol, nos dois níveis de manejo (estresse).....60
- Figura 7 – Relação das taxas fotossintéticas nos grupos de espécies pioneiras e não pioneiras sob manejos usual e máximo, aos 2 anos.....62
- Figura 8 – Teores médios de clorofila total encontrado nas plantas crescidas nos manejos usual e máximo, com maior e menor nível de estresse.....69

	11
Figura 9 – Relação dos teores de clorofila total encontrado nas espécies pioneiras e não pioneiras e nos manejos usual e máximos aos 2 anos.....	70
Figura 10 - Teores de proteínas totais solúveis encontrados nas espécies estudadas quando crescidas nos manejos com maior e menor estresse.....	74
Figura 11 - Teores de proteína total solúvel nas espécies pioneiras e não pioneiras crescidas em manejo usual e máximo, ambiente com menor e maior níveis de estresse.....	75
Figura 12 – Teores de nitrogênio foliar encontrados nas plantas crescidas em manejo usual e máximo.....	80
Figura 13 – Teores de nitrogênio foliar encontrados nas espécies pioneiras e não pioneiras crescidas em manejo usual e máximo, ambientes com maior e menor níveis de estresse.....	81

**LISTA DE TABELAS**

- Tabela 1 – Características botânicas propostas empiricamente para espécies arbóreas classificadas em pioneiras e não pioneiras.....21
- Tabela 2 - Diferentes características entre plantas adaptadas ou aclimatadas ao sol e sombra.....24
- Tabela 3 – Alterações encontradas nos tecidos foliares de *Chorisia speciosa* quando crescidas em solução nutritiva com deficiência nos macronutrientes.....27
- Tabela 4 – Relação das 20 espécies nativas utilizadas no ensaio, com nome popular, científico, família botânica, e sigla utilizada ao longo do trabalho. Indica-se ainda a classificação das mesmas em grupos sucessionais, em pioneira (P) e não pioneira (NP) de acordo com a literatura.....33
- Tabela 5 – Metodologias e extratores utilizados na análise de macronutrientes das amostras compostas das folhas coletadas de 3 indivíduos das 20 espécies nos manejos usual e máximo.....40
- Tabela 6 – Dados meteorológicos médios mensais coletados na Estação Experimental de Anhembi, de março de 2004 a julho de 2006.....44
- Tabela 7 – Valores médios de altura (cm), diâmetro a 30 cm (D30, cm) e volume (V, dm<sup>3</sup>) das espécies estudadas e nos dois grupos silviculturais (manejos usual e máximo).....46
- Tabela 8 – Reclassificação das espécies em pioneiras e não pioneiras de acordo com o volume real observado das plantas aos 2,5 anos no manejo usual.....48

Tabela 9 – Análise de variância para volume aos 2,5 anos.....	51
Tabela 10 – Valores médios de altura (cm), diâmetro a 30 cm (D30, cm) e volume (dm <sup>3</sup> ) nas espécies pioneiras e não pioneiras nos manejos usual e máximo.....	51
Tabela 11 – Análise de variância para área foliar específica.....	55
Tabela 12 – Valores médios de área foliar específica (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> ) obtidos nos tratamentos usual e máximo por espécie, e média dos grupos sucessionais e de manejo.....	56
Tabela 13 – Análise de variância para as taxas de fotossíntese aos 2 anos.....	58
Tabela 14 – Valores médios de fotossíntese (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ) obtidos nas 20 espécies estudadas, e agrupadas em pioneiras e não pioneiras, nos manejos usual e máximo.....	59
Tabela 15 – Análise de variância para teores foliares de clorofila a.....	64
Tabela 16 – Análise de variância para os teores foliares de clorofila b.....	64
Tabela 17 – Análise de variância para os teores foliares de clorofila total.....	64
Tabela 18 – Valores médios dos teores de clorofila a e clorofila b encontrados nos extratos foliares por espécie e pelos fatores grupos sucessionais e manejo.....	66

Tabela 19 – Valores médios dos teores de clorofila total ( $\text{mg l}^{-1}$ ) encontrados nos extratos foliares por espécie e pelos fatores grupos sucessionais e manejo.....	67
Tabela 20 – Resultados da análise de variância para proteínas totais solúveis.....	71
Tabela 21 – Valores médios de proteínas totais solúveis (PTS) encontradas na análise das folhas de espécies pioneiras e não pioneiras, por grupo sucessional e manejo.....	72
Tabela 22 – Análise de variância para nitrogênio foliar.....	76
Tabela 23 – Valores médios dos teores de nitrogênio, fósforo e potássio encontrados nos extratos foliares por espécies, e por grupo sucessional e manejo.....	77
Tabela 24 – Valores médios dos teores de cálcio, magnésio e enxofre encontrados nos extratos vegetais por espécie, e por grupo sucessional e manejo.....	78
Tabela 25 – Correlação de Pearson para as variáveis fisiológicas estudadas e o volume aos 2,5 anos.....	82
Tabela 26 – Flexibilidade volumétrica (Flex.Vol) e fisiológica (Flex.Fis) das espécies pioneiras e não pioneiras aos manejos com maiores (usual) e menores (máximo) níveis de estresse.....	84

## 1 INTRODUÇÃO

Os remanescentes florestais existentes hoje no Estado de São Paulo correspondem a pequenas manchas de florestas, entre áreas agrícolas, parcialmente degradadas pela extração de madeira e incêndios recorrentes (RODRIGUES et al., 2002). Dentre as formações florestais brasileiras a Floresta Tropical Atlântica, e notadamente a floresta estacional, foi a que mais sofreu com a devastação e está reduzida a apenas 7% da cobertura original no Estado de São Paulo (Secretaria do Meio Ambiente, 2000).

Além disso, boa parte das áreas desmatadas, e que foram abandonadas, tendem a apresentar uma baixa capacidade de auto-recuperação, necessitando de projetos de restauração florestal para sua adequação. Nestes projetos, a primeira etapa consiste na avaliação do potencial de regeneração natural pelo banco ou chuva de sementes. No entanto, em muitos casos a resiliência da área foi afetada e um dos procedimentos indicados é a restauração através do plantio de mudas de espécies locais (KAGEYAMA; GANDARA, 2000). Particularmente para as florestas da Mata Atlântica, a restauração florestal através do plantio de mudas é comumente utilizada pois o tipo de vegetação apresenta baixa potencial de brotação de raízes, diferentemente do que ocorre nas espécies de Cerrado.

A restauração florestal deve propiciar o restabelecimento das relações ecológicas e da sucessão vegetal (RODRIGUES et al., 2002), porém, o comportamento das espécies em florestas naturais e em restaurações são distintas face às diferenças ambientais existentes entre as clareiras naturais e as áreas degradadas. Na restauração a escolha adequada das espécies é essencial para o estabelecimento, e perpetuação dos plantios, uma vez que o plantio das mudas de diferentes espécies e grupos sucessionais é realizado em um mesmo momento devido aos aspectos técnicos e econômicos da implantação. Resulta-se assim, que todas as espécies crescem, inicialmente, sob as mesmas condições de luz e de manejo.

Na restauração, o manejo utilizado desde o preparo da área para receber as novas plantas até a manutenção deve ser adequado para aliviar os estresses

nutricionais, hídricos, térmicos e de competição, normalmente encontrados em áreas degradadas a serem restauradas. Assim, operações de preparo de solo, fertilização, controle de pragas e ervas daninhas, por exemplo, visam minimizar tais estresses para garantir o rápido desenvolvimento da floresta e a restauração dos processos ecológicos. Porém, a falta de informação sobre as respostas das espécies nativas da Mata Atlântica frente a ambientes com diferentes níveis de estresse limita a recomendação das mesmas de acordo com as técnicas de plantio, e podendo, inclusive, comprometer a restauração florestal logo na primeira fase do processo, que é o plantio e desenvolvimento inicial da floresta.

Conhecer as respostas das diferentes espécies aos estresses ambientais significa compreender as respostas fisiológicas das mesmas aos diferentes estímulos físicos e biológicos, e suas adaptações evolutivas para superá-los ou tolerá-los (PEARCY, 1987). Assim, o estudo da ecofisiologia das espécies nativas usadas em restauração florestal pode auxiliar na adequação das metodologias de restauração visando garantir o sucesso dessas ações e a perpetuação das áreas restauradas, trazendo melhor compreensão das relações ecológicas que formam as florestas tropicais. Assim, estas informações podem auxiliar na escolha das espécies para cada tipo de ambiente a ser restaurado, dada a flexibilidade das espécies às variações ambientais (CHAZDON et al. (1996), STRAUSS-DEBENEDETTI; BAZZAZ (1996)).

A maior parte das áreas degradadas de Mata Atlântica se tornaram pastagens de baixa biodiversidade, e elevados níveis de estresses para espécies arbóreas devido, entre outros aspectos, à baixa fertilidade do solo (solos naturalmente pobres, baixo uso de insumos e processos erosivos), à compactação do solo por implementos e animais, à ampla variação térmica diária, ao déficit hídrico nas estações secas, e à própria ocorrência do fogo em sistemas pastoris. Face a tais características de elevado estresses e sua ampla representatividade no Estado de São Paulo, estas áreas se mostram adequadas para estudos da ecofisiologia das espécies nativas frente à minimização dos estresses ambientais através de práticas de manejo.

Para tal finalidade, um ensaio de restauração florestal de Mata Atlântica em área de pastagem foi implantado em março de 2004 na Estação Experimental de Anhembi da Universidade de São Paulo, com 20 espécies nativas, em delineamento fatorial,

estudando-se os fatores: i) Composição de espécies (maior e menor percentagem de pioneiras); ii) Espaçamento de plantio (3 m x 1 m e 3 m x 2 m) e iii) Tecnologia silvicultural (Manejo Usual com maior nível de estresses ambientais, e Manejo Máximo com menor nível de estresses ambientais).

Focando-se apenas na composição e espaçamentos mais utilizados em restauração florestal (50% de pioneiras e 50% de não-pioneiras, e espaçamento 3 m x 2 m), o trabalho avaliou as respostas diferenciais das 20 espécies e grupos sucessionais à minimização dos estresses (manejos usual e máximo), em termos do seu desenvolvimento (diâmetro, altura, volume e área foliar específica) e de suas respostas fisiológicas (fotossíntese, clorofilas, proteínas e nutrientes) aos 2,5 anos, ou seja, na fase inicial, e mais crítica, do processo de restauração.

Baseando-se nos trabalhos de restauração e ecofisiologia já realizados com espécies nativas, e em diferentes níveis de estresse ambiental, estabeleceram-se as seguintes hipóteses a serem testadas neste estudo de restauração florestal em área de pastagem degradada, com dois níveis de estresse:

1. As espécies pioneiras apresentam maior crescimento vegetativo e atividade fisiológica que as espécies não pioneiras, tanto em ambiente com maior, como em ambiente com menor nível de estresse;
2. A minimização dos estresses ambientais através de manejo silvicultural mais intensivo resulta em maior desenvolvimento vegetativo e maior atividade fisiológica tanto das espécies pioneiras como das não pioneiras; e
3. As espécies pioneiras são mais responsivas à minimização dos estresses ambientais em termos de crescimento e de atividade fisiológica, comparativamente às espécies não pioneiras.

Espera-se que a corroboração ou rejeição destas hipóteses tenham aplicação nas metodologias de restauração florestal, no que se refere não só à seleção das espécies e dos sistemas de manejo, mas principalmente na melhor adequação das

espécies para os diferentes sistemas de manejo utilizados na restauração de pastagens no Estado de São Paulo.

## 2 DESENVOLVIMENTO

### 2.1 Sucessão Ecológica

A sucessão ecológica foi primeiramente definida por Clements, em 1916, como um processo ordenado, razoavelmente direcionado e, portanto, previsível, resultante da modificação do ambiente físico pela comunidade e culminando em um sistema estabilizado (clímax). Gleason definiu, em 1926, a comunidade como sendo o resultado da sobreposição da distribuição de espécies com tolerâncias ambientais semelhantes. Outras definições apareceram com diferentes visões da sucessão ecológica. Mais recentemente em 1974, Horn definiu sucessão como as mudanças na estrutura da composição das espécies e da comunidade. Tais mudanças, após um período, tornam-se lentas e se estabilizam atingindo o estágio de equilíbrio dinâmico. Segundo ele, o processo tem início em áreas que podem ou não ter sofrido interferência humana ou outras perturbações e que oferecem condições para a colonização de plantas e animais. No entanto, o comportamento das espécies é dependente de características individuais somado às interferências ambientais aleatórias (MCINTOSH, 1981).

Para Finegan (1984) a sucessão pode ser definida como uma mudança, ao longo de um período de tempo, da composição de espécies e da fisionomia da vegetação de uma área determinada onde as condições climáticas se mantêm constante. Segundo o autor, entender a sucessão é importante para o desenvolvimento de programas de conservação e exploração dos recursos biológicos. Assim, a umidade do solo, a disponibilidade de nutrientes e a habilidade de crescer na sombra podem ser fatores decisivos na permanência de indivíduos na floresta.

A divisão das espécies em grupos sucessionais é um artifício utilizado para facilitar a compreensão sobre a dinâmica das florestas (KAGEYAMA et al., 1986). Budowisk (1965) propôs uma divisão das espécies para florestas tropicais baseado nos locais preferenciais para crescimento, sendo os estágios: pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias e climácicas. Para Whitmore (1978) as espécies estão distribuídas em dois grupos formados por espécies tolerantes à sombra e intolerantes à sombra. As espécies pioneiras são definidas como espécies que germinam e se

desenvolvem em clareiras e que completam seu ciclo de vida sem a interferência da luz pelas árvores vizinhas (ACKERLY, 1996).

Denslow (1996), analisando a influência do dossel, observou que as árvores com grande porte e maior sobrevivência apresentam papel seletivo nos ambientes recobertos por elas, atuando como filtros de diversidade, de forma que a utilização fotossintética da luz é um componente fundamental para a distribuição das diferentes espécies nas florestas. Para Lüttge (1997) os fachos de luz descrevem uma dinâmica dentro da floresta, a luz atravessa o dossel e pode ser importante para aumentar a taxa de fotossíntese para as plantas de sombra. No caso de plantas de sombra os fachos de luz podem representar 50% do total de luz recebida por algumas destas folhas durante um dia. Para o autor o crescimento e desenvolvimento das plantas normalmente reflete a competição pela luz do sol.

Alguns autores estudaram a composição de espécies no dossel, apurando a influência no regime de luz no interior da floresta e sua interferência no desenvolvimento das plantas no sub-bosque (KABAKOFF; CHAZDON, 1996 e LEE, 1989). Muitos são os trabalhos científicos que consideram a relação de luz e sombra no desenvolvimento das árvores e na formação da floresta (DENSLOW, 1980; MARTINEZ RAMOS, 1985; VAZQUEZ-YANES; SADA, 1976 e WHITMORE, 1990).

Para Bazzaz e Pickett (1988) a classificação das espécies entre pioneiras e não pioneiras de acordo com a luz incidente não engloba a totalidade dos eventos responsáveis pelo processo de sucessão. Para eles o crescimento da floresta em grupos sucessionais pode ser resultado de outras questões ambientais e não somente da disponibilidade de luz. Eles afirmam que a complexidade nas florestas tropicais é resultado da grande variação de luz que passa pelas copas, resultando em variadas oportunidades de regeneração. Porém a relação sol e sombra não pode ser o único fator determinante das florestas, pois as necessidades de luz para germinação e desenvolvimento dos indivíduos não é a mesma. Antes de entrar no dossel as plantas demandam uma série de ambientes alternados e contrastantes, e as propriedades morfológicas, fisiológicas e bioquímicas das folhas podem mudar durante o desenvolvimento da árvore. De acordo com Lüttge (1997), os fatores ambientais importantes na distribuição e crescimento das espécies nas florestas tropicais são:

intensidade e qualidade de luz, disponibilidade de nutrientes, temperatura, umidade do ar e concentração de CO<sub>2</sub>.

Muitos trabalhos procuram explicar as relações de crescimento das árvores em florestas, porém não há ainda um critério confiável que estabeleça um consenso em relação à sucessão das espécies na dinâmica de clareiras e também não é clara a maneira como as espécies de diferentes grupos sucessionais respondem às variações ambientais (ELLIS et al., 2000; STRAUSS-DEBENEDETTI; BAZZAZ, 1996).

Assim, de acordo com estas questões, Finegan (1984) apresenta uma proposta para classificação das espécies em pioneiras e não pioneiras, através de características sugeridas empiricamente (tabela 1).

Tabela 1 – Características botânicas propostas empiricamente para espécies arbóreas classificadas em pioneiras e não pioneiras

<b>CARACTERÍSTICAS</b>	<b>PIONEIRAS</b>	<b>NÃO PIONEIRAS</b>
Dispersão de sementes	Longas distâncias	Curtas distâncias
Agentes dispersores	Vento/Pássaros	Roedores/Pássaros
Peso das sementes	Leve a Pesada	Pesada
Germinação estimulada pela luz	Sim	Não
Inibida por vermelho distante	Sim	Não
Longevidade dos indivíduos	Pequena	Grande
Tempo para maturidade reprodutiva	Pequeno	Grande
Tempo para atingir altura máxima	Pequeno	Grande
Altura para a maturidade reprodutiva	Pequena	Grande
Resposta fisiológica	Rápida	Lenta
Ponto de saturação de luz	Altas intensidades	Baixas intensidades
Recuperação de estresses	Rápido	Lento

Fonte : Finegan, 1984

## 2.2 Ecofisiologia da Floresta

As árvores que crescem sob variações ambientais apresentam alterações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas durante o seu desenvolvimento até atingirem o dossel (BAZZAZ; PICKETT, 1980). As variações ambientais podem resultar em estresses térmicos, hídricos, nutricionais e biológicos, reduzindo a vitalidade e prejudicando o crescimento e desenvolvimento das plantas. Segundo Larcher (1995) a dinâmica do estresse passa por três fases: fase de alarme, quando os impactos dos fatores estressantes desestabilizam estruturas e funções; fase de resistência, quando a exposição ao fator estressante é prolongado e altos níveis de resistência são desenvolvidos e podem resultar na re-estabilização; e fase de exaustão, quando ocorrem danos irreversíveis.

Em florestas estas variações ambientais, podem alterar as taxas fotossintéticas, os teores de clorofila e de proteínas presentes nas folhas, e neste caso, a variação fenotípica, pode levar à sobrevivência de alguns dos indivíduos sob estresse. Segundo Strauss-Debenedetti e Bazzaz (1996), a variação fenotípica é resultado da plasticidade das plantas. A plasticidade é o potencial genético das plantas de expressar diferentes fenótipos de acordo com o ambiente a que estão submetidas. Para os autores, a plasticidade é medida através das variações ambientais e não de resposta das plantas. Outra definição proposta pelos mesmos autores é para flexibilidade, ou aclimatação, que é a resposta da planta às condições ambientais, ou seja, a resposta de crescimento ou fisiológica das plantas àquele ambiente.

Para Chazdon et al. (1996), a plasticidade descreve a taxa do potencial fenotípico, que é expressa pela resposta às condições ambientais, enquanto a flexibilidade (ou aclimatação) é vista como o processo pelo qual a plasticidade é expressa. Para Sultan (1987), a plasticidade é a capacidade de um dado genótipo expressar diferentes fenótipos de acordo com o ambiente, que pode ou não resultar na sobrevivência e condições reprodutivas do indivíduo.

Em florestas tropicais são comuns variações ambientais de nível médio ou alto devido às disponibilidades de água, nutrientes, luz, temperatura e às interações biológicas. Estes fatores podem ocorrer em fraca intensidade, porém é comum a variação e interação entre eles. A flexibilidade das plantas, que é o resultado desta interação de condições ambientais distintas, pode ser uma das razões da alta biodiversidade das florestas tropicais (LÜTTGE, 1997). Para Sultan (1987) existem três questões que envolvem a plasticidade em plantas: a primeira é que a plasticidade determina a amplitude ecológica e a distribuição dos organismos. A alta plasticidade é interessante para a sobrevivência das espécies, principalmente em condições artificiais, alteradas pelo homem como em situações de restauração ecológica. A segunda é atuação da plasticidade na diversidade evolucionária. Esta questão ainda não é bem conhecida. A plasticidade pode promover a diversificação evolucionária se os fenótipos produzidos através desta variação sob continuada seleção tornam-se evolucionariamente fixos, ou seja se perpetuem por várias gerações. A terceira é a influência da plasticidade no desenvolvimento ecológico e na natureza da determinação fenotípica. O desenvolvimento ecológico é resultado das variações entre os complexos processos de regulação fenotípica que atuam nas diversas formas, histórias de vida e fisiologias. Estudos em plasticidade têm sido desenvolvidos através da investigação de bases moleculares e bioquímicas das respostas ambientais, unificando paradigmas e entendendo a origem dos fenótipos e da diversidade. Sultan (1987) refere que os mecanismos de expressão da plasticidade dependem dos elementos genéticos e de sua ligação aos aspectos da expressão fenotípica.

Chazdon et al. (1996), observou a variação na capacidade fotossintética em plantas crescidas naturalmente sob variações ambientais. As espécies pioneiras e não pioneiras apresentam diferenças em suas características fotossintéticas (GIVINISH, 1988), de forma que tais diferenças são esperadas quando as plantas crescem sob condições ambientais similares, especialmente sob alta luminosidade. Assim, as espécies que crescem na sombra não atingem a mesma taxa de fotossíntese que as plantas de sol quando expostas à alta luminosidade (STRAUSS-DEBENEDETTI; BAZZAZ, 1996). A tabela 2 apresenta algumas características ecofisiológicas das espécies pioneiras e não pioneiras.

Tabela 2 - Diferentes características entre plantas adaptadas ou aclimatadas ao sol (pioneiras) e à sombra (não pioneiras)

<b>CARACTERÍSTICA</b>	<b>Pioneira</b>	<b>Não Pioneira</b>
Taxa de saturação de luz	Alta	Baixa
Ponto de saturação da irradiância	Alta	Baixa
Nitrogênio foliar	Alta	Baixa
Taxa de clorofila a/clorofila b	Alta	Baixa
Proteína solúvel/massa foliar	Baixa	Alta
Área foliar específica	Baixa	Alta
Espessura foliar	Alta	Baixa
Alocação de reservas nas folhas	Baixa	Alta
Alocação de reservas nas raízes	Alta	Baixa

Fonte : Givinish, 1988

A teoria de Pearcy (1987) para o desenvolvimento da floresta baseia-se na resposta das plantas à disponibilidade de luz. Esta hipótese sugere que as espécies pioneiras exibem maior flexibilidade dos processos fotossintéticos às mudanças nos níveis de luz, enquanto que as espécies não pioneiras apresentam um processo de aclimatação mais restrito (menor flexibilidade), embora também respondam à luz.

Chazdon et al. (1996) estudando florestas temperadas e tropicais observaram que as espécies não pioneiras são menos plásticas que as espécies pioneiras e que as espécies pioneiras apresentam maior plasticidade na capacidade fotossintética quando comparadas com espécies não pioneiras. Stauss-Debenedetti e Bazzaz (1996) também concluíram em seus estudos que as espécies pioneiras apresentam maior flexibilidade fisiológica do que as não pioneiras. Porém, Malavasi e Malavasi (1996), trabalharam com plantio de mudas em clareiras de espécies pioneiras e não-pioneiras e observaram maior variação de resposta em espécies não- pioneiras.

Bazzaz e Pickett (1980) estudaram processos fotossintéticos em espécies pioneiras e não pioneiras em florestas tropicais e observaram que as espécies pioneiras apresentam maior taxa de fotossíntese que espécies não pioneiras. Os mesmos resultados foram obtidos por Strauss-Debenedetti e Bazzaz (1996) e Lüttge (1997). Strauss-Debenedetti e Bazzaz (1996) observaram também que as espécies pioneiras sob baixa condição de luz apresentam baixa taxa de fotossíntese máxima, mostrando sua alta flexibilidade fotossintética. Os experimentos realizados por Chazdon et al. (1996) e Strauss-Debenedetti e Bazzaz (1996) foram com mudas em casa de vegetação e com simulação de intensidade de luz.

Chazdon et al. (1996) observaram que algumas espécies não pioneiras apresentam aumento na capacidade fotossintética quando expostas à maiores intensidades de luz. Porém, se crescidas em ambiente com pouca intensidade de luz, quando expostas à maiores intensidades luz normalmente são danificadas pela alta densidade de fótons (TAIZ; ZAIGER, 2002). Terashima e Hikosaka (1995) observaram que plantas de sombra quando expostas à luz apresentam um comportamento de plantas crescidas em ambientes com alta incidência de luz. Para Lüttge (1997) as espécies não pioneiras crescidas em ambiente natural, apresentam uma taxa de fotossíntese muito menor e esta taxa depende da espessura das folhas do dossel, que permitem maior ou menor passagem da luz.

Gonçalves et al. (2005) estudaram o desenvolvimento de mudas de *Switenia macrophylla* (mogno), espécie intermediária na sucessão, e *Dipteryx odorata* (cumaru) considerada espécie clímax, que foram plantadas na floresta em duas distintas condições de luz, a pleno sol e sombreadas pela espécie *Ochroma pyramidale* (pau de balsa). Após três anos crescendo nestas condições analisou-se o índice de área foliar, a área foliar específica e os teores de nutrientes foliares. Observou-se que a espécie climácica não apresentou modificação em nenhuma das variáveis estudadas, enquanto que a *Switenia macrophylla*, crescida no sol, apresentou índice de área foliar 35% menor que as plantas de sombra, além de área foliar específica três vezes menor, massa de matéria seca 50% maior e maior taxa de nitrogênio foliar quando

comparada com plantas crescidas em sombra. Os autores concluíram que a espécie climática apresentou menor flexibilidade que a espécie intermediária da sucessão.

Rascher et al. (2004) observaram que outros fatores ambientais que levam ao estresse, como limitação nutricional, afetam a eficiência da fotossíntese e levam a alterações em todos os níveis de desenvolvimento. Observaram que sob estresse hídrico e nutricional a área foliar é reduzida, evitando perda de água pela transpiração (LÜTTGE, 1997), de forma que a área foliar específica pode ser um bom indicador para se avaliar a reação das plantas ao estresse.

Macro e micronutrientes minerais são essenciais para o crescimento das plantas (MARSCHNER, 1995), e o suprimento inadequado de algum destes resulta em distúrbio nutricional que se manifesta por sintomas de deficiência característicos (TAIZ; ZAIGER, 2002). Chazdon et al. (1996), observaram que a disponibilidade de nutrientes para as plantas pode interferir no potencial de aclimação.

O nitrogênio é um dos elementos nutricionais essenciais, e é encontrado em todos os compostos orgânicos, incluindo os aminoácidos e ácidos nucléicos (EPSTEIM; BLOOM, 2005). A deficiência de nitrogênio é caracterizada por plantas de tamanho reduzido, folhas cloróticas e necróticas, morte prematura das folhas mais velhas (MENGEL; KIRKBY, 1987). Chazdon et al. (1996) observaram aumento nas respostas fotossintéticas em plantas com maiores taxas de nitrogênio foliar, indicando o aumento da carboxilação por área foliar. Dada sua participação na clorofila e em enzimas fotossintéticas (rubisco), o nitrogênio foliar é tido como um bom indicador da capacidade fisiológica das plantas.

Muniz e Silva (1995) e Mendonça et al. (1999) constataram redução sensível de crescimento em *Aspidosperma polyneuron* e *Myracrodruon urundeuva* quando submetidas à deficiência de N, P, K, Ca e Mg. Mendes (2006) após submeter plantas de *Chorisia speciosa* à deficiência de diferentes elementos, analisou através da microscopia eletrônica os tecidos das plantas e verificou as alterações celulares e bioquímicas descritas na tabela 3 que comprometeriam a ecofisiologia da espécie.

Tabela 3 – Alterações encontradas nos tecidos foliares de *Chorisia speciosa* quando crescidas em solução nutritiva com deficiência nos macronutrientes

<b>Elemento Deficiente</b>	<b>Alterações</b>
Nitrogênio	- Alterações nos cloroplastos - Desorganização das pilhas de tilacóides
Fósforo	- Cloroplastos pequenos - Desordem na pilha de tilacóides
Potássio	- Aumento de tamanho nos cloroplastos - Ausência de grânulos de amido
Cálcio	- Cloroplastos dilatados - Rompimentos de membrana
Magnésio	- Rompimento de membrana dos cloroplastos - Grande desorganização das pilhas de tilacóides
Enxofre	- Maior número de grânulos de amido - Menor número de lipídeos nos cloroplastos

Fonte: Mendes, 2006.

### 2.3 Restauração florestal

O aparecimento de capoeiras ou florestas secundárias em áreas abandonadas, após a retirada da floresta original, pode ocorrer se a capacidade de resiliência da área ainda está adequada (BROWN; LUGO, 1990; WIJDEVEN; KUZEE, 2000). Assim, em projetos de restauração o primeiro passo é a avaliação do potencial da regeneração natural, antes de se optar pelo plantio de árvores. Normalmente, a regeneração natural é limitada em casos onde a resiliência foi afetada (FÜHER, 2000), requerendo neste caso o plantio de árvores nativas para recuperação da área e para o restabelecimento dos processos ecológicos e das funções do ecossistema.

Os primeiros plantios de espécies nativas foram os da Tijuca e Itatiaia (RJ) no século XIX, onde 60 mil árvores foram plantadas, porém não há registros da metodologia utilizada para utilização das espécies. Na década de 1960 em Cosmópolis (SP) foi realizado um plantio através de uma mistura de espécies nativas e exóticas, com distribuição totalmente ao acaso (KAGEYAMA; GANDARA, 2000).

Porém somente na década de 80 é que trabalhos de restauração florestal no Brasil foram planejados e desenvolvidos através de um grupo interdisciplinar, gerando assim informação sobre o desenvolvimento dessas áreas. Antes disso os plantios visando restauração florestal eram realizados sem concepções teóricas, sendo como uma simples prática de plantio de mudas, ou reflorestamento (RODRIGUES; GANDOLFI, 2000). Mais recentemente se tornou uma área do conhecimento científico denominada restauração ecológica (PALMER et al., 1997).

O conhecimento sobre a dinâmica das formações florestais tanto em condição preservada como em diferentes graus e tipos de degradação tem conduzido a significativas mudanças na orientação de programas de recuperação que reconstróem as complexas interações das comunidades, permitindo sua auto-perpetuação local (sustentabilidade). Os projetos de restauração de áreas degradadas buscam o desencadeamento e a aceleração do processo de sucessão ecológica, para que as comunidades evoluam no tempo, tornando-se mais complexas, diversificadas e estáveis (RODRIGUES et al., 2000).

Para que o processo de sucessão aconteça é necessário que o local a ser recuperado esteja preparado para que as espécies vegetais possam se estabelecer e sobreviver, produzindo sementes, e que novas espécies com comportamentos distintos se estabeleçam, formando um gradiente de luz e promovendo a substituição gradual das espécies. Os fatores fundamentais para o desenvolvimento da sucessão florestal resumem a essência de um programa de restauração de áreas degradadas (RODRIGUES et al., 2002).

Assim, a correta escolha das espécies que irão compor uma área de restauração é teoricamente dependente de seu comportamento ecofisiológico naquele ambiente. Como o ambiente em restauração pode ser alterado pelas práticas silviculturais, em hipótese, a indicação das espécies deve ser dependente não só de sua ocorrência local, mas também, da sua adaptabilidade ao manejo em uso.

## 2.4 Material e métodos

### 2.4.1 Local

O experimento “Modelos de Recuperação de Áreas Degradadas da Mata Atlântica” foi instalado em março de 2004, através de convênio entre ESALQ/IPEF e Petrobrás, na Estação Experimental de Ciências Florestais de Anhembi da Universidade de São Paulo. A Estação Experimental tem como coordenadas latitude 22°47' S e longitude 48°09' W, uma altitude de 500 m, e solo arenoso e profundo. O clima é o Cwa (Köppen), com verões quentes e chuvosos e invernos moderadamente frios e secos, a temperatura média anual é de 22°C, a precipitação média anual 1.250 mm e pequeno déficit hídrico anual de 20 mm. O projeto completo objetiva estudar modelos de restauração de áreas degradadas com espécies nativas da Mata Estacional Semidecidual (STAPE et al., 2006).

### 2.4.2 Delineamento experimental

O ensaio “Modelos de Recuperação de Áreas Degradadas da Mata Atlântica” é um experimento em fatorial completo ( $2^3$ ), utilizando 20 espécies nativas locais, em blocos ao acaso com 4 repetições, tendo como fatores e níveis de estudo: i) Composição de espécies (maior e menor percentagem de pioneiras, A = 50 e B = 66%, respectivamente); ii) Espaçamento de plantio (1 = 3 m x 1 m e 2 = 3 m x 2 m) e iii) Tecnologia silvicultural (U = Manejo Usual com reduzida minimização dos estresses ambientais, e X = Manejo Máximo com maior minimização dos estresses ambientais).

A instalação foi realizada em área de pastagem de *Brachiaria decumbens* que foi inicialmente eliminada em toda a área pela aplicação mecanizada em barra do herbicida glifosate em área total ( $7 \text{ l ha}^{-1}$ ).

Para a realização deste trabalho, utilizaram-se apenas a composição florística de 50% de pioneiras e 50% de não pioneiras, e o espaçamento de 3 m x 2 m, por serem

os mais utilizados em áreas de restauração no estado de São Paulo. Quanto à tecnologia silvicultural, utilizaram-se ambos os níveis, ditos Usual (maior nível de estresse ambiental) e Máximo (menor nível de estresse ambiental), detalhados a seguir:

Manejo Usual (U) - Manejo menos intensivo resultando em maiores estresses ambientais às plantas, representado por preparo de solo com subsolagem a 60 cm de profundidade, e abertura de covas. A adubação de base consistiu-se no uso de 120 gramas por planta de super fosfato triplo, aplicado pós plantio, em duas covetas laterais. O controle da re-infestação da *Brachiaria* foi efetuado pela capina manual na linha de plantio, numa faixa de 1 m (50 cm de cada lado da linha), e roçada mecânica na entrelinha até o 2º ano. Após o 2º ano, não se fez mais o controle da matocompetição. O controle de formiga foi feito de forma sistemática, semestralmente, com isca formicida a base de sulfluramida.

Manejo Máximo (X) - Manejo mais intensivo resultando em menor estresse nas plantas, representado por preparo de solo com subsolagem a 60 cm de profundidade, e abertura de covas. A adubação de base consistiu no uso de 120 gramas por planta de super fosfato triplo, aplicado pós plantio, em duas covetas laterais, 2 toneladas por hectare de calcáreo dolomítico com 1 ano e uma adubação de manutenção aos 12 e 24 meses, de 90 gramas por planta de NPK 10-20-10 em coroa. O controle da re-infestação da *Brachiaria* foi efetuado pela capina manual na linha de plantio, numa faixa de 1m (50 cm de cada lado da linha) e capina química, com glifosate, na entrelinha, a cada 3 meses, de forma que a área sempre esteve livre de matocompetição. O controle de formiga foi feito de forma sistemática com isca formicida a base de sulfluramida.

O plantio foi realizado em período chuvoso, no mês de março de 2004. As mudas apresentavam o mesmo padrão de tamanho e sanidade, e as espécies pioneiras e não pioneiras foram plantadas no mesmo momento por questão de viabilidade técnica e econômica, seguindo o usualmente utilizado em projetos de restauração.

Assim, dos 8 tratamentos do fatorial 2<sup>3</sup> completo (A1U - A1X - A2U - A2X - B1U - B1X - B2U - B2X), apenas os tratamentos A2U e A2X foram utilizados neste trabalho. A figura 1 apresenta o croqui da área do experimento e a localização dos blocos e a

tabela 4 contém as espécies utilizadas neste estudo, as siglas e a indicação dos grupos sucessionais pela literatura.

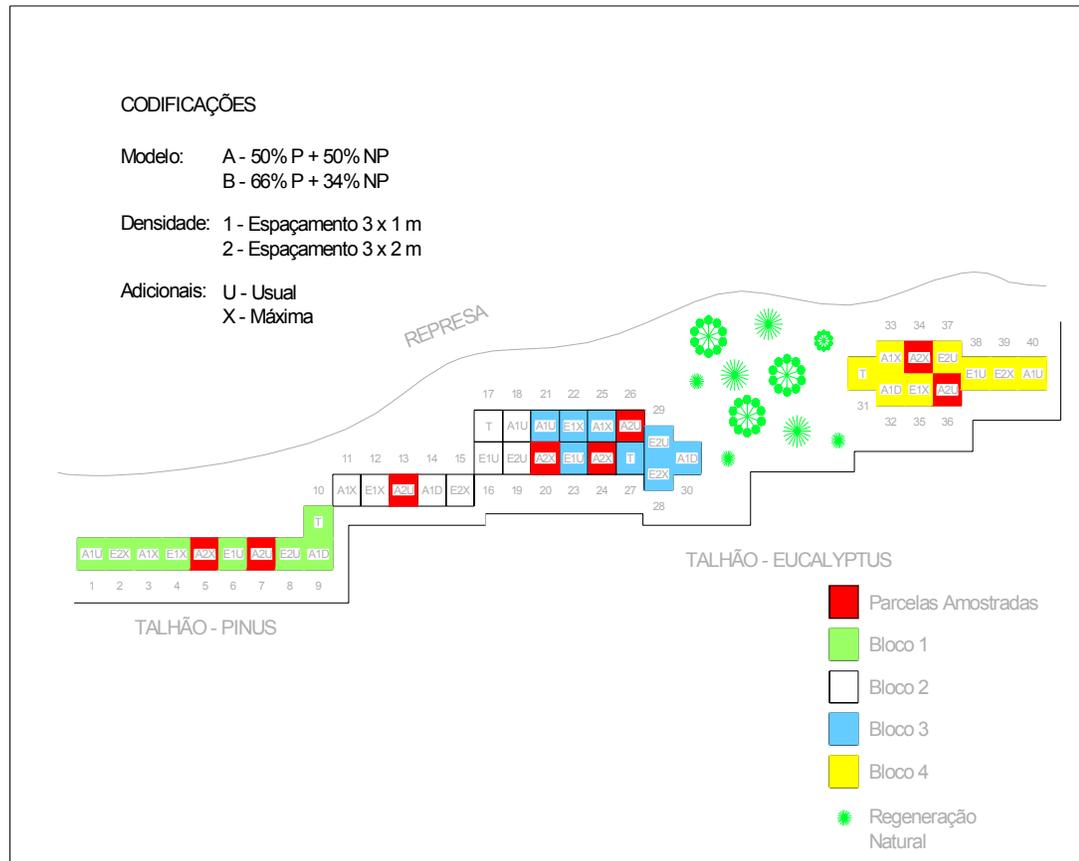


Figura 1 – Croqui do ensaio experimental de restauração completa em Anhembi-SP, indicando a posição dos blocos e parcelas. Neste estudo, apenas os tratamentos A2U e A2X, de todos os blocos, foram utilizados

Tabela 4 – Relação das 20 espécies nativas utilizadas no ensaio, com nome popular, científico, família botânica, e sigla utilizada ao longo do trabalho. Indica-se ainda a classificação das mesmas em grupos sucessionais, em pioneira (P) e não pioneira (NP) de acordo com a literatura. As espécies com (\*) representam aquelas consideradas pioneiras na instalação do ensaio em março de 2004

<b>Siglas</b>	<b>NOME</b>	<b>NOME CIENTÍFICO</b>	<b>FAMÍLIA</b>	<b>P</b>	<b>NP</b>	<b>LITERATURA</b>
AL*	Algodoeiro	<i>Heliocarpus americanus</i>	Tiliaceae	X		Lorenzi (1992)
AP*	Aroeira Pimenta	<i>Schinus terebinthifolia</i>	Anarcadiaceae	X		Durigan et al.
SD*	Sangra D'água	<i>Croton urucurana</i>	Euphorbiaceae	X		Durigan et al.
AM*	Amendoim Bravo	<i>Pterogyne nitens</i>	Caesalpinoide	X		Carvalho
CF*	Canafístula	<i>Peltophorum dubium</i>	Caesalpinoide	X		Carvalho
ML*	Mulungu	<i>Erytrina mulungu</i>	Papilionoidade	X		Lorenzi (1992)
MO*	Monjoleiro	<i>Acacia polyphylla</i>	Mimosoideae	X		Lorenzi (1992)
MT*	Mutambo	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Sterculiaceae	X		Lorenzi (1992)
TI*	Timburi	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Mimosoideae	X		Carvalho
AC*	Açoita Cavalo	<i>Luehea divaricata</i>	Tiliaceae	X	X	Durigan et al.
JA	Jacarandá	<i>Jacaranda cuspidifolia</i>	Bignoniaceae	X	X	Lorenzi (1992)
DE	Āedaleiro	<i>Lafoensia pacari</i>	Lythraceae	X	X	Durigan et al.
FB	Fiqueira Branca	<i>Ficus guaranitica</i>	Moraceae	X	X	Lorenzi (1992)
CE	Cedro Rosa	<i>Cedela fissilis</i>	Meliaceae	X	X	Carvalho
LA	Lapacho	<i>Poecilanthe parviflora</i>	Papilionoidade	X	X	Carvalho
IR	Ipê-Roxo-de-Bola	<i>Tabebuia impetiginosa</i>	Bignoniaceae	X	X	Carvalho
PA	Paineira Rosa	<i>Chorisia speciosa</i>	Sterculiaceae		X	Durigan et al.
CB	Cabreúva	<i>Myroxylon peruiferum</i>	Papilionoidade		X	Durigan et al.
JT	Jatobá	<i>Hymenaea courbaril</i>	Caesalpinoide		X	Carvalho
JE	Jequitibá-Branco	<i>Cariniana estrellensis</i>	Lecythidaceae		X	Carvalho

### 2.4.2.1 Parcelas Experimentais

As quatro repetições das parcelas A2U e A2X utilizadas neste estudo estão identificadas no croqui da figura 1.

Cada parcela é composta de 14 linhas por 15 plantas, no espaçamento de 3 m x 2 m, totalizando uma área total de 1260 m<sup>2</sup>, com 210 plantas. A área útil tem 12 linhas por 11 plantas, devido à bordadura simples entre-linhas e duplas entre-plantas, totalizando 792 m<sup>2</sup> e 132 plantas.

A relação de espécies pioneiras e não pioneiras nas parcelas foi de 66 pioneiras e 66 não pioneiras, em quatro repetições. A figura 2 apresenta a posição das plantas na parcela, que é a mesma em todas as repetições.

JE	ML	JE	AP	CB	AM	CE	ML	DE	AP	JT	CF	DE	AL	JT
AM	CB	TI	CB	AM	FB	CF	JT	AM	FB	CF	CB	MO	FB	ML
PA	AL	PA	AL	CE	ML	JE	AP	CE	AL	CE	SD	DE	MT	JE
AL	FB	MT	JA	MT	LA	ML	JA	ML	JE	MT	IR	CF	JA	AC
CE	AP	LA	TI	JT	AP	JA	MO	LA	MO	FB	MT	JT	AP	DE
MT	IR	AL	FB	TI	PA	TI	FB	AM	FB	AP	IR	SD	JA	CF
CE	MO	CE	AP	JE	MO	PA	SD	PA	SD	JT	SD	CE	TI	LA
AC	CB	CF	IR	MO	CB	CF	PA	ML	JA	CF	JA	ML	FB	AC
PA	AL	CB	AM	JE	SD	PA	AP	JT	AL	DE	AC	LA	AC	JE
MT	IR	AL	FB	AC	DE	TI	IR	ML	IR	AM	JA	ML	LA	SD
CE	MO	CE	CF	CB	MT	LA	MT	IR	TI	CB	AP	DE	AP	JT
MO	PA	AP	DE	MO	DE	MO	JE	AM	DE	AC	JE	AC	FB	TI
CB	AL	CB	AM	LA	SD	IR	AP	JT	AL	CE	AC	JT	TI	PA
AP	IR	SD	IR	SD	LA	SD	JA	SD	LA	SD	JA	AL	JT	CF

Figura 2 – Croqui com a distribuição espacial das espécies nas parcelas com espaçamento 3 x 2 m, plantio de 50% pioneira e 50% não pioneira, e manejo usual ou máximo. As siglas para as espécies estão na tabela 4. A área hachurada representa a parcela útil

As espécies foram distribuídas de forma aleatória dentro das parcelas totais, sempre numa disposição alternada de pioneira e não pioneira, na linha. Desta forma, ao final, cada parcela útil A2U ou A2X recebeu 5 mudas de açoita cavalo, 6 de algodoeiro,

mutambo, timburi, jacarandá branco, paineira rosa, lapacho e jequitibá branco, 7 mudas de sangra d'água, amendoim bravo, canafístula, mulungu, monjoleiro, dedaleiro, figueira branca, ipê roxo de bola, cedro rosa, cabreúva, jatobá e 8 de aroeira pimenteira, totalizando, assim, 132 plantas úteis por parcela útil (figura 2).

### **2.4.3 Análises de crescimento**

#### **2.4.3.1 Variáveis dendrométricas**

A medição utilizada neste trabalho foi realizada aos 2,5 anos, em setembro de 2006. Foram medidas todas as plantas das parcelas úteis. Mediram-se os diâmetros a 30 cm de altura a partir da altura do solo (D30) e altura do fuste (H). As medições de altura foram realizadas com réqua e vara graduada em cm, e o diâmetro a 30 cm com paquímetro analógico, ou suta para diâmetros maiores.

Com base nestas medições, estimou-se o volume sólido do fuste, considerando-se um sólido de base a nível do D30 e altura do fuste, e com um fator de forma de 0,5, usualmente utilizado em trabalhos de volumetria para transformação de volume cilíndrico em volume sólido. Assim, o volume de cada fuste foi calculado através da equação:

$$V = \frac{\pi \cdot D30^2 \cdot H}{8000}$$

Onde:

V = volume da planta (dm<sup>3</sup>)

D30 = diâmetro a 30 cm do solo (cm)

H = altura da planta (cm)

### **2.4.3.2 Reclassificação das espécies em grupos sucessionais**

Em florestas naturais, para a classificação das espécies em grupos sucessionais são consideradas diferentes características de germinação e desenvolvimento em resposta à luz, e são referidas em literatura. Foi esta classificação a inicialmente utilizada para instalação do ensaio, em março de 2004, como mostra a tabela 4, a qual inclusive identifica um contínuo entre pioneiras e não pioneiras, com espécies sendo classificadas em ambos grupos, representando as chamadas secundárias iniciais ou tardias.

No entanto, em áreas de restauração florestal o plantio de mudas é realizado no mesmo momento para todas as espécies, e elas crescem na mesma condição de alta intensidade de luz e com o mesmo manejo. Face a isto, optou-se neste trabalho, em reclassificar os grupos de pioneiras e não pioneiras, baseando-se, efetivamente, no seu desenvolvimento na idade de 2,5 anos. Assim, definiu-se como espécies pioneiras aquelas que apresentaram o maior crescimento volumétrico aos 2,5 anos, no manejo usual (A2U).

A reclassificação é apresentada no item 2.5. Resultados e discussão, e é esta reclassificação a considerada ao longo do trabalho em termos de grupos sucessionais.

### **2.4.3.3 Área foliar específica**

A área foliar específica (AFE) foi determinada utilizando 30 folhas dos indivíduos selecionados para as medidas fisiológicas (ver item 2.4.4), medidas no equipamento integrador de área foliar Licor 310. Após este procedimento as folhas foram secas em estufa a 60° C até peso constante. O material seco foi pesado para o cálculo da AFE:

$$\text{AFE} = \text{área foliar (m}^2\text{)} / \text{peso seco das folhas (Kg)}$$

As medições foram realizadas no Laboratório de Fisiologia de Plantas em Condições de Estresse do Departamento de Ciências Biológicas da ESALQ/USP.

#### **2.4.4 Variáveis fisiológicas**

Para a caracterização fisiológica foram utilizadas variáveis medidas diretamente no campo, com as folhas íntegras e variáveis medidas em laboratório. No campo, a variável de estudo foi a fotossíntese, enquanto que no laboratório foram determinados os teores de clorofila a, clorofila b, clorofila total, proteína total solúvel e análise foliar de macronutrientes.

##### **2.4.4.1 Variáveis fisiológicas de campo - Fotossíntese**

A fotossíntese é o processo básico através do qual as plantas fixam o carbono atmosférico, em compostos orgânicos. Assim, ela é imprescindível na caracterização ecofisiológica das espécies. Sua determinação requer uma série de cuidados uma vez que inúmeros fatores influenciam suas taxas, a saber, a espécie, seu estatus hídrico e nutricional, as condições meteorológicas do dia, a sanidade das plantas e a aclimação da folhas, dentre outros.

Desta forma, neste estudo, face à possibilidade de realização de apenas uma campanha de mensuração de fotossíntese, devido a aspectos logísticos de disponibilidade de equipamentos, optou-se por analisar e interpretar os grupos sucessionais e não cada espécie individualmente, apesar de serem apresentados os resultados por espécie.

Assim, para cada uma das 20 espécies estudadas, nos dois sistemas de manejo (Usual e Máximo), foram amostradas 3 árvores médias, com base nos resultados dendrométricos obtidos. As plantas foram selecionadas anteriormente em escritório e marcadas em croqui para facilitar a identificação em campo. Em cada planta selecionaram-se as folhas íntegras e totalmente expandidas localizadas no terço superior das árvores e submetidas às mesmas quantidade e qualidade de luz.

Todas as medidas de fotossíntese foram tomadas com a intensidade luminosa de fixada em  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de luz (faixa de 400-700nm) com o equipamento IRGA – Infrared Gas Analyser, modelo Licor 6400 e em cuveta própria.

Para as espécies com folhas compostas (*Jacaranda cuspidifolia*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Peltophorum dubium*, *Acacia polyphylla*) e espécies com folhas pequenas (*Schinus terebinthifolia* e *Myroxylon peruiferum*), menores que  $6 \text{ cm}^2$ , que é área medida pela câmara do equipamento, após a leitura as folhas foram coletadas medidas no medidor de área foliar para a correção do valor da lâmina foliar.

A campanha de mensuração de fotossíntese foi realizada de abril a agosto de 2006, preferencialmente no período da manhã, ou ao longo de todo o dia em dias nublados. Todas as mensurações foram feitas entre abril e maio, quando o solo ainda estava úmido devido as boas precipitações de março e abril (tabela 6), e nenhuma planta caducifólia apresentava ainda senescência de folhas. Algumas medições foram repetidas em junho, julho ou agosto para a confirmação de alguns valores ou correção de outliers.

#### **2.4.4.2 Variáveis fisiológicas em laboratório**

As análises fisiológicas em laboratório foram realizadas após a seleção das plantas no campo e a coleta do material vegetal (folhas).

##### **2.4.4.2.1 Seleção das plantas**

A seleção foi a mesma utilizada para fotossíntese e descrita no item 2.4.4.1, selecionando-se 3 plantas médias por espécie e tratamento. Após identificadas no campo, foram coletadas folhas totalmente expandidas do terço superior e submetidas às mesmas quantidade e qualidade de luz, para análise de clorofila a, clorofila b, clorofila total, proteína total solúvel, macronutrientes e área foliar específica. As coletas, obtenção das amostras compostas e análises foram realizadas no mês de abril de 2006.

##### **2.4.4.2.2 Clorofila a, clorofila b, clorofila total**

Para a extração da clorofila a, clorofila b e total foram utilizados 0,1 g de material vegetal, que foi macerado com nitrogênio líquido e almofariz até obtenção de uma massa homogênea. A extração foi realizada com acetona e o extrato foi filtrado para a leitura em espectrofotômetro, nos comprimentos de 645 e 663 nm. A determinação dos teores de clorofila foi obtida conforme as equações propostas por Arnon (1949).

O laboratório envolvido nestas análises foi o Laboratório de Marcadores Moleculares e Micropropagação do CEBTEC/ESALQ/USP.

#### 2.4.4.2.3 Proteína total solúvel

Para determinação da proteína total solúvel (PTS) foi utilizado o método de Bradford (1976). A leitura foi realizada em absorbância a 595 nm em espectrofotômetro HITACHI, modelo U-3210.

O laboratório envolvido nestas análises foi o Laboratório de Marcadores Moleculares e Micropropagação do CEBTEC/ESALQ/USP

#### 2.4.4.2.4 Teores de macronutrientes

A determinação de macronutrientes foi realizada no Laboratório de Ecologia Aplicada do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ. A metodologia utilizada para a determinação dos macronutrientes está apresentada na tabela 5.

Tabela 5 – Metodologias e extratores utilizados na análise de macronutrientes das amostras compostas das folhas coletadas de 3 indivíduos das 20 espécies nos manejos usual e máximo.

<b>NUTRIENTE</b>	<b>MÉTODO</b>	<b>EXTRATOR</b>
Nitrogênio	Kjeldahl	Digestão úmida/sulfúria
Fósforo	colorimétrico	Digestão nitro-perclórica /vanadato-molibdato
Potássio	espectrofotométrico	Digestão nitro-perclórica
Cálcio	espectrofotométrico	Digestão nitro-perclórica / lantânio 0,1%
Magnésio	espectrofotométrico	Digestão nitro-perclórica / lantânio 0,1%
Enxofre	colorimétrico	Digestão nitro-perclórica / cloreto de bário

Fonte: Malavolta, E.; Vitti, G.C. e Oliveira, S.A., 1989.

### 2.4.5 Índices de Flexibilidade

Para este trabalho considerou-se a definição proposta por Strauss-Debenedetti e Bazzaz (1996) para flexibilidade, que é a resposta da planta às condições ambientais, ou seja, a resposta de crescimento ou fisiológica das plantas às variações do ambiente. A flexibilidade foi obtida através de variáveis dendrométricas: volume, e fisiológicas: fotossíntese.

Os valores para flexibilidade volumétrica foram obtidos através da relação:

$$\text{Flex.Vol} = V_x / V_u$$

Onde:

Flex.Vol – Flexibilidade volumétrica das plantas (adimensional)

$V_x$  – volume das plantas no manejo máximo ( $\text{dm}^3$ )

$V_u$  – volume das plantas no manejo usual ( $\text{dm}^3$ )

Este índice indica a resposta das plantas em crescimento volumétrico devido ao manejo máximo que minimiza os estresses ambientais.

Os valores para flexibilidade fisiológica foram obtidos através da relação:

$$\text{Flex.Fis} = F_x / F_u$$

Onde:

Flex.Fis – Flexibilidade fisiológica das plantas

$F_x$  – fotossíntese das plantas no manejo máximo ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

$F_u$  – fotossíntese das plantas no manejo usual ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

Este índice indica a resposta das plantas em atividade fotossintética devido ao manejo máximo que minimiza os estresses ambientais.

As flexibilidades volumétrica e fisiológica observadas podem auxiliar na identificação do potencial genético das plantas para crescer em ambientes variados, com maior e menor nível de estresse.

#### **2.4.6 Análises Estatísticas**

Para a reclassificação das espécies analisou-se o ensaio como um experimento ao acaso, usando apenas as parcelas A2U, com 20 tratamentos (espécies), e quatro repetições. Para análise das variáveis dendrométricas, após a reclassificação dos grupos sucessionais, considerou-se um delineamento num esquema fatorial 2 x 2, sendo o primeiro fator o grupo sucessional (pioneiras e não pioneiras) e o segundo o nível de estresse (manejo usual e manejo máximo), com 40 repetições. Para análise das variáveis fisiológicas considerou-se um delineamento num esquema fatorial 2 x 2, sendo o primeiro fator o grupo sucessional (pioneiras e não pioneiras) e o segundo o nível de estresse (manejo usual e manejo máximo), com 30 repetições.

O teste de comparação de médias utilizado foi o teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade, utilizando-se o programa SAS – Statistics Analysis System v.8.1. O mesmo software foi utilizado para obter a correlação de Pearson entre as variáveis dendrométricas e fisiológicas.

## **2.5 Resultados e discussão**

### **2.5.1 Clima**

A tabela 6 apresenta valores climáticos mensais coletados na Estação Experimental de Anhembi ao longo da vida do experimento, de março de 2004 a julho de 2006.

Tabela 6 – Dados meteorológicos médios mensais coletados na Estação Experimental de Anhembi, de março de 2004 a julho de 2006

MÊS	Temperaturas (°C)			Precipitação (mm)
	Mínimo	Médio	Máximo	
Março 2004	14,0	23,5	33,0	101
Abril	13,0	23,5	34,0	69
Maio	7,0	19,5	32,0	121
Junho	5,0	18,0	31,0	31
Julho	7,0	18,5	30,0	77
Agosto	6,0	18,5	31,0	0
Setembro	10,0	22,5	35,0	5
Outubro	9,0	21,5	34,0	137
Novembro	13,0	24,0	35,0	120
Dezembro	15,0	25,0	35,0	150
Janeiro 2005	19,0	25,5	32,0	278
Fevereiro	17,0	23,5	30,0	90
Março	20,0	25,5	31,0	133
Abril	20,0	25,5	31,0	138
Maio	17,0	23,5	30,0	155
Junho	16,0	22,0	28,0	48
Julho	12,0	19,5	27,0	16
Agosto	11,0	20,0	29,0	19
Setembro	12,0	19,5	27,0	74
Outubro	15,0	22,5	30,0	101
Novembro	17,0	23,5	30,0	19
Dezembro	18,0	24,5	31,0	186
Janeiro 2006	16,0	25,5	35,0	277
Fevereiro	15,0	24,0	33,0	90
Março	18,0	26,0	34,0	275
Abril	12,0	21,5	31,0	135
Maio	5,0	18,0	31,0	38
Junho	6,0	18,5	31,0	17
Julho	8,0	20,5	33,0	42
<b>Média</b>	<b>12,9</b>	<b>22,2</b>	<b>31,5</b>	<b>1218 mm/ano</b>

Os dados climáticos do período evidenciam um total médio anual de chuva de mais de 1200 mm, com boa distribuição mensal, com ocorrência de pequeno déficit hídrico apenas em Agosto e Setembro de 2005. No período também não houve ocorrência de geadas que pudessem danificar as plantas.

## **2.5.2 Análises de Crescimento**

### **2.5.2.1 Variáveis dendrométricas e reclassificação dos grupos sucessionais**

A tabela 7 apresenta os valores obtidos nas medições de altura, D30 e volume das plantas, por espécie aos 2,5 anos.

Tabela 7 – Valores médios de altura (cm), diâmetro a 30 cm (D30, cm) e volume (V, dm<sup>3</sup>) das espécies estudadas e nos dois grupos silviculturais (manejos usual e máximo) aos 2,5 anos, ordenadas de forma decrescente por volume no manejo usual

Espécies	Usual			Máximo		
	Altura (cm)	D30 (cm)	V(dm <sup>3</sup> ) *	Altura (cm)	D30 (cm)	V (dm <sup>3</sup> )
AL	322	7,50	8,98 a	410	10,34	22,45
SD	297	5,58	4,81 b	468	8,27	15,01
ML	187	5,23	3,30 bc	354	10,35	17,72
MO	284	4,05	2,59 cd	540	9,98	26,58
CF	209	3,59	1,40 cd	480	7,77	12,72
AP	195	3,36	1,23 cd	280	4,68	3,07
IR	188	2,57	0,69 cd	377	6,00	6,53
FB	170	2,37	0,61 cd	376	5,73	6,15
DE	186	2,22	0,44 cd	259	3,51	1,40
AC	153	1,92	0,38 d	242	3,69	1,69
MT	120	1,93	0,26 d	378	6,69	8,47
CE	92	2,16	0,22 d	118	4,03	0,98
JT	99	1,23	0,10 d	239	3,72	1,46
TI	95	1,33	0,10 d	142	2,79	0,92
JA	99	1,24	0,08 d	300	3,97	2,25
PA	68	1,21	0,05 d	266	6,25	4,76
LA	89	0,71	0,03 d	209	1,75	0,34
JE	73	0,83	0,03 d	160	1,69	0,26
AM	74	0,66	0,02 d	306	4,05	2,61
CB	45	0,54	0,01 d	74	0,93	0,04

\* Valores seguidos da mesma letra, na coluna, não diferem entre si ao nível de 5% pelo teste de Tukey.

Os valores apresentados indicam nitidamente os crescimentos diferenciados entre as espécies, e maior potencial de resposta em algumas espécies quando crescidas no ambiente com manejo máximo, com menor nível de estresse.

Com base nos valores de volume observados no manejo usual, e com base nos resultados estatísticos, estabeleceu-se um novo agrupamento das espécies pioneiras e não pioneiras, diferente daquele imaginado no plantio (tabela 4). Como apresentado por Kageyama et al. (1986) a divisão das espécies em grupos é utilizada para facilitar a compreensão do desenvolvimento das florestas, e como de acordo com Finegan (1984) as espécies pioneiras apresentam nos primeiros anos de desenvolvimento maior crescimento vegetativo do que as espécies não pioneiras, os novos grupos propostos usam tal informação da tabela 7, e são relacionadas na tabela 8.

Tabela 8 – Reclassificação das espécies em pioneiras e não pioneiras de acordo com o volume real observado das plantas aos 2,5 anos no manejo usual

Grupo	Nome científico	Sigla	Nome popular	Volume (dm <sup>3</sup> )
<b>Pioneiras</b>	<i>Heliocarpus americanus</i>	AL	Algodoeiro	8,98
	<i>Croton urucurana</i>	SD	Sangra d'água	4,81
	<i>Erytrina mulungu</i>	ML	Mulungu	3,30
	<i>Acacia polyphylla</i>	MO	Monjoleiro	2,59
	<i>Peltophorum dubium</i>	CF	Canafistula	1,40
	<i>Schinus terebinthifolia</i>	AP	Aroeira pimenteira	1,23
	<i>Tabebuia impetiginosa</i>	IR	Ipê roxo	0,69
	<i>Ficus guaranitica</i>	FB	Figueira branca	0,61
	<i>Lafoensia pacari</i>	DE	Dedaleiro	0,44
	<i>Luehea divaricata</i>	AC	Açoita cavalo	0,38
<b>Não pioneiras</b>	<i>Guazuma ulmifolia</i>	MT	Mutambo	0,26
	<i>Cedrela fissilis</i>	CE	Cedro	0,22
	<i>Hymenaea courbaril</i>	JT	Jatobá	0,10
	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	TI	Timburi	0,10
	<i>Jacaranda cuspidifolia</i>	JA	Jacarandá	0,08
	<i>Chrorisia speciosa</i>	PA	Paineira	0,05
	<i>Poecilanthe parviflora</i>	LA	Lapacho	0,03
	<i>Cariniana estrellensis</i>	JE	Jequitibá	0,03
	<i>Pterogyne nitens</i>	AM	Amendoim bravo	0,02
	<i>Myroxylon peruiferum</i>	CB	Cabreúva	0,01

Comparando-se a nova classificação, baseada em valores reais de crescimento, com aquela estabelecida *a priori*, com base em literatura (tabela 4), nota-se que elas são quase equivalentes. Assim, das 10 espécies sugeridas como pioneiras inicialmente, apenas 3 diferiram, quais sejam, o mutambo, o timburi e o amendoim-bravo, que passaram ao grupo de não pioneiras, enquanto o ipê-roxo, a figueira-branca e o dedaleiro passaram ao grupo de pioneiras.

Assim, nota-se claramente que o desenvolvimento inicial das espécies a pleno sol é um contínuo, e a separação em dois grupos tem caráter mais didático-interpretativo do que propriamente ecofisiológico. No presente caso, são pioneiras as espécies que aos 2,5 anos tem um volume individual acima de 0,35 m<sup>3</sup>, e abaixo deste valor formam o grupo de não pioneiras, no manejo usual.

A figura 3 apresenta a distribuição das espécies de acordo com o volume decrescente aos 2,5 anos, no manejo usual, e seu crescimento no manejo máximo.

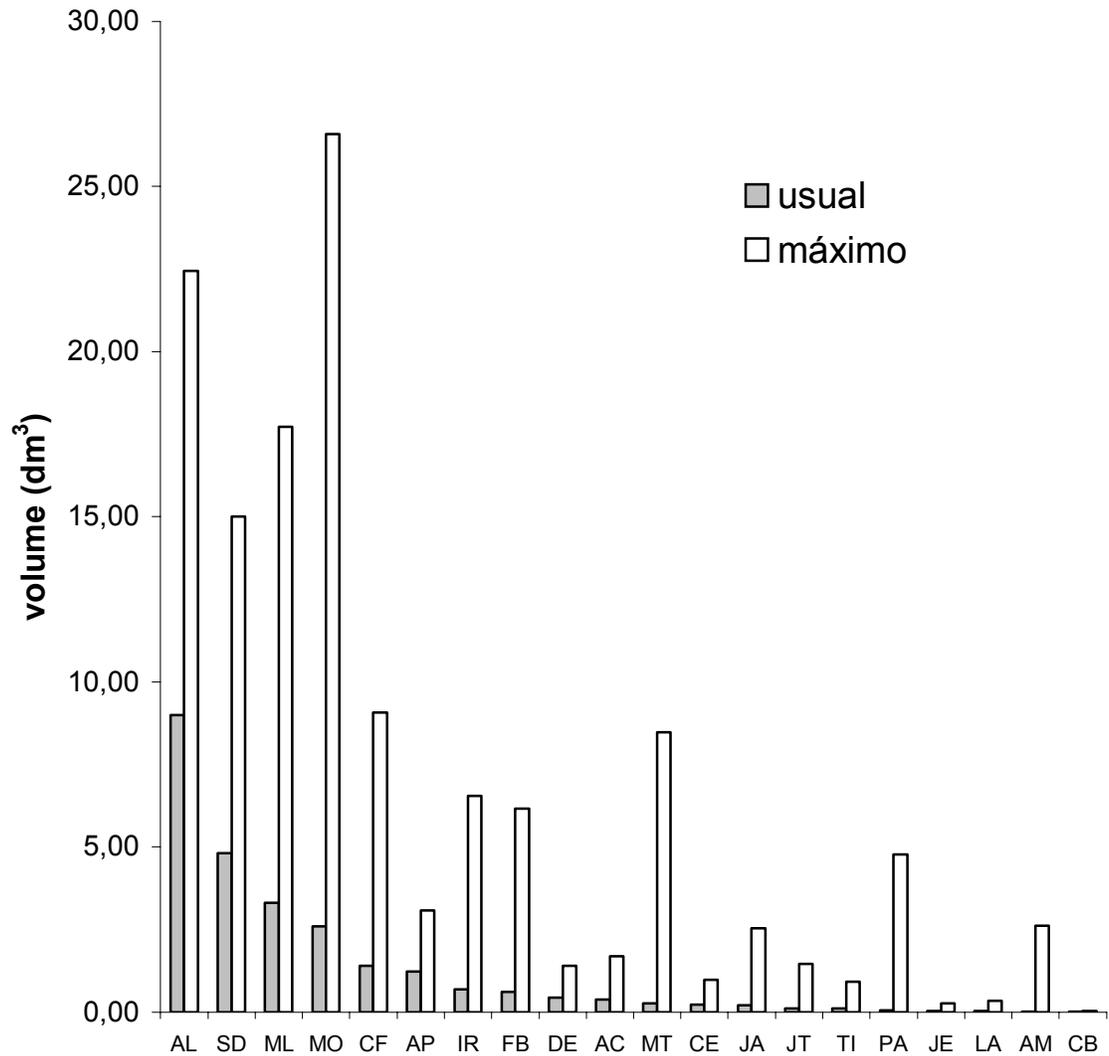


Figura 3 – Distribuição das espécies por volume (dm<sup>3</sup>) aos 2,5 anos nos manejos usual e máximo, ordenados pelo volume no manejo usual. As siglas se referem as espécies utilizadas e disponíveis na tabela 8

Nota-se pela figura 3 que a classificação em grupos de pioneira e não pioneira seria diferente se ao invés do manejo usual utilizássemos o manejo máximo, o que indica claramente que esta classificação em grupos é altamente dependente da interação genótipo-ambiente das espécies nativas.

Com base no agrupamento da tabela 8 efetuou-se a análise de variância para os fatores Grupo Sucessional (pioneira e não pioneira), Manejo (usual e máximo) e a interação Grupo x Manejo, cujos resultados estão na tabela 9.

Tabela 9 - Análise de variância para volume aos 2,5 anos por fator

<b>Causa variação</b>	<b>GL</b>	<b>QM</b>	<b>F</b>
Grupo Sucessional	1	6529,22	92,29**
Manejo	1	7102,05	100,39**
Grupo x Manejo	1	2400,29	33,93**

\*\* Altamente significativo ( $P < 0.01$ )

Assim, como esperado pela interpretação gráfica da figura 3, há efeito significativo do grupo sucessional (o que era esperado devido a re-classificação), do manejo, e ocorrendo interação grupo x manejo.

A tabela 10 apresenta os valores de altura (cm), D30 (cm) e volume (dm<sup>3</sup>) para as espécies pioneiras e não pioneiras nos manejos usual e máximo.

Tabela 10 - Valores médios de altura (cm), diâmetro a 30 cm (D30, cm) e volume (dm<sup>3</sup>) nas espécies pioneiras e não pioneiras nos manejos usual e máximo aos 2,5 anos

<b>Variáveis</b>	<b>Altura (cm)</b>		<b>D30 (cm)</b>		<b>Volume (dm<sup>3</sup>)</b>	
	<b>Usual</b>	<b>Máximo</b>	<b>Usual</b>	<b>Máximo</b>	<b>Usual</b>	<b>Máximo</b>
<b>Grupos\Manejos</b>						
Pioneiras	219 b A	379 a A	3,98 b A	7,03 a A	2,44 b A	11,33 a A
Não pioneiras	85 b B	219 a B	1,18 b B	3,59 a B	0,09 b B	2,21 a B

Para cada variável, valores dos manejos, nas linhas, seguidos de letras minúscula distintas, diferem entre si ao nível de 5% pelo teste de Tukey. Para cada variável, valores dos grupos, nas colunas, seguidos de letras maiúscula distintas, diferem entre si ao nível de 5% pelo teste de Tukey.

As espécies pioneiras apresentam maiores valores dendrométricos quando comparadas às espécies não pioneiras aos 2,5 anos, da ordem de 2,6 vezes para altura, 3,4 vezes para D30 e 27,0 vezes para volume quando no manejo usual, e da ordem de 1,7 vezes para altura, 2,0 vezes para D30 e 5,1 vezes para volume quando no manejo máximo. Estes resultados confirmam a hipótese de que as espécies pioneiras apresentam maior desenvolvimento vegetativo que as espécies não pioneiras quando crescidas em ambiente tanto com maior como com menor nível de estresse.

Do ponto de vista do manejo, ou nível de estresse, o manejo máximo, até os 2,5 anos, resultou em maiores valores dendrométricos quando comparado ao manejo usual, da ordem de 1,7 vezes para altura, 1,8 vezes para D30 e 4,6 vezes para volume para as espécies pioneiras, e da ordem de 2,6 vezes para altura, 3,0 vezes para D30 e 24,5 vezes para volume para as espécies não pioneiras. Estes resultados confirmam a hipótese de que tanto as espécies pioneiras quanto as não pioneiras apresentam maior desenvolvimento vegetativo no manejo com maior minimização do estresse ambiental (manejo máximo) comparativamente ao manejo com menor minimização do estresse ambiental (manejo usual).

Os maiores valores de crescimento em altura e volume de algumas espécies leva à reflexão sobre a proposta de Whitmore (1978) que propôs a divisão das espécies em dois grupos sucessionais divididos pela tolerância à sombra. As espécies pioneiras têm ritmo de crescimento em altura mais acelerado, assim, apresenta uma influência na quantidade de luz que entra na floresta, limitando o desenvolvimento de outras espécies pioneiras. De acordo com Denslow (1996), estas espécies atuam como um filtro de diversidade, selecionando, de certa forma, as espécies com potencial para se desenvolverem na floresta. No caso das restaurações, as espécies pioneiras apresentam maior crescimento inicial, em qualquer situação de manejo, e assim sempre ocuparão e facilitaram o desenvolvimento das espécies não pioneiras.

Estas respostas diferenciais das espécies pioneiras e não pioneiras frente à aliviação do estresse são mais facilmente identificadas na figura 4.

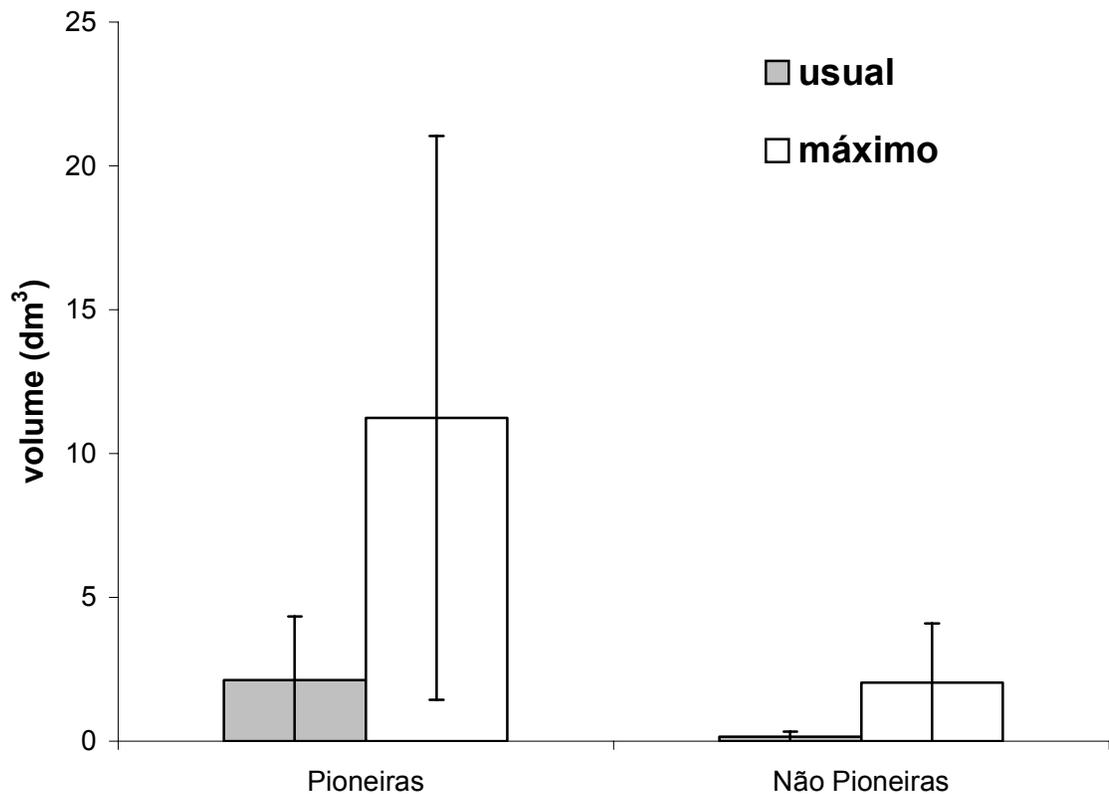


Figura 4 - Crescimento em volume, aos 2,5 anos, dos grupos de espécies pioneiras e não pioneiras, nos manejos usual (maior nível de estresse) e máximo (menor nível de estresse). As barras representam os desvios padrões

Nota-se pela figura 4 que em situações de restauração florestal, as espécies não pioneiras sob manejo máximo (menor estresse ambiental) puderam atingir um desenvolvimento equivalente às pioneiras sob manejo usual (2,21 *versus* 2,44 dm<sup>3</sup>/árvore, respectivamente). Lüttge (1997) também observou bom desenvolvimento de algumas espécies não pioneiras a pleno sol.

Bazzaz e Pickett (1988) propoem outros eventos e não só a disponibilidade de luz para a classificação das espécies em grupos sucessionais. Para Lüttge (1997) a disponibilidade de nutrientes também é um fator importante no crescimento das espécies na floresta. Pode-se observar também nesse caso, onde a luz incidente não

varia entre as espécies, que as espécies dos dois grupos respondem positivamente ao manejo com maiores níveis de nutrientes e menores de matocompetição (manejo máximo).

Além disso, a mortalidade das espécies não pioneiras, menos adaptadas ao ambiente a pleno sol, reduziram drástica e significativamente de 12% para apenas 4%, no manejo usual e máximo, respectivamente. Para as pioneiras, a mortalidade foi reduzida de 4% (manejo usual) para 0,3% (manejo máximo) (figura 5).

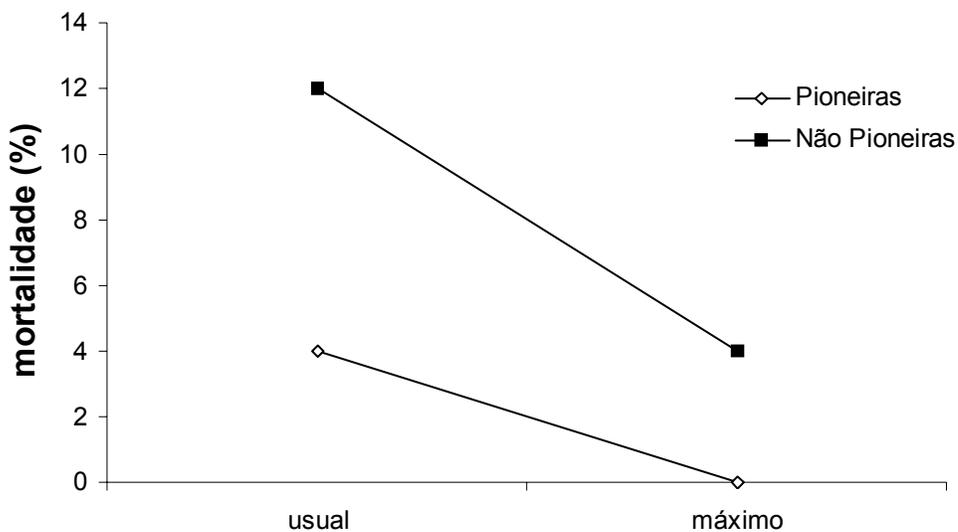


Figura 5 – Mortalidade (%) das espécies pioneiras e não pioneiras nos manejos usual e máximo aos 2,5 anos

Estes resultados indicam claramente que o sucesso da restauração florestal passa necessariamente pela compreensão das respostas dos diferentes grupos sucessionais, ou espécies, aos manejos a elas aplicados. A garantia da sobrevivência das espécies pioneiras, e seu adequado desenvolvimento, é fundamental para a

perpetuação do sistema florestal no longo prazo. Os resultados mostram que a responsividade das espécies ditas não pioneiras, ao manejo, ou minimização do estresse, quando a pleno sol, seja talvez maior do que o esperado se comparado a estudos típicos de sucessão em clareiras. O que efetivamente está acarretando tal aumento de sobrevivência e maior crescimento das espécies, mas principalmente das não pioneiras, deve ser melhor entendido, o que justifica a segunda parte deste trabalho que avalia algumas respostas fisiológicas das espécies.

### 2.5.2.2 Área foliar específica (AFE)

A tabela 11 apresenta a análise de variância para área foliar específica, que mostra haver apenas uma tênue diferença da área foliar específica em função do manejo silvicultural.

Tabela 11 - Análise de variância para área foliar específica

<b>Causa variação</b>	<b>GL</b>	<b>QM</b>	<b>F</b>
Grupo Sucessional	1	227,86	0,16 ns
Manejo	1	2919,74	2,07 *
Grupo x Manejo	1	1014,07	0,72 ns

\* Significativo ( $P < 0.05$ )

ns - não significativo

A tabela 12 apresenta os valores de AFE obtidos por espécies, grupos sucessionais e manejos.

Tabela 12 – Valores médios de área foliar específica ( $\text{m}^2\text{kg}^{-1}$ ) obtidos nos tratamentos usual e máximo por espécie, e média dos grupos sucessionais e de manejo

Espécies	Nome comum	AFE ( $\text{m}^2\text{kg}^{-1}$ )	
		Usual	Máximo
AL	Algodoeiro	18,02	18,51
SD	Sangra d'água	15,67	17,57
ML	Mulungu	11,52	13,29
MO	Monjoleiro	3,19	4,75
CF	Canafístula	6,18	5,83
AP	Aroeira-pimenteira	7,18	7,77
IR	Ipê roxo de bola	10,45	11,79
FB	Figueira branca	8,91	9,11
DE	Dedaleiro	6,17	6,66
AC	Açoita cavalo	9,75	9,61
<b>Pioneiras</b>		<b>8,92</b>	<b>10,49</b>
MT	Mutambo	10,61	10,14
CE	Cedro rosa	13,41	15,86
JT	Jatobá	10,19	10,24
TI	Timburi	6,26	5,34
JA	Jacarandá	7,10	7,43
PA	Paineira	13,90	15,44
LA	Lapacho	9,32	8,65
JE	Jequitibá	11,67	11,04
AM	Amendoim bravo	7,95	8,20
CB	Cabreúva	9,39	9,48
<b>Não pioneiras</b>		<b>9,79</b>	<b>10,18</b>
<b>Todas</b>		<b>9,35 b</b>	<b>10,33 a</b>

Valores na linha seguidos de letras distintas diferem entre si ao nível de 5% pelo teste de Tukey

Os resultados analisados apresentaram uma tendência de aumento na área foliar específica (folhas mais finas) em 10%, nas espécies de um modo geral, quando crescidas em condições com menor nível de estresse, indicando maior atividade metabólica com alongamento e divisão celular. As espécies não pioneiras indicam ser menos sensíveis a tais alterações (aumento de 3%) comparativamente às pioneiras (aumento de 18%). Em situações de estresse, a redução da área foliar específica das plantas é uma estratégia para a sobrevivência, consequência de alterações no número e tamanho das células, número de cloroplastos por célula e variações em quantidade e proporção de tilacóides e componentes do ciclo de redução do carbono (LOOMIS; AMTHOR, 1999).

Os resultados obtidos confirmam a hipótese de que plantas crescidas em ambiente com menor nível de estresse (manejo máximo) apresentam maiores valores de metabolismo e crescimento foliar.

### 2.5.3 Variáveis fisiológicas

#### 2.5.3.1 Variáveis fisiológicas de campo - fotossíntese

A análise da variância para as taxas de fotossíntese está apresentada na tabela 13.

Tabela 13 - Análise de variância para as taxas de fotossíntese aos 2 anos

<b>Causa variação</b>	<b>GL</b>	<b>QM</b>	<b>F</b>
Grupo Sucessional	1	1043,29	25,70**
Manejo	1	313,98	7,74 *
Grupo x Manejo	1	0,001	0,02 ns

\*\* Altamente significativo ( $P < 0.01$ )

\* Significativo ( $P < 0.05$ )

ns - não significativo

Os resultados apresentam respostas altamente significativas para o fator grupo sucessional, e significativas para o fator manejo, e não havendo interação entre eles.

A tabela 14 apresenta os valores obtidos nas medições de fotossíntese nos dois manejos para as 20 espécies estudadas, e agrupadas em grupos sucessionais.

Tabela 14 – Valores médios de fotossíntese ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) obtidos nas 20 espécies estudadas, e agrupadas em pioneiras e não pioneiras, nos manejos usual e máximo

Espécies	Nome comum	Fotossíntese ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	
		Usual	Máximo
AL	Algodoeiro	27,47	20,17
SD	Sangra d'água	22,66	29,61
ML	Mulungu	24,16	23,56
MO	Monjoleiro	8,66	13,76
CF	Canafístula	12,82	18,81
AP	Aroeira-pimenteira	10,72	14,48
IR	Ipê roxo de bola	15,97	31,97
FB	Figueira branca	18,97	18,84
DE	Dedaleiro	18,23	23,58
AC	Açoita cavalo	15,57	12,86
<b>Pioneiras</b>		<b>17,52 b A</b>	<b>20,76 a A</b>
MT	Mutambo	12,43	13,20
CE	Cedro rosa	14,20	7,28
JT	Jatobá	13,10	21,46
TI	Timburi	12,63	15,08
JA	Jacarandá	8,50	10,29
PA	Paineira	19,70	19,10
LA	Lapacho	7,70	16,50
JE	Jequitibá	6,79	9,37
AM	Amendoim bravo	17,87	28,77
CB	Cabreúva	3,36	7,55
<b>Não pioneiras</b>		<b>11,51 b B</b>	<b>14,86 a B</b>

Valores dos manejos, nas linhas, seguidos de letras minúscula distintas, diferem entre si ao nível de 5% pelo teste de Tukey. Valores dos grupos sucessionais, nas colunas, seguidos de letras maiúscula distintas, diferem entre si ao nível de 5% pelo teste de Tukey.

A figura 6 apresenta as taxas fotossintéticas para as espécies nos manejos usual e máximo.

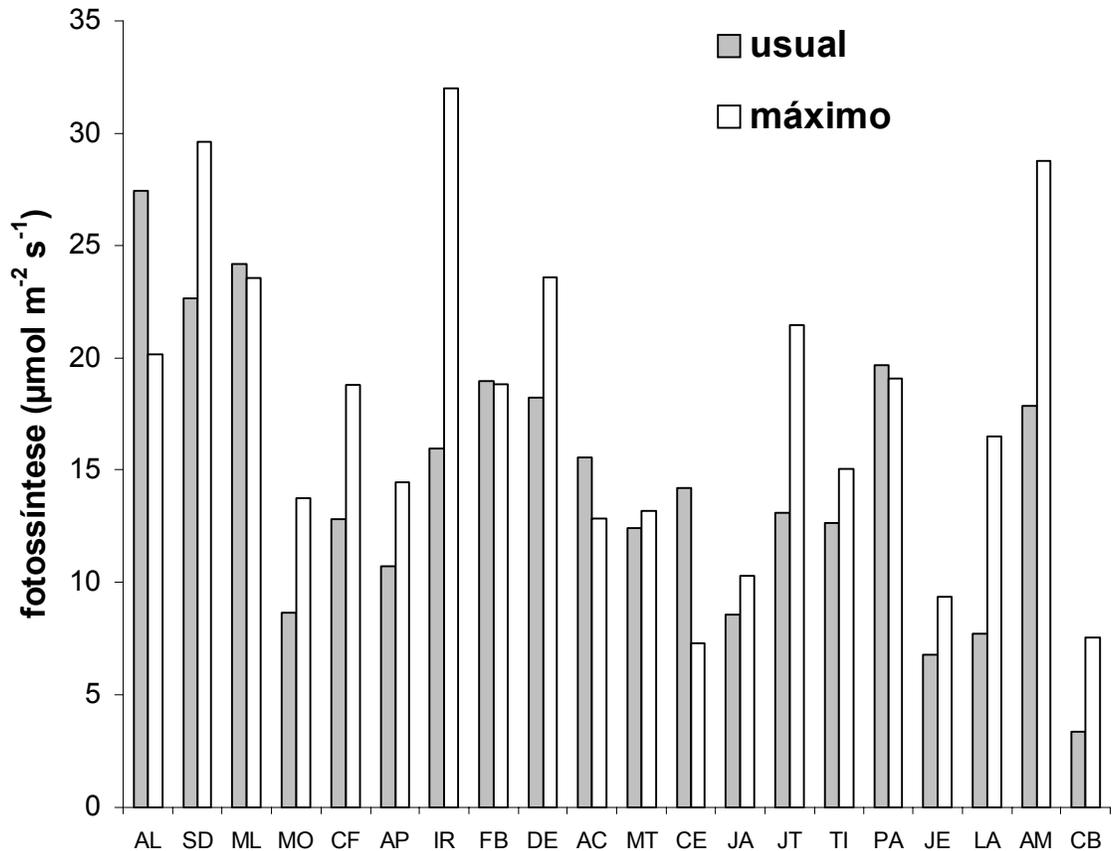


Figura 6 - Atividade fotossintética das espécies estudadas, aos 2 anos, em folhas maduras e a pleno sol, nos dois níveis de manejo (estresse). As espécies estão listadas por ordem de crescimento volumétrico decrescente no manejo usual (ver figura 3) e as siglas representam as espécies estudadas (tabela 8)

As espécies pioneiras apresentaram taxas fotossintéticas 52% e 40% maiores do que as espécies não pioneiras sob manejo usual (maior estresse) e máximo (menor estresse), respectivamente (tabela 14). Estes resultados confirmam a hipótese de que

as espécies pioneiras apresentam maior atividade fisiológica que as espécies não pioneiras tanto em ambiente com maior como em ambiente com menor nível de estresse.

Do ponto de vista do manejo, ou nível de estresse, o manejo máximo propiciou maiores taxas fotossintéticas do que o manejo usual, da ordem de 18% para as pioneiras e 30% para as espécies não pioneiras (tabela 14). Estes resultados confirmam a hipótese de que tanto as espécies pioneiras quanto as não pioneiras apresentam maior atividade fisiológica no manejo com maior minimização do estresse ambiental (manejo máximo) comparativamente ao manejo com menor minimização do estresse ambiental (manejo usual).

A figura 7 apresenta graficamente os resultados por fator, evidenciando os efeitos do grupo sucessional e do manejo, mas sem efeito da interação (mesmo padrão de respostas das pioneiras e das não pioneiras à aliviação dos estresses).

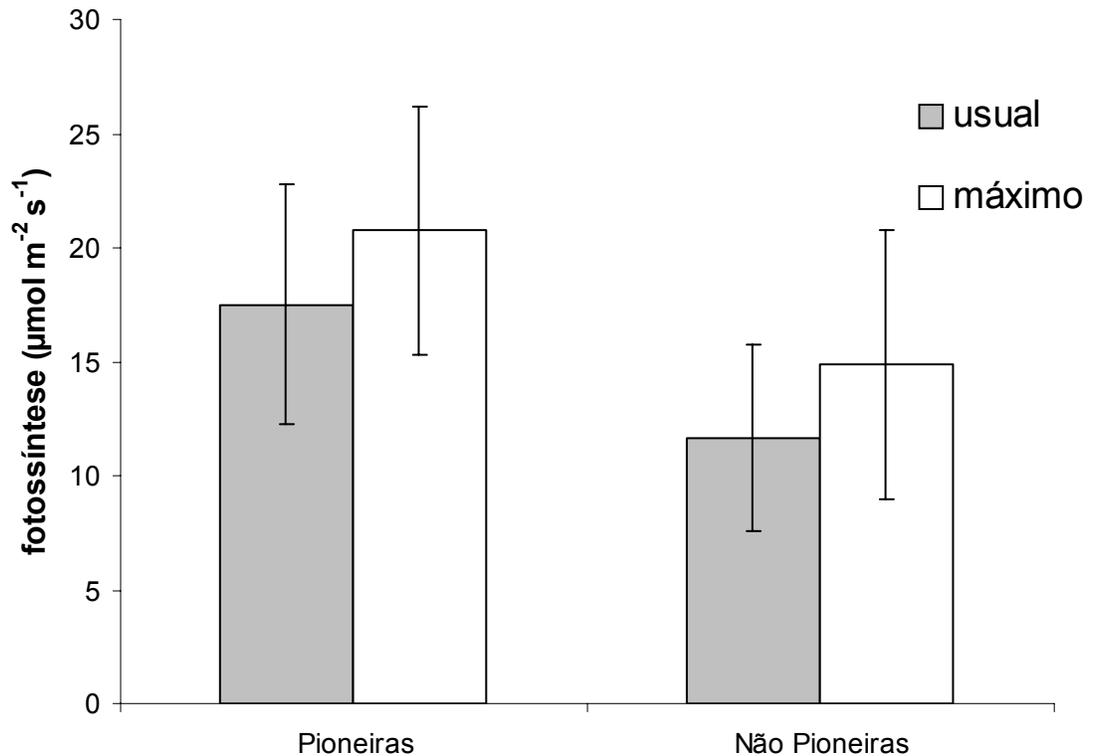


Figura 7 - Relação das taxas fotossintéticas nos grupos de espécies pioneiras e não pioneiras sob manejos usual e máximo, aos 2 anos. As barras representam os desvios padrões

Os dois grupos responderam positivamente ao ambiente com menor nível de estresse, apresentando diferenças significativas entre os manejos. Givinish (1988), também observou diferença entre as espécies pioneiras e não pioneiras quando estudou as diferenças em suas características fotossintéticas. Observa-se que as espécies pioneiras apresentaram diferenças significativas nas taxas fotossintéticas quando comparadas as espécies não pioneiras. Strauss-Debenedetti e Bazzaz (1996) observaram que em plantas pioneiras e não pioneiras crescidas em ambientes com condições similares de luz, como neste trabalho, que mesmo quando as espécies não pioneiras são crescidas nas mesmas condições de luz das pioneiras, elas não conseguem atingir os níveis de taxas fotossintéticas das pioneiras.

Em média, para os dois manejos, as espécies pioneiras apresentaram taxas fotossintéticas 45% maiores que as espécies não pioneiras. Segundo Larcher (1995) as diferenças na capacidade fotossintética das espécies são determinadas geneticamente através de algumas características como estrutura das folhas, forma e distribuição dos estômatos e quantidade e atividade das enzimas envolvidas na carboxilação. Mesmo no manejo máximo, as taxas de fotossíntese das espécies não pioneiras são 15% inferiores as taxas de fotossíntese das pioneiras sob regime usual (14,86 *versus* 17,52  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente), apesar do aumento médio de fotossíntese, para os dois grupos sucessionais de 22% ao se comparar o manejo máximo com o usual.

Essas observações são diferentes das citadas por Terashima e Hikosaka (1995) de que as plantas de sombra quando expostas à altas incidências de luz respondem como plantas deste ambiente. Porém, de acordo com as observações de Chazdon et al (1996), as espécies não pioneiras apresentam aumento das taxas fotossintéticas quando crescidas em ambiente com maiores intensidades de luz, porém o dano pela alta intensidade de fótons pode ocorrer e reduzir as taxas de fotossíntese. Esta pode ser uma explicação para as menores taxas fotossintéticas das espécies não pioneiras observadas neste trabalho mesmo no manejo máximo, além dos aspectos genéticos.

Estes resultados mostram que a fotossíntese, isoladamente, não pode explicar os crescimentos equivalentes das espécies não pioneiras sob manejo máximo com os das pioneiras sob manejo usual (figura 4 e tabela 10). Isto sugere que a quantificação da fotossíntese total da árvore tem que ser estimada, não bastando apenas a medida da fotossíntese a nível foliar. Para isto seria necessário avaliar a área foliar total de cada indivíduo, para poder se integrar a fotossíntese de toda a árvore.

### 2.5.3.2 Variáveis fisiológicas de laboratório

#### 2.5.3.2.1 Clorofila a, clorofila b, clorofila total

As tabelas 15, 16 e 17 apresentam os resultados da análise de variância para os teores de clorofila a, clorofila b e clorofila total nas espécies estudadas, pelos fatores grupos sucessionais e manejo.

Tabela 15 - Análise de variância para teores foliares de clorofila a

<b>Causa variação</b>	<b>GL</b>	<b>QM</b>	<b>F</b>
Grupo Sucessional	1	199,07	7,74*
Manejo	1	555,81	21,61**
Grupo x Manejo	1	9,36	0,36 ns

\*\* Altamente significativo ( $P < 0.01$ )

\* Significativo ( $P < 0.05$ )

ns - não significativo

Tabela 16 - Análise de variância para os teores foliares de clorofila b

<b>Causa variação</b>	<b>GL</b>	<b>QM</b>	<b>F</b>
Grupo Sucessional	1	2,22	0,03 ns
Manejo	1	247,94	14,04 *
Grupo x Manejo	1	145,13	0,73 ns

\* Significativo ( $P < 0.05$ )

ns - não significativo

Tabela 17 - Análise de variância para os teores foliares de clorofila total

<b>Causa variação</b>	<b>GL</b>	<b>QM</b>	<b>F</b>
Grupo Sucessional	1	243,47	2,21 ns
Manejo	1	1547,36	14,04*
Grupo x Manejo	1	80,57	0,73 ns

\* Significativo ( $P < 0.05$ )

ns - não significativo

Os resultados mostram que para as três quantificações de clorofila, o fator manejo foi sempre significativo, a nível de 1% (clorofila a) ou de 5% (clorofilas b e total). Apenas a clorofila a o fator grupo sucessional foi significativo a 5%. Em nenhum caso houve interação grupo x manejo.

As tabelas 18 e 19 apresentam os valores de clorofila a, clorofila b e clorofila total obtidos através do método de extração, por espécie, e para os fatores grupo sucessional e manejo.

Tabela 18 – Valores médios dos teores de clorofila a e clorofila b encontrados nos extratos foliares por espécie e pelos fatores grupos sucessionais e manejo

Espécies	Clorofila a (mg l <sup>-1</sup> )		Clorofila b (mg l <sup>-1</sup> )	
	Usual	máximo	Usual	Máximo
AL	36,27	37,05	12,57	15,62
SD	35,93	36,87	28,12	37,33
ML	27,36	30,96	12,44	12,27
MO	27,28	37,72	30,98	26,60
CF	31,02	33,49	11,08	14,96
AP	32,94	36,65	20,01	22,78
IR	28,12	40,92	21,49	10,13
FB	35,80	34,89	17,82	20,28
DE	33,74	37,81	26,81	29,41
AC	25,52	36,31	21,28	19,95
<b>Pioneiras</b>	<b>31,33 b A</b>	<b>36,26 a A</b>	<b>20,26</b>	<b>20,93</b>
MT	27,80	27,61	12,37	12,04
CE	33,64	34,29	18,60	19,20
JT	24,73	40,20	25,07	23,32
TI	39,13	37,96	24,18	34,15
JA	29,13	38,80	16,67	18,98
PA	33,99	38,47	15,53	19,89
LA	21,98	23,98	16,87	19,00
JE	24,45	28,58	13,25	12,79
AM	38,11	35,37	20,73	51,65
CB	20,92	26,06	14,58	17,58
<b>Não pioneiras</b>	<b>29,38 b B</b>	<b>33,13 a B</b>	<b>17,78 b</b>	<b>22,86 a</b>
<b>Todas</b>	<b>30,35 b</b>	<b>34,70 a</b>	<b>19,02 b</b>	<b>21,90 a</b>

Para cada variável, valores dos manejos, nas linhas, seguidos de letras minúscula distintas, diferem entre si ao nível de 5% pelo teste de Tukey. Para cada variável, valores dos grupos sucessionais, nas colunas, seguidos de letras maiúscula distintas, diferem entre si ao nível de 5% pelo teste de Tukey.

Tabela 19 - Valores médios dos teores de clorofila total ( $\text{mg l}^{-1}$ ) encontrados nos extratos foliares por espécie e pelos fatores grupos sucessionais e manejo

Espécies	Nome comum	Clorofila total ( $\text{mg l}^{-1}$ )	
		Usual	Máximo
AL	Algodoeiro	48,86	52,69
SD	Sangra d'água	64,06	74,21
ML	Mulungu	39,82	43,25
MO	Monjoleiro	58,27	64,34
CF	Canafístula	42,10	48,47
AP	Aroeira-pimenteira	52,96	59,45
IR	Ipê roxo de bola	49,62	51,08
FB	Figueira branca	53,71	55,20
DE	Dedaleiro	60,56	67,24
AC	Açoita cavalo	46,81	56,28
<b>Pioneiras</b>		<b>51,67 b</b>	<b>57,22 a</b>
MT	Mutambo	40,19	39,67
CE	Cedro rosa	52,25	53,52
JT	Jatobá	49,81	63,54
TI	Timburi	63,34	72,13
JA	Jacarandá	45,82	57,80
PA	Paineira	49,54	58,39
LA	Lapacho	38,87	42,99
JE	Jequitibá	37,72	41,39
AM	Amendoim bravo	58,86	87,03
CB	Cabreúva	52,25	53,52
<b>Não pioneiras</b>		<b>47,14 b</b>	<b>56,01 a</b>
<b>Todas</b>		<b>49,40 b</b>	<b>56,61 a</b>

Valores dos manejos, nas linhas, seguidos de letras minúscula distintas, diferem entre si ao nível de 5% pelo teste de Tukey.

As espécies pioneiras apresentaram teores de clorofila a 6% e 10% maiores do que as espécies não pioneiras sob manejo usual (maior estresse) e máximo (menor estresse), respectivamente (tabela 19), corroborando novamente a hipótese de que as espécies pioneiras apresentam maior atividade fisiológica que as espécies não pioneiras tanto em ambiente com maior como em ambiente com menor nível de estresse. Para as clorofilas b e total não houve efeito dos grupos sucessionais.

Do ponto de vista do manejo, ou nível de estresse, o manejo máximo propiciou maiores teores de clorofila a, b e total do que o manejo usual, da ordem de 14 a 15%, para o conjunto das espécies (tabelas 18 e 19), o que corrobora a hipótese de que as espécies apresentam maior atividade fisiológica no manejo com maior minimização do estresse ambiental (manejo máximo) comparativamente ao manejo com menor minimização do estresse ambiental (manejo usual).

De acordo com Kramer e Kozlowski (1979), e como observado neste estudo, as taxas de clorofila variam com a espécie, o meio e nível de estresse. Esse fato indica a variabilidade genética das plantas em produzir os elementos necessários para seu melhor crescimento (HOOBER, 1984).

As clorofilas a e b captam comprimentos de onda diferentes. Assim, as espécies pioneiras que apresentam maiores taxas de crescimento e naturalmente maior exposição ao sol possuem maior quantidade de clorofila a, pelo comprimento de onda disponível para captação. As espécies não pioneiras necessitam de maiores concentrações de clorofila b para a absorção mais eficiente da luz em locais sombreados. Observa-se através dos resultados que as espécies pioneiras mesmo em condição com menor estresse, com maior disponibilidade de nutrientes, não apresentam diferença entre as concentrações desse pigmento, o que aconteceu com a espécies não pioneiras (tabela 18). De acordo com Taiz e Zaiger (2002) e Luttge (1997) as espécies não pioneiras apresentam maiores taxas de clorofila b, isto ocorre porque maior quantidade de pigmentos assegura que a menor quantidade de luz que incide na folhas seja capturada com maior intensidade, assim maior fluxo de energia pode ser transferidos aos centros de reação. Assim, os resultados obtidos para os teores de

clorofila a e b corroboram com os encontrados por Lüttge (1997) e Kramer e Kozlowisk (1979).

As figuras 8 e 9 apresentam os teores de clorofila total obtidos nas análises através do método de extração, por espécie e nível de manejo.

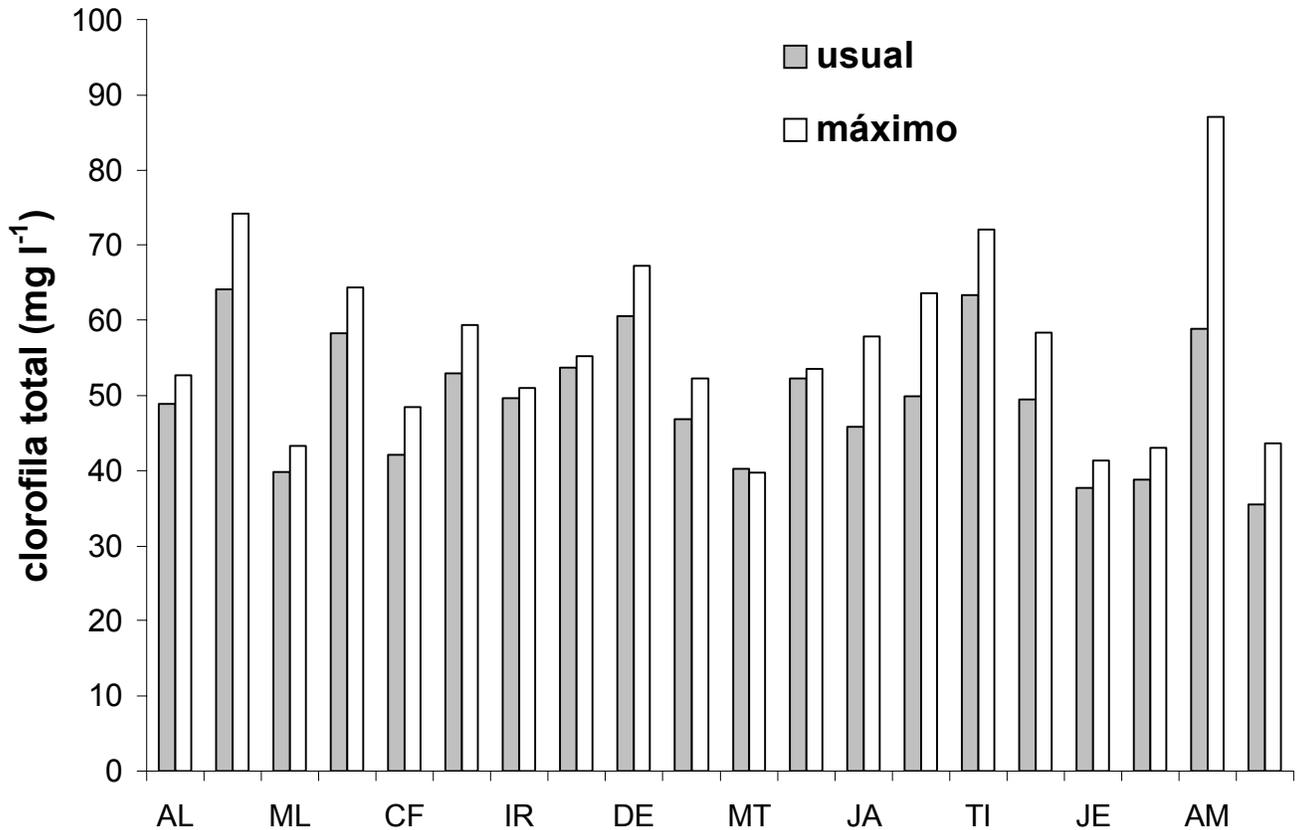


Figura 8 – Teores médios de clorofila total encontrado nas plantas crescidas nos manejos usual e máximo, com maior e menor nível de estresse. As espécies estão listadas por ordem de crescimento volumétrico decrescente no manejo usual (ver figura 3) e as siglas representam as espécies estudadas (tabela 8)

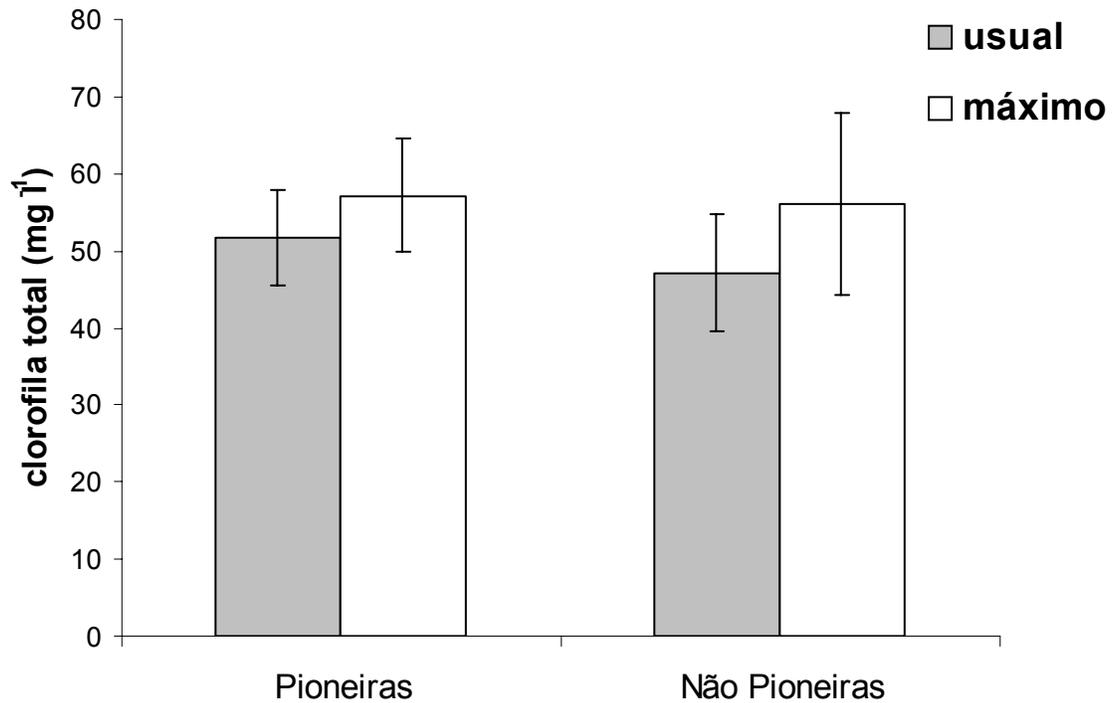


Figura 9 - Relação dos teores de clorofila total encontrado nas espécies pioneiras e não pioneiras e nos manejos usual e máximos aos 2 anos. As barras representam os desvios padrões

Observa-se o aumento nos teores de clorofila para todas as espécies quando crescidas em ambiente com menor nível de estresse (figura 8) e a não ocorrência de interação grupo x manejo (figura 9).

### 2.5.3.2.2 Proteínas totais solúveis

A tabela 20 apresenta os resultados da análise de variância para PTS.

Tabela 20 - Resultados da análise de variância para proteínas totais solúveis.

<b>Causa variação</b>	<b>GL</b>	<b>QM</b>	<b>F</b>
Grupo Sucessional	1	0,08	5,22*
Manejo	1	0,30	19,50**
Grupo x Manejo	1	0,001	0,11 ns

\*\* Altamente significativo ( $P < 0.01$ )

\* Significativo ( $P < 0.05$ )

ns - não significativo

Os resultados apresentam diferenças altamente significativas para o fator manejo, e significativas para o fator grupo sucessional, não havendo interação.

A tabela 21 apresenta os resultados obtidos para proteínas totais solúveis através dos extratos foliares.

Tabela 21 – Valores médios de proteínas totais solúveis (PTS) encontradas na análise das folhas de espécies pioneiras e não pioneiras, por grupo sucessional e manejo

Espécies	Nome comum	PTS (g g <sup>-1</sup> )	
		Usual	Máximo
AL	Algodoeiro	0,43	0,52
SD	Sangra d'água	0,62	0,79
ML	Mulungu	0,39	0,45
MO	Monjoleiro	0,54	0,66
CF	Canafístula	0,44	0,55
AP	Aroeira-pimenteira	0,53	0,67
IR	Ipê roxo de bola	0,43	0,50
FB	Figueira branca	0,57	0,62
DE	Dedaleiro	0,66	0,86
AC	Açoita cavalo	0,41	0,50
<b>Pioneiras</b>		<b>0,50 b A</b>	<b>0,61 a A</b>
MT	Mutambo	0,41	0,48
CE	Cedro rosa	0,50	0,57
JT	Jatobá	0,41	0,48
TI	Timburi	0,62	0,71
JA	Jacarandá	0,44	0,54
PA	Paineira	0,40	0,53
LA	Lapacho	0,37	0,46
JE	Jequitibá	0,41	0,48
AM	Amendoim bravo	0,72	0,89
CB	Cabreúva	0,50	0,57
<b>Não pioneiras</b>		<b>0,46 b B</b>	<b>0,55 a B</b>

Valores dos manejos, nas linhas, seguidos de letras minúscula distintas, diferem entre si ao nível de 5% pelo teste de Tukey. Valores dos grupos sucessionais, nas colunas, seguidos de letras maiúscula distintas, diferem entre si ao nível de 5% pelo teste de Tukey.

Segundo Larcher (1995), a rubisco (RuBP-carboxilase), que é a enzima responsável pela catálise das reações de carboxilação no Ciclo de Calvin, está presente nas folhas em grande quantidade, em torno de 50% das proteínas solúveis totais, assim os valores encontrados de proteínas solúveis nas folhas apresentam a eficiência de carboxilação destas plantas, isto é a rapidez que o CO<sub>2</sub> é processado é limitado pela quantidade e atividade de rubisco disponível nos cloroplastos.

As espécies pioneiras apresentaram PTS 9% e 11% maiores do que as espécies não pioneiras sob manejo usual (maior estresse) e máximo (menor estresse), respectivamente (tabela 21), novamente corroborando a hipótese de que as espécies pioneiras apresentam maior atividade fisiológica que as espécies não pioneiras tanto em ambiente com maior como em ambiente com menor nível de estresse. Lüttge (1997) também apresenta essa relação entre as espécies; as espécies pioneiras têm maior concentração de proteínas solúveis quando comparadas a espécies não pioneiras.

Do ponto de vista do manejo, ou nível de estresse, o manejo máximo propiciou maiores PTS do que o manejo usual, da ordem de 20 e 22%, para as espécies pioneiras e não pioneiras, respectivamente (tabela 21), voltando a corroborar a hipótese de que as espécies pioneiras e não pioneiras apresentam maior atividade fisiológica no manejo com maior minimização do estresse ambiental (manejo máximo) comparativamente ao manejo com menor minimização do estresse ambiental (manejo usual).

As figuras 10 e 11 apresentam os PTS obtidos por espécie e nível de manejo.

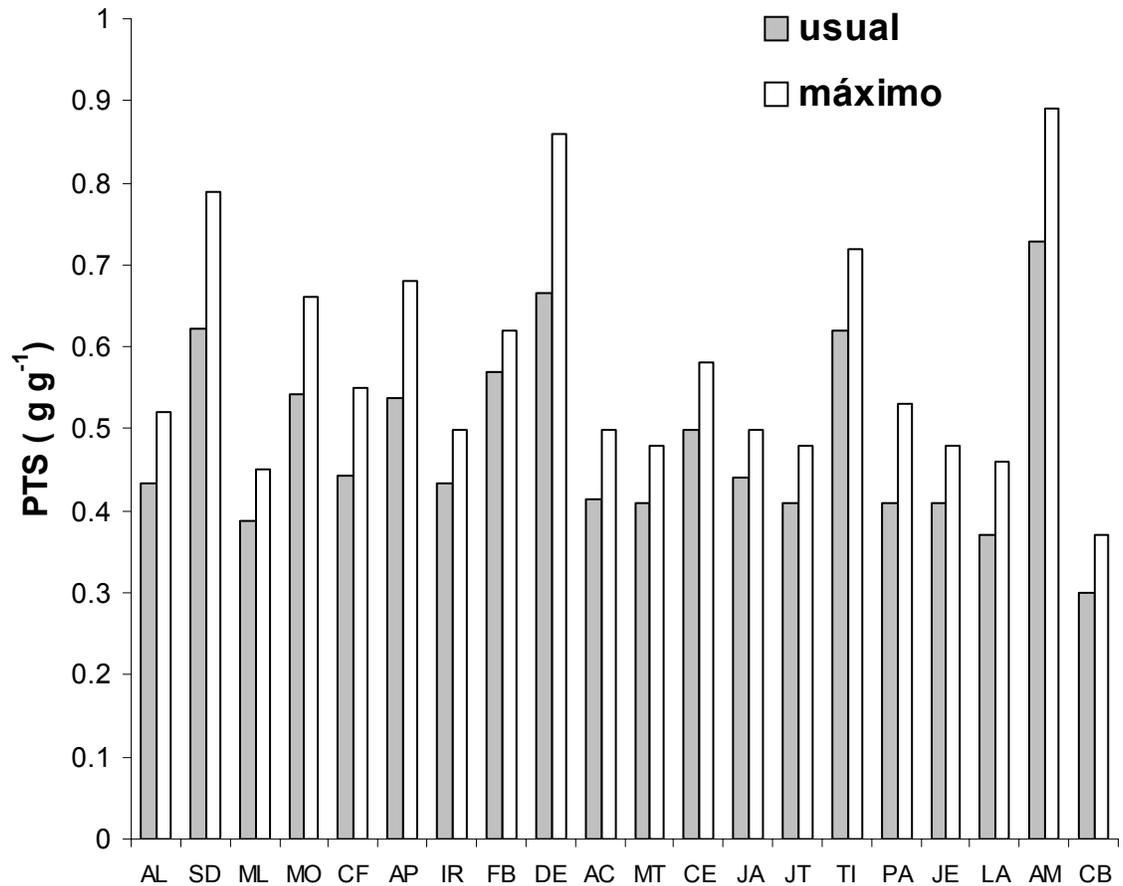


Figura 10 - Teores de proteínas totais solúveis encontrados nas espécies estudadas quando crescidas nos manejos com maior e menor estresse. As espécies estão listadas por ordem de crescimento volumétrico decrescente no manejo usual (ver figura 3) e as siglas representam as espécies estudadas (tabela 8)

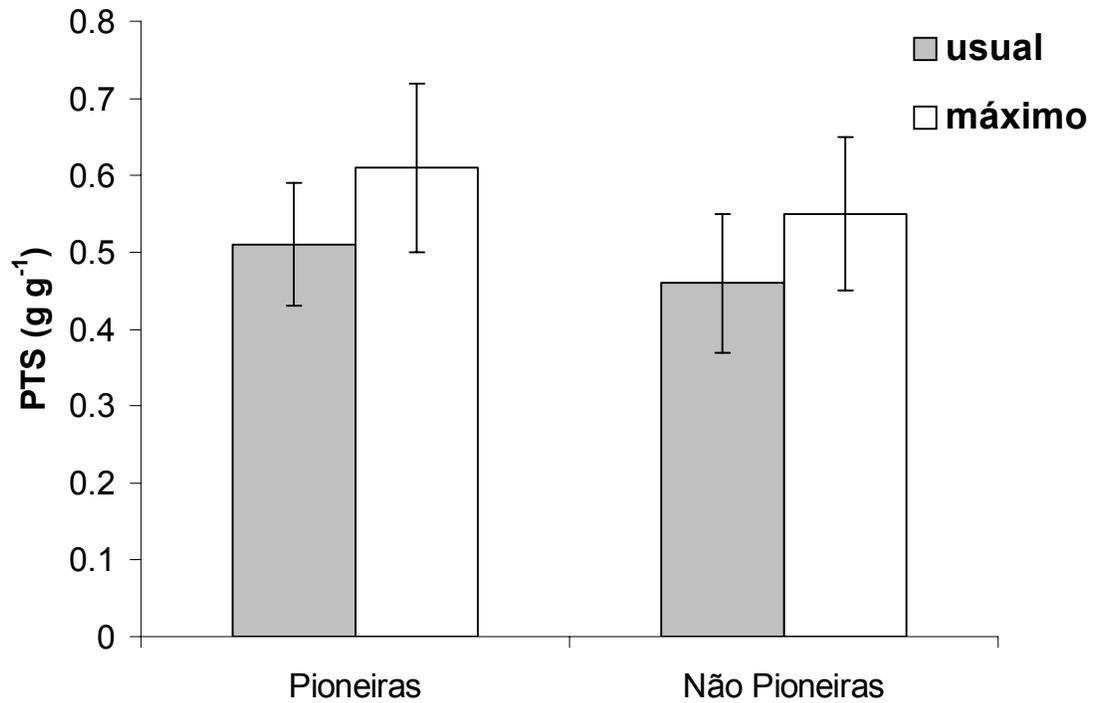


Figura 11 - Teores de proteína total solúvel nas espécies pioneiras e não pioneiras crescidas em manejo usual e máximo, ambiente com menor e maior níveis de estresse. As barras representam os desvios padrões

Observa-se o aumento nos PTS para todas as espécies quando crescidas em ambiente com menor nível de estresse (figura 10) e a não ocorrência de interação grupo x manejo (figura 11).

### 2.5.3.2.3. Teores de macronutrientes

A tabela 22 apresenta a análise de variância para nitrogênio, que foi o único elemento em que houve efeito do fator manejo.

Tabela 22 - Análise de variância para nitrogênio foliar

<b>Causa variação</b>	<b>GL</b>	<b>QM</b>	<b>F</b>
Grupo Sucessional	1	176,37	2,02 ns
Manejo	1	625,54	10,37 *
Grupo x Manejo	1	52,06	0,86 ns

\* Significativo ( $P < 0.05$ )

ns - não significativo

Os teores de nutrientes nas folhas apresentam relações diretas com a atividade fisiológica das plantas.

As tabelas 23 e 24 apresentam os resultados obtidos através da análise foliar das plantas crescidas em manejo com maior e menor incremento nutricional e maior e menor capina, melhorando as condições para assimilação dos nutrientes pelas plantas.

Tabela 23 – Valores médios dos teores de nitrogênio, fósforo e potássio encontrados nos extratos foliares por espécies, e por grupo sucessional e manejo.

Espécie	Nitrogênio (g Kg <sup>-1</sup> )		Fósforo (g Kg <sup>-1</sup> )		Potássio (g Kg <sup>-1</sup> )	
	Usual	Máximo	Usual	Máximo	Usual	Máximo
AL	35,69	38,59	1,83	1,83	11,85	13,20
SD	36,74	41,04	2,17	2,61	13,23	12,73
ML	35,77	39,10	2,15	2,56	12,63	11,53
MO	30,20	31,16	1,16	1,24	4,13	4,47
CF	20,87	22,85	1,18	1,17	6,18	4,73
AP	17,37	19,08	1,04	1,08	9,65	9,93
IR	26,29	33,03	1,70	1,74	7,40	9,66
FB	19,19	22,41	1,31	1,26	8,55	5,90
DE	16,33	19,00	1,25	1,08	5,21	4,93
AC	21,12	22,74	1,10	1,08	6,43	5,73
<b>Pioneiras</b>	<b>23,01 b</b>	<b>28,90 a</b>	<b>1,42</b>	<b>1,56</b>	<b>8,77</b>	<b>8,28</b>
MT	18,45	19,95	1,67	0,98	6,21	5,70
CE	30,32	37,56	2,26	3,00	10,73	16,06
JT	18,28	20,46	1,23	1,18	5,67	6,26
TI	31,55	30,72	1,27	1,19	10,48	10,23
JA	18,51	21,31	1,40	1,38	4,91	5,27
PA	25,55	27,18	1,56	1,64	12,40	10,80
LA	24,48	22,98	1,44	1,12	6,67	5,40
JE	16,18	16,00	0,87	0,70	6,65	5,23
AM	32,63	35,83	1,34	1,53	6,13	7,03
CB	19,37	19,56	2,94	2,96	11,33	11,33
<b>Não pioneiras</b>	<b>22,05 b</b>	<b>25,16 a</b>	<b>1,64</b>	<b>1,57</b>	<b>7,95</b>	<b>8,33</b>

Valores dos manejos, nas linhas, seguidos de letras minúscula distintas, diferem entre si ao nível de 5% pelo teste de Tukey.

Tabela 24 - Valores médios dos teores de cálcio, magnésio e enxofre encontrados nos extratos vegetais por espécie, e por grupo sucessional e manejo

Espécie	Cálcio (g Kg <sup>-1</sup> )		Magnésio (g Kg <sup>-1</sup> )		Enxofre (g Kg <sup>-1</sup> )	
	Usual	Máximo	Usual	Máximo	Usual	Máximo
AL	7,63	8,50	2,06	2,58	1,08	1,09
SD	9,91	11,51	3,53	4,55	0,96	1,10
ML	7,75	7,18	2,44	2,36	1,08	1,34
MO	5,84	7,25	1,49	1,88	0,82	0,82
CF	5,16	3,97	1,43	1,35	1,29	1,01
AP	7,74	7,97	1,68	2,03	1,29	0,93
IR	12,76	10,79	2,97	2,23	1,03	1,16
FB	15,82	16,58	3,79	4,38	1,33	1,14
DE	4,52	5,67	1,51	1,92	0,75	0,78
AC	6,86	7,70	2,47	2,74	0,59	0,66
<b>Pioneiras</b>	<b>8,08</b>	<b>8,71</b>	<b>2,07</b>	<b>2,60</b>	<b>1,04</b>	<b>1,00</b>
MT	9,90	8,87	2,40	2,53	1,20	0,99
CE	6,22	4,56	1,82	1,65	1,09	0,93
JT	6,08	4,58	1,87	1,22	0,74	0,79
TI	3,92	5,96	3,03	3,63	1,14	1,07
JA	7,43	7,91	1,52	1,26	0,96	0,88
PA	14,70	17,37	4,31	5,26	0,82	0,87
LA	7,75	9,77	1,09	1,63	0,93	0,76
JE	4,54	3,62	2,57	2,09	1,19	0,88
AM	7,50	7,07	1,66	1,49	0,64	0,65
CB	7,63	7,25	1,63	1,56	0,73	0,83
<b>Não pioneiras</b>	<b>7,48</b>	<b>7,69</b>	<b>2,23</b>	<b>2,17</b>	<b>1,03</b>	<b>0,87</b>

Os teores de N foliares foram 25% e 14% superiores no manejo máximo, comparativamente ao manejo usual, para as espécies pioneiras e não pioneiras, respectivamente. O nitrogênio por ser o elemento envolvido na síntese de proteínas está diretamente relacionado com o aumento das PTS e a atividade fotossintética verificado nos demais resultados fisiológicos. De acordo com Chazdon et al. (1996) a suplementação de nitrogênio leva a um aumento da carboxilação por área foliar resultando no aumento da capacidade fotossintética nas plantas, assim esse elemento se torna um bom indicador da capacidade fisiológica das plantas.

Mendes (2006) após submeter espécies florestais nativas à soluções nutritivas com e sem nutrientes em casa de vegetação observou que estas espécies respondem positivamente à adição de nutrientes, sendo as espécies não pioneiras mais exigentes do que as pioneiras. O autor coloca também a importância da complementação nutricional nos projetos de recuperação de áreas degradadas como vital para o sucesso da restauração florestal.

As figuras 12 e 13 apresentam os valores de nitrogênio foliar encontrado nas espécies estudadas nos manejos com maior e menor níveis de estresse.

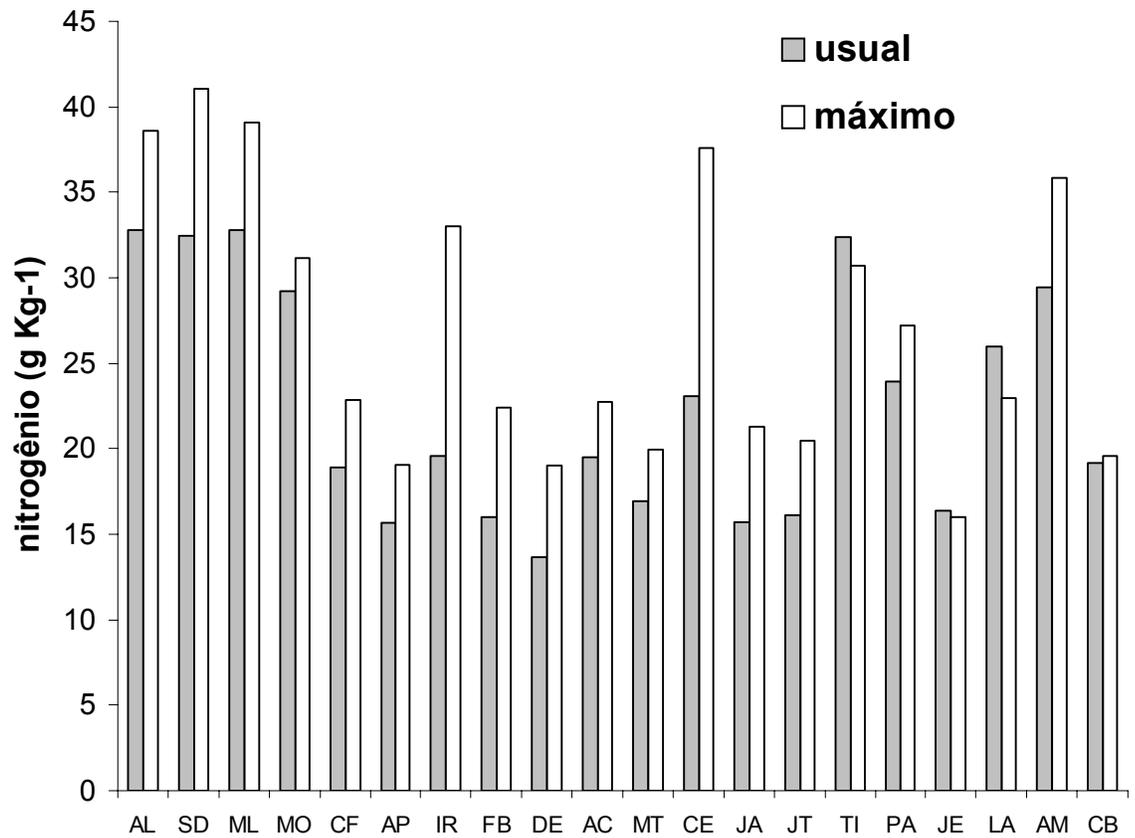


Figura 12 – Teores de nitrogênio foliar encontrados nas plantas crescidas em manejo usual e máximo. As espécies estão listadas por ordem de crescimento volumétrico decrescente no manejo usual (ver figura 3) e as siglas representam as espécies estudadas (tabela 8)

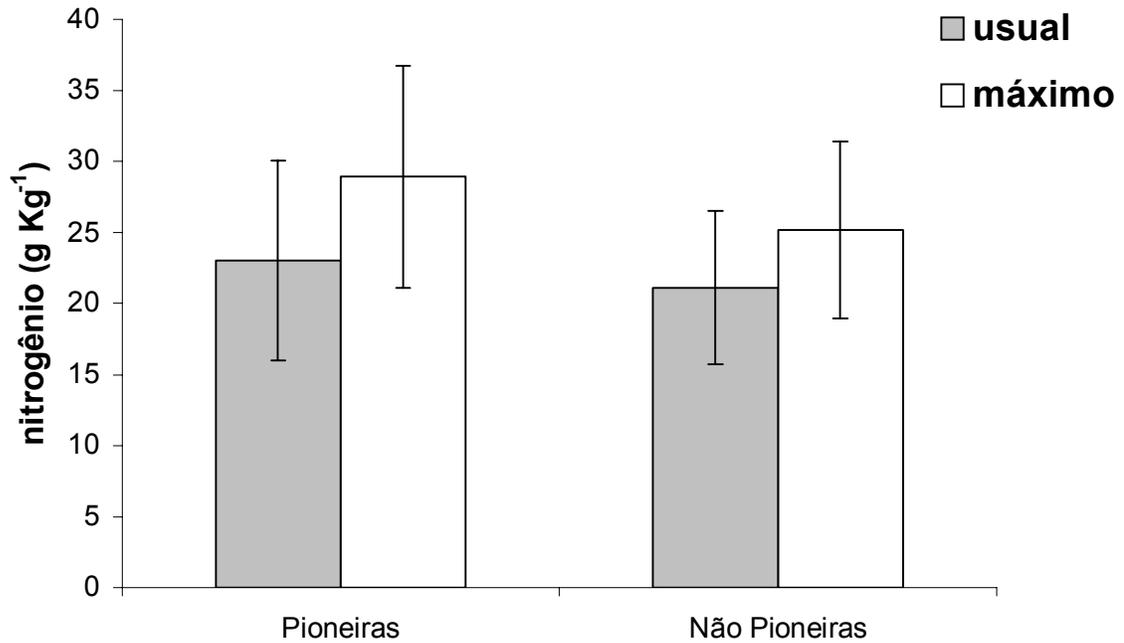


Figura 13 – Teores de nitrogênio foliar encontrados nas espécies pioneiras e não pioneiras crescidas em manejo usual e máximo, ambientes com maior e menor níveis de estresse. As barras representam os desvios padrões

Observa-se o aumento do N foliar para praticamente todas as espécies quando crescidas em ambiente com menor nível de estresse (figura 12) e a não ocorrência de interação grupo x manejo (figura 13).

#### 2.5.4. Análise de Correlação de Pearson

A tabela 25 apresenta as correlações de Pearson para as variáveis dendrométricas e fisiológicas para todas as espécies em ambos os manejos.

Tabela 25 - Correlação de Pearson para as variáveis fisiológicas estudadas e o volume aos 2,5 anos de todas as espécies em ambos manejos. Clorofila a (Clor a), clorofila b (Clor b), clorofila total (Clor T), proteínas totais solúveis (PTS), área foliar específica (AFE), fotossíntese (Fotos.), nitrogênio foliar (N) e volume (Vol)

	<b>Clor b</b>	<b>Clor T</b>	<b>PTS</b>	<b>AFE</b>	<b>Fotos.</b>	<b>N</b>	<b>Vol</b>
<b>Clor a</b>	0,25 *	0,69**	0,63**	ns	0,50**	0,35**	ns
<b>Clor b</b>		0,87**	0,74**	ns	0,24*	0,25*	ns
<b>Clor T</b>			0,87**	ns	0,43 **	0,36**	ns
<b>PTS</b>				ns	0,40**	0,30*	ns
<b>AFE</b>					0,31*	0,41**	0,17*
<b>Fotos.</b>						0,43**	0,34**
<b>N</b>							0,36**
<b>Vol</b>							

\*\* Altamente significativo ( $P < 0.01$ )

\* Significativo ( $P < 0.05$ )

ns - não significativo

Observa-se que o teor de nitrogênio foliar encontrado nas plantas estudadas apresentaram correlação altamente significativa com as variáveis clorofila a, clorofila total, área foliar específica, fotossíntese e volume, variáveis de crescimento e fisiológicas. De acordo com Chazdon et al (1996) plantas com maiores níveis de nitrogênio foliar apresentam maiores teores de clorofilas, de enzimas fotossintéticas,

resultando em maiores taxas fotossintéticas. Os resultados encontrados neste trabalho para maiores teores de clorofilas, de PTS e de fotossíntese corroboram com estas afirmações. O autor ainda sugere que o nitrogênio pode ser utilizado como um indicador da capacidade fisiológica das plantas.

Os altos níveis de correlação encontradas neste trabalho entre o nitrogênio e as variáveis medidas indicam que a análise dos teores foliares de nitrogênio podem ser utilizados como uma forma de quantificar a atividade fisiológica e assim, o crescimento e desenvolvimento das espécies florestais nativas que crescem sob maior ou menor estresse ambiental.

#### **2.5.5 Flexibilidade das plantas ao estresse**

A flexibilidade das plantas aos ambientes com maior e menor níveis de estresse podem ser observadas pela resposta ao crescimento vegetativo (volume) e à atividade fisiológica (fotossíntese). A tabela 26 apresenta os valores das flexibilidades volumétricas e fisiológicas por espécies e fatores grupos sucessionais e manejos, sendo que não houve diferença estatística para o fator grupo sucessional.

Tabela 26 – Flexibilidade volumétrica (Flex.Vol) e fisiológica (Flex.Fis) das espécies pioneiras e não pioneiras aos manejos com maiores (usual) e menores (máximo) níveis de estresse

Espécie	Volume			Fotossíntese		
	usual	máximo	Flex. Vol.	usual	máximo	Flex.Fis.
AL	8,98	22,45	2,50	27,47	20,17	0,73
SD	4,81	15,01	3,12	22,66	29,61	1,30
ML	3,30	17,72	5,36	24,16	23,56	0,97
MO	2,59	26,58	10,26	8,66	13,76	1,59
CF	1,40	12,72	9,08	12,82	18,81	1,47
AP	1,23	3,07	2,49	10,72	14,48	1,35
IR	0,69	6,53	9,46	15,97	12,86	0,80
FB	0,61	6,15	10,08	18,97	18,84	0,99
DE	0,44	1,40	3,18	18,23	23,58	1,29
AC	0,38	1,69	4,44	15,57	12,86	0,82
<b>Pioneiras</b>	<b>2,44</b>	<b>11,30</b>	<b>5,99</b>	<b>17,52</b>	<b>20,81</b>	<b>1,26</b>
MT	0,26	8,47	32,57	12,43	13,20	1,06
CE	0,22	0,98	4,45	14,20	7,28	0,51
JT	0,10	1,46	14,60	13,10	21,46	1,63
TI	0,10	0,92	9,20	12,63	15,08	1,19
JA	0,08	2,25	28,12	8,50	10,29	1,21
PA	0,05	4,76	95,20	19,70	19,10	0,97
LA	0,03	0,34	11,33	7,70	16,50	2,14
JE	0,03	0,26	8,66	6,79	9,37	1,38
AM	0,02	2,61	130,50	17,87	28,77	1,61
CB	0,01	0,04	4,00	3,36	7,55	2,25
<b>Não Pioneiras</b>	<b>0,09</b>	<b>2,20</b>	<b>33,86</b>	<b>11,84</b>	<b>15,05</b>	<b>1,43</b>

A flexibilidade das espécies não pioneiras (33,86) ao manejo apresenta maiores valores comparativamente às espécies pioneiras (5,99), em termos absolutos. As espécies não pioneiras apresentam um aumento de 450% na flexibilidade volumétrica, embora não significativo. Este resultado confirma o encontrado por Malavasi e Malavasi (1996) que observaram maior flexibilidade nas espécies não pioneiras. No entanto, outros autores encontraram maior flexibilidade em espécies pioneiras (PEARCY (1987), CHAZDON et al. (1996)). Isto pode ser explicado pela grande variação que existe entre espécies, mesmo dentro dos grupos sucessionais criados (tabela 26), o que acarreta inclusive a não significância do fator grupo sucessional. Além disso, cada vez mais fica evidente que a rotulação de pioneira e não pioneira nem sempre é corretamente aplicada.

Por outro lado, avaliando-se a flexibilidade fisiológica, nota-se que não houve diferenças entre os grupos (1,43 e 1,26, respectivamente).

Nas espécies pioneiras os valores das características dendrométricas e fisiológicas foram superiores aos encontrados para as espécies não pioneiras, porém as respostas aos manejos nas espécies não pioneiras foram maiores. Isto mostra que os grupos apresentam características distintas na forma de desenvolvimento e sua resposta às variações ambientais.

As observações para flexibilidade volumétrica, e fisiológica, rejeita a hipótese de que as espécies pioneiras apresentam maior flexibilidade que as espécies não pioneiras.

Porém de forma diferente das citadas pelos autores Gonçalves et al.. (2005), Chazdon et al. (1996) e Strauss-Debenedetti e Bazzaz (1997), que concluíram que as espécies pioneiras são mais responsivas que as não pioneiras, observou-se que algumas espécies pioneiras apresentam maior flexibilidade e algumas não pioneiras apresentam menor flexibilidade, evidenciando-se o risco de se associar a todo um grupo resultados parciais obtidos com uma ou poucas espécies.

Pelos resultados deste trabalho, é possível visualizar o comportamento das 20 espécies estudadas, em quatro classes de grupo sucessionais e responsividade ao manejo:

1. Pioneiras com maior flexibilidade,
2. Pioneiras com menor flexibilidade,
3. Não pioneiras com maior flexibilidade,
4. Não pioneiras com menor flexibilidade.

Assim, as indicações para reflorestamentos podem ser orientadas de acordo com os níveis de crescimento e flexibilidade das plantas. Para ambientes com manejo mais intensivo e menores níveis de estresse indica-se espécies pioneiras e não pioneiras com maior flexibilidade, que resultará em maior crescimento e estabelecimento da floresta em menor tempo. É importante observar também que as espécies escolhidas devem apresentar boas condições de resposta e expressar o potencial para exercer um papel na sucessão florestal, com maior condição de sobreviver e se reproduzir, formando comunidades que evoluam no tempo, contribuindo com a sustentabilidade do reflorestamento.

Novos estudos poderiam testar a resposta em outras situações de manejo e espécies, definindo um índice para maior e menor flexibilidade, propondo uma orientação de acordo com as características das plantas para reflorestamentos.

### 3 CONCLUSÃO

Com base nos resultados de 2,5 anos do ensaio de restauração florestal de pastagem degradada onde se estudaram variáveis dendrométricas e fisiológicas de 20 espécies nativas da Mata Atlântica, sendo 10 pioneiras e 10 não pioneiras, e sob dois níveis de estresse induzidos por manejo silvicultural usual (maior estresse) e máximo (menor estresse), no espaçamento de 3 m x 2m, pode-se concluir que:

- As espécies pioneiras apresentaram maiores valores de crescimento (altura, diâmetro a 30 cm e volume) e sobrevivência que as espécies não pioneiras, independentemente do manejo utilizado. Os volumes das espécies pioneiras foram 27 maiores que as não pioneiras sob manejo usual (2,44 *versus* 0,09 dm<sup>3</sup> por árvore) e de 5 vezes maiores sob manejo máximo (11,33 *versus* 2,21 dm<sup>3</sup> por árvore);
- O manejo silvicultural máximo, que propicia menor estresse ambiental, apresentou maiores valores de crescimento (altura, diâmetro a 30 cm e volume) e sobrevivência que o manejo usual, com maior estresse ambiental, independentemente do grupo sucessional. O volume do manejo máximo foi de 4,6 vezes maior que no manejo usual para as pioneiras (11,33 *versus* 2,44 dm<sup>3</sup> por árvore) e de 25,5 vezes maior para as não pioneiras (2,21 *versus* 0,09 dm<sup>3</sup> por árvore);
- Estes resultados mostram interação grupo sucessional x manejo, mostrando que as espécies não pioneiras são mais favorecidas pelo manejo máximo do que as pioneiras. Assim, o grupo de não pioneiras, sob manejo máximo, igualou-se volumetricamente ao grupo de pioneiras, sob manejo usual (2,21 e 2,44 dm<sup>3</sup> por árvore);
- A área foliar específica elevou-se sob manejo máximo, passando de 9,3 para 10,3 m<sup>2</sup> kg<sup>-1</sup>, sendo que as espécies pioneiras foram mais responsivas (18%) do que as não pioneiras (3%);

- As espécies pioneiras apresentaram maiores atividades fotossintéticas (fotossíntese, clorofila a e proteínas solúveis totais) que as espécies não pioneiras, independentemente do manejo utilizado. Assim, as taxas de fotossíntese das espécies pioneiras foram 52% maiores que as não pioneiras sob manejo usual (17,5 *versus* 11,5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e de 40% maiores sob manejo máximo (20,8 *versus* 14,9  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ );
  
- O manejo silvicultural máximo apresentou maiores valores das variáveis fisiológicas (fotossíntese, clorofila a, clorofila b, clorofila total, proteínas solúveis totais e nitrogênio) que o manejo usual, independentemente do grupo sucessional. Assim, a taxa de fotossíntese do manejo máximo foi 18% maior que o manejo usual para as pioneiras (20,76 *versus* 17,52  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e de 30% maior para as não pioneiras (14,86 *versus* 11,51  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ );
  
- Avaliando a flexibilidade volumétrica através dos grupos sucessionais, as espécies não pioneiras apresentaram, em média, maior flexibilidade que as espécies pioneiras, apesar de não significativo, dada a alta variabilidade da flexibilidade das espécies dentro dos grupos;
  
- Com base nos resultados, e para fins de orientação na escolha das espécies para plantio de acordo com as práticas silviculturais a serem utilizadas (com maior ou menor alívio dos estresses), propôs-se que as espécies nativas sejam agrupadas em 4 classes, de acordo com o seu ritmo de crescimento e nível de flexibilidade volumétrica.

Assim, retomando-se as hipóteses inicialmente propostas, conclui-se que:

1. As espécies pioneiras apresentam maior crescimento vegetativo e atividade fisiológica que as espécies não pioneiras, tanto em ambiente com maior, como em ambiente com menor nível de estresse: **Corroborada**;
2. A minimização dos estresses ambientais através de manejo silvicultural mais intensivo resulta em maior desenvolvimento vegetativo e maior atividade fisiológica tanto das espécies pioneiras como das não pioneiras: **Corroborada**; e

3. As espécies pioneiras são mais responsivas à minimização dos estresses ambientais em termos de crescimento e de atividade fisiológica, comparativamente às espécies não pioneiras: **Rejeitada.**

## REFERÊNCIAS

ACKERLY, D.D. Canopy structure and dynamics: integration of growth processes in tropical pioneer trees. In: MULKEY, S.S.; CHAZDON, R.L.; SMITH, A.P. **Tropical forest plant ecophysiology**, New York: s.ed., 1996, chap.21

ARNON, D.I. Cooper enzymes in insolated chloroplasts. Polyphenol oxydase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, Rockiville, v.24, p.1-15, 1949.

BAZZAZ, F.A.; PICKETT, S.T.A. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 11, p. 287-310, 1980.

BAZZAZ, F.A.; PICKETT, S.T.A. Ecofisiologia de la sucesion tropical: una revision comparative. **Cronica Forestal y del medio ambiente**. Medellin, n.6, p. 1-27, Set, 1988.

BRADFOD, M.M. A rapid and sensitive method for quantification of micro quantities of protein utilizing the principle of protein – dye binding. **Analytical Biochemistry**, New York, v.72, n.1-2, p.248-254, 1976.

BROWN, S.; LUGO, A. E. Tropical secondary forests. **Journal of Tropical Ecology**, Cambrige, v. 6, p. 109-114, 1990.

BUDOWSKI, G. Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes, **Turrialba**, Turrialba, v.15, p.440-442, 1965.

CARVALHO, P.E. **Espécies florestais brasileiras recomendadas para silvicultura. Potencialidades e uso da madeira**. Colombo: EMBRAPA, 1994, 639 p.

CHAZDON, R.L.; PEARCY, R.W.; LEE, D.W.; FETCHER, N. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: MULKEY, S.S.; CHAZDON, R.L., SMITH, A.P. **Tropical forest plant ecophysiology**. New York: Chapman e Hall, 1996, chap. 1, p. 5-55.

DENSLOW, J.S. Gap portioning among tropical rainforest tress. **Biotropica**, New York, v.12, p. 47-55, Jul., 1980.

- DENSLOW, J. S. Functional groups diversity and recovery from disturbance. In: ORIAN, G.H.; DIRZO, R.; CUSHMAN, J.H. **Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests**. Berlin, New York: Springer, 1996, p 127-151.
- DURIGAN, G.; FIGLIOLIA, M.B.; KAWABATA, M.; GARRIDO, M.A.O.; BAITELLO, J.B. **Sementes e mudas de árvores tropicais**. São Paulo: Instituto Florestal, SMA, 2002, 65 p.
- ELLIS, A.R.; HUBBELL, S.P.; POTVIN, C. In situ field measurements of photosynthetic rates of tropical tree species: a test of the functional group hypothesis. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 78, p.1336-1347, 2000.
- EPSTEIN, E.; BLOOM, A.J. **Mineral nutrition of plants: principles and perspectives**. Sunderland: Sinauer Associates, 2005. 400 p.
- FINEGAN, B. Forest succession. **Nature**, London, v. 312, p.109-114, Nov. 1984.
- FÜHRER, E. Forest functions, ecosystems stability and management. **Forest Ecology of management**, v.132, p.29-38, 2000.
- GIVNISH, T.J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. In: EVANS, J.R.; CAEMMERER, S.VON; ADAMS, W.W. **Ecology of photosynthesis in sun and shade**. Melbourne: CSIRO, 1988, 358 p.
- GONÇALVES, J.F.C., VIEIA, G., MARENCO, R.A., FERRAZ, J.B.S., JUNIO, U.M.S., BARROS, F.C.F. Nutricional status and specific leaf area of Mahogany and Tonka bean under two light environments. **Acta amazonica**, Manaus, v.35, n.1, p.23-27. 2005.
- HOOBER, J.K. **Chloroplasts**. Cellular Organelles. New york:Philip Siekevitz, 1984.
- HORN, G.H. The ecology of secondary succession. **Annual review of ecology and systematics**, Palo Alto, v.5, p. 25-37, 1974.
- KABAKOFF, R. P.; CHAZDON, R. L.. Effects of canopy species dominance on understorey light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.12, p. 779-788, 1996.
- KAGEYAMA, P.Y.; BRITO, M.A.; BAPTITON, I.C. Estudo do mecanismo de reprodução de espécies da mata natural. In: KAGEYAMA, P.Y. **Estudo para implantação de**

**matas ciliares de proteção na Bacia hidrográfica do Passa Cinco**, Piracicaba, 1986. 236 p.

KAGEYAMA, P.Y; GANDARA, F.B. Recuperação de áreas ciliares. In: RODRIGUES, R.R.; LEITÃO-FILHO, H.F. **Matas ciliares: Conservação e recuperação**. São Paulo, EDUSP/FAPESP, 2000, p.249-269.

KRAMER, P.J.; KOZLOWSKI, T. **Physiology of wood plants**. New York: Academic Press, 1979. 811p.

LARCHER, W. **Physiological plant ecology**. New York: Springer- Verlag, 1995, 506 p.

LEE, D. W. Canopy dynamics and light climates in a tropical moist deciduous forest in India. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 5, p. 65-79, 1989.

LOOMIS, R.S.; AMTHOR, J.S. Yield potencial, plant assimilatory capacity, and metabolic efficiencies. **Crop Science**, Madison, v. 39, p. 1584-1596, 1999.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras**. Nova Odessa: Plantarum, 1992, 352 p.

LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. Berlin, New York: Springer, 1997. 384 p.

MALAVASI, U.C.; MALAVASI, M.M. Aclimação fotossintética e crescimento de mudas de *Schizolobium parahybum* e de *Hymenaea stilbocarpa* submetidas a variação do regime luminoso. **Cerne**, Lavras, v. 2, n.2, 1996.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C.; OLIVEIRA, S.A. Princípios, métodos e técnicas de avaliação do estado nutricional. In: **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. Piracicaba: POTAFOS, 1997, 319 p.

MARTINEZ-RAMOS, M. Claros, ciclos vitais de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In: GOMEZ-POMPA, A.; DEL-AMO, R.S. (Ed.) **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Vera Cruz**, México. México:Alambra Mexicana, 1985, cap.10, p.191-239.

MARSCHNER, H. **Mineral Nutrition of Higher Plants**. 2 nd ed London: Academic Press, 1995. 889p.

McINTOSH, R.P. Succession and ecological theory. In: WEST, D.C.; SHUGART, H.H. BOTKIN, D.B. **Forest succession**. New York: Springer-Verlag. 1981, chap. 3, p. 10-23.

MENDES, M.C.S. **Avaliação da exigência nutricional na fase inicial do crescimento de espécies florestais nativas**. 2006. 296 p. Tese (doutorado em Ecologia) . Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2006.

MENDONÇA, A.V.R.; NOGUEIRA, F.D.; VENTURIN, N. ; SOUZA, J.S. Exigências nutricionais de Myracrodruon urundeuva Fr. All. (aroeira do certão). **Cerne**, Lavras, v.5, n.2, p.65-75, 1999.

MENGEL, K.; KIRKBY, E.A. **Principles of plant nutrition**. Bern: International Potash Institute, 1987. 687 p.

MUNIZ, A.S.; SILVA, M.A.G. Exigências nutricionais em mudas de peroba-rosa (Aspidosperma polyneuron) em solução nutritiva. **Revista árvore**, Viçosa, v.19, n.2, p.263-271, 1995.

PALMER, M.A.; AMBROSE, R.F.; POFF, N.L. Ecological theory and community restoration . **Restoration Ecology**, v.5, p.291-300, 1997.

PEARCY, R.W. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. **Functional Ecology**, Oxford, v. 1, p.169-178, 1987.

RASCHER, U.; BOBICH, E.G.; LIN, G.H.; WALTER, A. ; MORRIS, T.; NAUMANN, M.; NICHOL, C.J.; PIERCE, D.; BIL, K.; KUDEYAROV, V.; BERRY, J.A. Functional diversity of photosynthesis during drought in a model tropical rainforest-the contributions of leaf area, photosynthetic electron transport and stomatal conductance to reduction in net ecosystem carbon exchange. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 27 , p. 1239-1256, 2004.

RODRIGUES, R.R., Avanços e perspectivas na recuperação de áreas dentro dos programas de adequação ambiental. In: **Seminário temático sobre recuperação de áreas degradadas**. 2003. Anais... SMA, 2003, p.5.

RODRIGUES, R.R.; GANDOLFI, S. Conceitos, tendências e ações para a recuperação de florestas ciliares. In: RODRIGUES, R.R.; LEITÃO-FILHO, H.F. **Matas ciliares: Conservação e recuperação**. São Paulo: EDUSP/FAPESP, 2000, p. 235-247.

RODRIGUES, R.R, GANDOLFI, S.; NAVE, A.G. **Adequação ambiental de propriedades rurais e recuperação de áreas degradadas**. Piracicaba: ESALQ, 2002. (Apostila de curso)

SECRETARIA DO MEIO AMBIENTE. **Atlas das unidades de conservação ambiental do Estado de São Paulo**. São Paulo: SMA, 2000, 64 p.

STAPE, J.L.; GANDARA, F.B. **Modelos de recuperação de áreas degradadas com espécies nativas em duas regiões do Brasil visando sequestro de carbono**. Piracicaba, 2006.

STRAUSS-DEBENEDETTI, S.; BAZZAZ, F.A. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: MULKEY, R.L.; CHAZDON, R.; SMITH, A.P. **Tropical forest plant ecophysiology**, New York: Chapman e Hall, 1996, chap.6, p 162-186.

SULTAN S.E. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. **Evolutionary Biology**, new York, v. 21, p.127-178, 1987.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant physiology**. 3.<sup>rd</sup> ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2002. 690p.

TERASHIMA, L.; HIKOSAKA, K. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. **Plant Cell Environment**, Oxford, v. 18, p. 1111-1128, 1995.

VAZQUEZ-YANES, C.; SADA, S.G. Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. In: GOMEZ-POMPA, A.; VAZQUEZ-YANES, C.; AMO RODRÍGUEZ, S. **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Vera Cruz**, México. México: Continental, 1976. 676 p.

WHITMORE, T. C. Gaps in the forest canopy. In: TOMLINSON, P. B., ZIMMERMANN, M. H. (Ed.). **Tropical trees as living systems**. Cambridge: Cambridge University Press, 1978, p. 639 -655.

WITHMORE, T.C. **An introduction to tropical rainforest**. New York: Oxford University Press, 1990. 226 p.

WIJDEVEN, S. M. J.; KUZEE, M. E. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. **Restoration Ecology**, v.8, p. 414-424,2000.