

METABOLISMO DE CARBONO DURANTE O ESTABELECIMENTO DE PLÂNTULAS ARBÓREAS

Uma abordagem ecofisiológica em jatobá e pau-brasil

Henrique P. Santos¹, Ana Maria Baron², Marcos P. M. Aida² e Marcos S. Buckeridge^{2,*}

¹Embrapa Uva e Vinho. Rua Livramento, 515, C. Postal 130, CEP 95700-000, Bento Gonçalves, RS. ²Seção de Fisiologia e Bioquímica de Plantas, Instituto de Botânica. C. Postal 4005, CEP 011061-970, São Paulo, SP. *Autor para correspondência: msbuck@usp.br

Resumo Os aspectos ecofisiológicos do estabelecimento de plântulas em florestas tropicais foram abordados nessa revisão utilizando as características contrastantes de *Hymenaea courbaril* L. (jatobá) e *Caesalpinia echinata* Lam. (pau-brasil), ambas da família Leguminosae (Caesalpinioideae). No geral, estas duas espécies apresentam características compatíveis com espécie clímax (*H. courbaril*) e secundária inicial (*C. echinata*) na sucessão ecológica. Enquanto a primeira armazena grandes quantidades de carboidratos nos cotilédones, os quais são mobilizados para desenvolver grandes plântulas, a segunda produz plântulas relativamente pequenas a partir de poucas reservas cotiledonares e com grande dependência da performance fotossintética das primeiras folhas. Estes contrastes refletem as diferentes estratégias de estabelecimento de plântulas destas espécies. Em *C. echinata* ocorre a tendência de formar populações agregadas com um grande número de plântulas para serem recrutadas e garantir a perpetuação. Em contrapartida, *H. courbaril* produz menos sementes e não forma populações, porém produz plântulas mais robustas, o que garante uma melhor performance individual.

Palavras-chave: carboidratos, cotilédones, floresta tropical, fotossíntese, heterotrofia-autotrofia, polissacarídeos.

Abstract We review ecophysiological aspects of seedling establishment in tropical forests using the contrasting features of *Hymenaea courbaril* L. (jatobá) and *Caesalpinia echinata* Lam. (pau-brasil), both Leguminosae (Caesalpinioideae). In general, these two species display features compatible with a clímax (jatobá) and a initial secondary (*C. echinata*) species in ecological succession. The former store large amounts of carbohydrates in the cotyledons and use these to produce large seedlings, whereas the second produce a relatively small seedling with little reserves and rely only on the photosynthesis performed by newly formed leaves. These contrasting characteristics of seedling establishment of the two species reflect different strategies. Whereas *C. echinata* tend to form aggregate populations with a great number of seedlings that will be subjected to recruitment and assure the perpetuation, *H. courbaril* does

not form aggregated populations and produce less seeds, but more robust seedlings that, due to the presence of large amounts of reserves, assure a better individual performance.

Key-words: carbohydrates, cotyledons, photosynthesis, heterotrophy-autotrophy, polysaccharides, tropical forest.

Introdução

Os ecossistemas tropicais terrestres compartilham de muitos fatores físicos e biológicos que impõem restrições ao estabelecimento, à sobrevivência e ao desenvolvimento das plantas. A importância relativa desses fatores, como disponibilidade de radiação solar, estresses hídricos e herbivoria, variam entre espécies e entre ecossistemas. Portanto, as espécies tendem a apresentar respostas adaptativas a determinados fatores, principalmente no estágio de plântula, as quais em conjunto, definem as estratégias para sobrepor as limitações de estabelecimento em um determinado local.

O desenvolvimento da plântula, que inclui as etapas de germinação, mobilização das reservas da semente e estabelecimento autotrófico da planta, corresponde uma das etapas mais importantes na definição, crescimento e manutenção da flora de um determinado bioma. Entretanto, apesar da germinação ter sido extensivamente estudada nos níveis biológico, fisiológico e bioquímico (Bewley & Black, 1994, Ferreira & Borguetti, 2004), ainda existe uma carência muito grande de informações referentes ao metabolismo e alocação de carbono na etapa de transição heterotrófica-autotrófica que as plântulas são submetidas. De modo geral, o suprimento positivo de carbono para o crescimento inicial, em uma determinada radiação solar, está na dependência da quantidade e qualidade das reservas da semente, bem como da otimização dos processos de mobilização destas reservas e da capacidade fotossintética das primeiras folhas. Considerando ainda a transição contínua entre tecidos fonte e drenos em uma plântula, mediadas pelo crescimento de novos órgãos e pelas interferências dos fatores bióticos e abióticos, a complexidade nos processos de estabelecimento autotrófico das plantas tende a ser maior em espécies arbóreas, ao longo da dinâmica de sucessão de uma floresta.

Com base neste cenário, serão abordados na seqüência alguns enfoques sobre a teoria do estabelecimento de plântulas e sobre o metabolismo de carbono em condições restritas de radiação, o que corresponde uma das principais limitações de estabelecimento em ambiente de floresta. Nesta abordagem serão contrastados os resultados obtidos com plântulas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) e pau-brasil (*Caesalpinia echinata* Lam.), as quais apresentam características distintas de reservas

na semente, de plântulas e, conseqüentemente, de estratégias de estabelecimento sob restrições de radiação.

Dinâmica e estratégias de estabelecimento

Em estudos de ecofisiologia, normalmente abordam-se questionamentos relacionados à sobrevivência, distribuição, abundância e a interação entre plantas ou entre plantas e outros indivíduos. Dentro desses aspectos, as espécies podem adotar diferentes estratégias para se estabelecer em um determinado local. Conforme descrito por Lambers *et al.* (1998), existem filtros que distribuem as espécies vegetais sobre as várias condições ambientais da crosta terrestre. Muitas espécies são ausentes de determinados locais por razões históricas, ou seja, nunca foram dispersas para os mesmos. Entretanto, das espécies que chegam a um determinado local, muitas não se estabelecem devido às incapacidades fisiológicas a para tolerar certas restrições físicas (ex. baixa radiação). Além disto, muitas espécies são suprimidas por fatores bióticos, tais como efeitos alelopáticos e ataque de pragas, que também restringem o estabelecimento de espécies vegetais em um determinado local. Estes filtros histórico, fisiológico e biótico, estão freqüentemente se alterando e interagindo entre si, o que resulta em diversas condições de estresse para o estabelecimento de uma espécie.

Quando uma planta consegue se estabelecer sob uma condição de estresse, esta deve apresentar algum mecanismo de resistência. Os mecanismos variam de fuga até tolerância ao estresse, e sob três escalas distintas de resposta (Lambers *et al.*, 1998). Quando a planta recebe um estresse ela reduz o seu desempenho rapidamente (escala 1: responde em segundos ou dias, dependendo do estresse e do metabolismo considerado), podendo ou não compensar esta perda através de ajustes morfológicos e fisiológicos individuais (escala 2: aclimatação) ou populacionais (escala 3: adaptação), o qual envolve um grande número de gerações para ser atingido.

Quando pensamos em um ambiente de floresta, estas escalas de resposta estão constantemente ocorrendo, principalmente pela grande diversidade de espécies e microambientes que lá ocorrem (Swaine, 1996). Dentre os fatores abióticos, a luz é o recurso mais limitante na distribuição demográfica de espécies em uma floresta tropical. De acordo com Whitmore (1996), na dinâmica de sucessão de uma floresta existe um contínuo de resposta à disponibilidade de luz, o qual abrange desde espécies que requerem alta radiação para germinar e se estabelecer (pioneiras), espécies que toleram uma média disponibilidade de luz (secundárias iniciais), até espécies que se estabelecem sob o dossel da floresta (clímax ou secundárias tardias), onde ocorre entre 1 a 2% da radiação solar.

Características de plântulas e capacidade de estabelecimento na sombra

As plântulas, como destacado inicialmente, correspondem a uma etapa muito delicada do ciclo de vida vegetal, sendo que o crescimento inicial e a sobrevivência podem estar diretamente relacionados com as reservas presentes na semente. Neste sentido, sementes grandes geralmente são associadas com a maior habilidade das plântulas em tolerarem perdas de tecidos fotossintéticos (ex. herbivoria) e/ou circunstâncias de sombreamento (Westoby *et al.*, 1992; Armstrong & Westoby, 1993; Leishman & Westoby, 1994; Bonfil, 1998). Portanto, a disponibilidade de reservas da semente condiciona as plântulas a tolerarem a sombra, fornecendo esqueleto de carbono para suprir a demanda respiratória durante o déficit de atividade fotossintética, pelo desenvolvimento inicial das primeiras folhas. Apesar do tamanho da semente ser um atributo importante, este não caracteriza toda a variabilidade de distribuição de espécies em relação aos fatores ambientais.

O estudo de atributos de plântula constitui na descrição morfológica e classificação do tipo de plântula, no âmbito ecofisiológico. Recentemente, um grande interesse tem sido direcionado para o entendimento evolutivo, funcional e ecológico destes atributos para a história de vida de uma planta (Kitajima, 1996; Garwood, 1996). Kitajima (1996), revisando a proposta de Garwood (1996), quanto ao tipo de plântulas, estabeleceu 5 categorias, baseadas na forma (papiráceo, coreáceo e globóide), na posição dos cotilédones (epígea ou hipógea) e na permanência da casca (criptocotiledonar ou fanerocotiledonar) sobre os mesmos (Figura 1).

Estas características definem a função dos cotilédones (fotossíntese ou reserva) e tem sido relacionadas à capacidade de tolerância das plântulas à disponibilidade de radiação disponível e à posição das espécies na dinâmica de sucessão em florestas (Kitajima, 1996; Garwood, 1996; Ibarra-Manríquez, 2001).

As espécies pioneiras normalmente apresentam plântulas pequenas com cotilédones epígeos, foliáceos (fotossintéticos) e com poucas reservas ou seja, são maturo-oligotróficas (Buckeridge *et al.*, 2004). Porém as espécies clímax apresentam características de maturo-eutróficas, com plântulas maiores e com cotilédones de reserva epígeos ou hipógeos, durante a germinação (Buckeridge *et al.*, 2004). De acordo com Kitajima (1994), o tipo de plântula das espécies clímax apresenta também uma baixa taxa de crescimento relativo, baixos pontos de compensação à luz e elevada capacidade de sobrevivência em ambientes de floresta. Com exceção dos parâmetros fisiológicos, Flores & Benavides (1990) já descreveram as plântulas de *H. courbaril* de acordo com o último tipo funcional, ou seja, de grande porte (em biomassa

e superfície foliar), com sementes ortodoxas grandes (3 a 4 g) munidas de cotilédones epigeos de reserva, e bem adaptadas à ambientes sombreados (Figura 2).

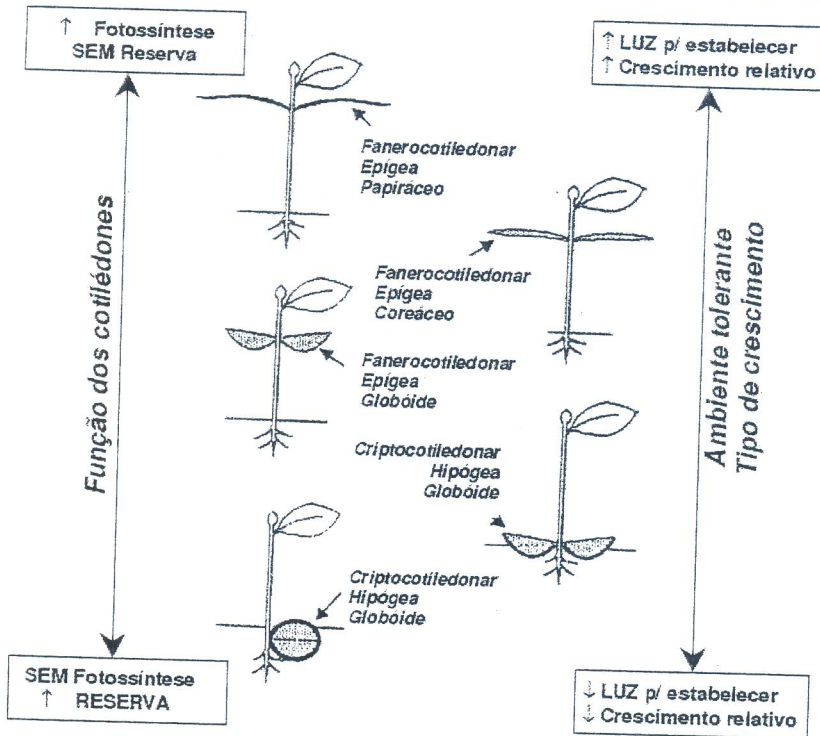


Figura 1 – Categorias de plântulas baseadas no tipo de cotilédone (papiráceo, coreáceo e globóide), persistência da casca (fanerocotiledonar ou criptocotiledonar) e a posição (epígea ou hipógea). Considerando a provável combinação destes parâmetros foram estabelecidos cinco tipos de plântulas:

criptocotiledonar, hipógea e reserva (CHR); criptocotiledonar, epígea e reserva (CER); fanerocotiledonar, epígea e fotossintetizante (PEF); fanerocotiledonar, epígea e reserva (PER); fanerocotiledonar, hipógea e reserva (PHR). Adaptado de Kitajima (1996), Garwood (1996) e Ibarra-Manríquez *et al.* (2001).

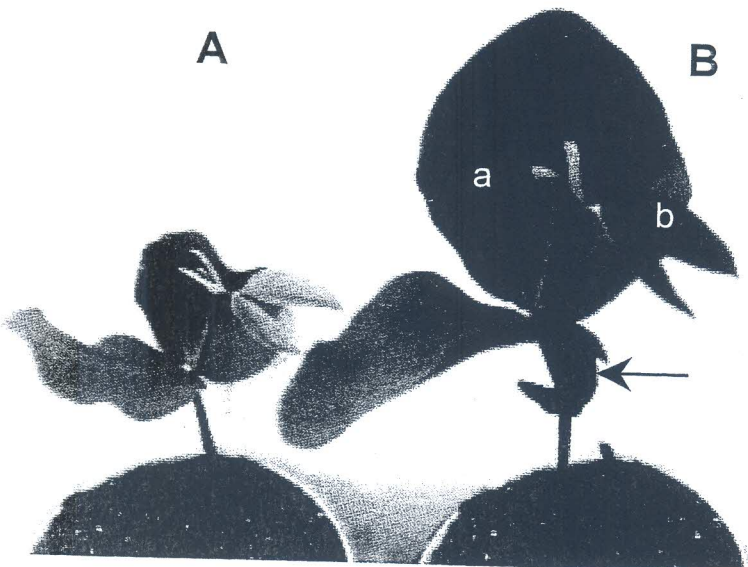


Figura 2 – Comparação morfológica de plântulas de *H. courbaril* crescidas sem (A) e com (B) os cotilédones durante o período de mobilização das reservas de xiloglucano, na transição heterotrófica-autotrófica. Plântulas com 32 dias de idade, em referência ao início da embebição das sementes. A retirada dos cotilédones (seta) foi realizada

quando os eófilos (a) tornaram-se visíveis (22 dias após a embebição). (b) primeiro metáfilo.

De modo geral, esta espécie tem sido classificada como secundária tardia na dinâmica de sucessão em florestas tropicais (Souza & Válio, 1999). Em contrapartida, as plântulas de *C. echinata* apresentam um grande número de parâmetros relacionados ao extremo das espécies pioneiras. Dentre estes parâmetros, destaca-se o reduzido tamanho das sementes (0,2 – 0,5 g), do tipo exalbuminosas e recalcitrante, com germinação epígea e cotilédones circulares, finos e com ausência de expansão e diferenciação do mesófilo (Teixeira *et al.*, 2004). Sendo assim, apesar do formato foliáceo os cotilédones de *C. echinata* não apresentam a contribuição fotossintética como outras espécies desse tipo funcional de plântula, caracterizando-os apenas como tecidos de reserva (Figura 3). Apesar dessas características, estudos ecológicos tendem a classificar a *C. echinata* como uma espécie tolerante a sombra, ocupando o extrato médio-secundário na escala de sucessão da floresta (Silva Brandão *et al.*, 2003; Carvalho, 2005).

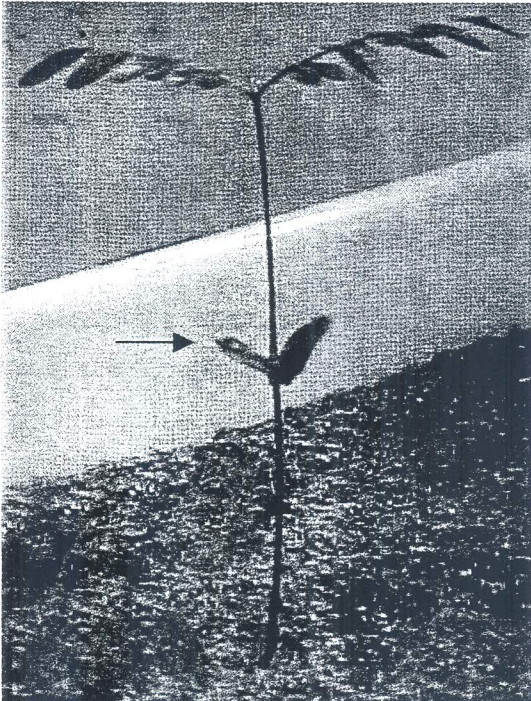


Figura 3 – Plântula de *C. echinata*, durante o período de transição heterotrófico-autotrófico. Seta indica a presença dos cotilédones de reserva. Plântula com aproximadamente 30 dias pós-germinação. Foto cedida gentilmente por Cláudio J. Barbedo (IBt-SP).

Considerando essas evidências, em conjunto com o fato da baixa taxa de crescimento e da ocorrência de banco de plântulas (Capossoli & Pereira, 2003; Moraes *et al.*, 2004), considera-se que as estratégias utilizadas pelo *C. echinata* para o estabelecimento e a sobrevivência em baixas radiações estão mais relacionadas com as características fisiológicas das primeiras folhas. Em contrapartida, as estratégias de perpetuação da espécie e estabelecimento de *H. courbaril* estão relacionadas, principalmente, com as características da semente (tegumento impermeável, banco de sementes) e a mobilização das reservas dos cotilédones e estabelecimento de uma grande superfície foliar.

Metabolismo de reserva e transição heterotrófica-autotrófica

A transição de dependência das reservas da semente (heterotrofia) para a dependência dos recursos externos (autotrofia) ocorre gradualmente e a duração

desta transição é determinada pela espécie e influenciada pelo ambiente (Kitajima, 1992, Santos & Buckeridge, 2004). Espécies com sementes pequenas e cotilédones fotossintéticos, similares às folhas, irão apresentar uma dependência da radiação disponível muito mais precoce do que as espécies com sementes grandes e cotilédones não fotossintéticos de reserva. Estas diferenças estão relacionadas com a plasticidade na alocação de biomassa em resposta a limitação de recursos, o que tem sido utilizado para a compreensão da habilidade de crescimento e/ou performance em ambientes abertos ou de mata (Whitmore, 1996; Cao & Ohkubo, 1998; Leishman & Westoby, 1994; Bonfil, 1998). Em geral, as espécies adaptadas à ambientes sombreados alocam relativamente mais biomassa na parte aérea (redução da relação raiz/parte aérea) e apresentam maior proporção de área foliar (Kitajima, 1994). Este fenótipo é considerado uma resposta adaptativa à sombra por manter uma relação positiva entre fotossíntese e respiração e, conseqüentemente, manter o crescimento e a sobrevivência em condições limitantes de radiação. Em contrapartida, esse fenótipo torna-se inadequado em ambientes que impõem um demanda hídrica maior.

Apesar das classificações funcionais de plântulas apresentarem fortes indicativos sobre as tendências na distribuição sucessional de espécies, poucos estudos levam em consideração o tipo de reserva e o modo como esta reserva é mobilizada durante o estabelecimento. Em *C. echinata*, as sementes são exalbuminosas (sem reservas de endosperma) e armazenam predominantemente amido nos cotilédones (Teixeira *et al.*, 2004), o qual é mobilizado durante o período de expansão do eixo embrionário até o estabelecimento do primeiro par de folhas, com uma reduzida superfície foliar. Esta condição impõe uma maior dependência da disponibilidade de radiação, principalmente se agregarmos o fato da restrição ao dessecamento e a pequena vida útil das sementes (Barbedo *et al.*, 2002), o que impulsiona esta espécie a adotar a formação de banco de plantas como estratégia de perpetuação. Neste cenário todos os processos de adaptação e aclimação fotossintética à condição de sombra são de extrema importância para o sucesso do estabelecimento de uma planta adulta. Entretanto, poucos trabalhos até o momento foram realizados com o intuito de caracterizar a capacidade fotossintética de *C. echinata* em diferentes condições de radiação.

Nos últimos 2 anos foram desenvolvidos alguns experimentos, no Instituto de Botânica de São Paulo, sobre a caracterização fotossintética de plântulas de *C. echinata* (Ana Maria Baroni - dissertação de mestrado em andamento, Instituto de Botânica de São Paulo, defesa prevista para 2005). Com base nos dados obtidos até o presente, destaca-se que as plântulas de *C. echinata* apresentam uma baixa atividade fotossintética (média $4 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) e uma pequena faixa de resposta a radiação

disponível (Ponto de compensação de $25 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ e saturação luminosa entre 100 e $200 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de RFA), o que é condizente com a baixa taxa de crescimento da espécie. Além disso, as melhores respostas dos parâmetros fotossintéticos (etapas bioquímicas e fotoquímicas) foram observadas quando as plântulas foram submetidas às condições de iluminação média (40% da radiação solar fotossinteticamente ativa, RFA). Neste processo, as plantas crescidas sob a condição de 40% RFA foram capazes de aclimatação, em comparação às plântulas crescidas a 20 e a 80% RFA que não se aclimataram durante o período de estudo na transferência para radiações maiores ou menores respectivamente. Baseados nestes resultados podemos sugerir que *C. echinata*, não é uma planta característica de áreas muito sombreadas de floresta, sendo melhor adaptada às condições de média intensidade luminosa (espécie secundária inicial).

No caso de *H. courbaril*, as primeiras folhas das plântulas também apresentam um potencial fotossintético que as mantém em desenvolverem sob restritas radiações. Em média, a fotossíntese máxima está em torno de $6 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, com um ponto de compensação de $11,8 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Santos & Buckeridge, 2004), o que é equivalente aos níveis de radiação encontrados sob o dossel de matas. Essas folhas também apresentam uma baixa saturação luminosa ($200 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), o que é típico de espécies adaptadas à sombra. Apesar dessas características, as plântulas desenvolvidas sem as reservas cotiledonares não apresentam uma área foliar suficiente para suportar o crescimento em radiações de interior de mata (Santos & Buckeridge, 2004). Deste modo, as reservas cotiledonares podem, de algum modo, ter contribuído para que esta espécie atingisse uma ampla distribuição geográfica, nas regiões tropicais do Continente Americano (Lee & Langenheim, 1975), sobrevivendo com sucesso aos diferentes tipos de estresses durante os períodos de germinação e estabelecimento das plântulas.

Os cotilédones de *H. courbaril* são ricos em uma hemicelulose, identificada como xiloglucano, que corresponde à principal reserva (40%, p/p) de carbono localizada na semente (Buckeridge *et al.*, 2000). Com base em nossos resultados, podemos inferir que este polissacarídeo de parede celular pode estar contribuindo de modo multifuncional para que esta espécie se adaptasse às restrições impostas pelas florestas tropicais. Durante as etapas de germinação e emergência, as reservas de xiloglucano não são mobilizadas (Santos & Buckeridge, 2004), sendo o crescimento suportado principalmente por oligossacarídeos da série rafínósica e proteína (Tiné, 1997). A reserva de xiloglucano se torna importante somente a partir do início do desenvolvimento dos eófilos, direcionando os produtos de sua degradação para a parte aérea até o término da expansão do primeiro metáfilo. Isto ficou evidente quando

destacamos: os cotilédones no início da mobilização desta reserva, limitando a expansão das primeiras folhas, principalmente sob condições restritas de luz (Santos & Buckeridge, 2004). No entanto, plântulas sem cotilédones sob iluminação (RFA > 200 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) continuam o seu crescimento e desenvolvimento, reduzindo a essencialidade desta reserva de carbono para o estabelecimento em áreas abertas. Deste modo, a reserva de xiloglucano se apresenta como um “capacitor”, principalmente para o estabelecimento de plântulas de *H. courbaril* sob o dossel de florestas tropicais.

Considerando a importância da reserva de xiloglucano para o desenvolvimento da parte aérea, nossos resultados também demonstram um mecanismo de inter-controle entre o desenvolvimento destes tecidos e o processo de mobilização desta reserva, através da auxina (Santos *et al.*, 2004). Sendo assim, quando está se desenvolvendo a parte aérea aumenta a disponibilidade da auxina, uma vez que os tecidos em crescimento da parte aérea são a principal fonte desse hormônio (Bartel, 1997). Como consequência disto, ocorre a ativação da degradação de xiloglucano e a disponibilidade de carbono dos cotilédones para o crescimento da parte aérea.

Com base em alguns estudos realizados com o transporte polar de auxina (Shinkle *et al.*, 1998; Jensen *et al.*, 1998), pode-se sugerir que os níveis deste hormônio nos cotilédones de *H. courbaril* podem estar sendo mediados pela intensidade e/ou qualidade de luz disponível no ambiente. Todo este inter-controle foi evidenciado em plântulas crescidas na mata (menor radiação e baixa relação vermelho/vermelho extremo, V/Ve), as quais apresentaram menor taxa de mobilização e crescimento, em relação a plântulas crescidas em ambiente abertos (sob maior radiação e alta relação V/Ve) (Santos & Buckeridge, 2004). Este sincronismo possibilita uma maior eficiência no uso das reservas e, conseqüentemente, aumenta a probabilidade de sobrevivência das plântulas sob o dossel.

A quantidade e o controle de degradação das reserva de carbono também podem favorecer a alocação de carbono em defesas contra fatores bióticos. Isto ficou claro em plantas de *H. courbaril* crescendo sem a disponibilidade de xiloglucano (sem cotilédones), as quais anteciparam o estabelecimento fotossintético e as folhas não apresentaram a coloração púrpura, que é característica dos primeiros estádios de expansão foliar desta espécie (Figura 2). De acordo com Lambers *et al.* (1998), esta coloração está relacionada com a maior proporção de antocianinas em relação à clorofila, que é típica de espécies tolerantes à sombra e exerce um controle sobre a herbivoria durante a expansão foliar. No caso da *C. echinata*, pelo fato das reservas cotiledonares serem limitadas para a expansão foliar, existe pouca disponibilidade

para investimentos metabólicos similares, podendo esta espécie estar mais sujeita à estresses bióticos.

Todos estas características distintas de plântulas examinadas nesta revisão culminam em um contraste de estratégias de estabelecimento das duas espécies. No caso de *C. echinata*, existe a tendência de formar populações que geram um grande número de sementes e subseqüentemente um grande numero de plântulas, com a garantia do estabelecimento pelo recrutamento das plântulas mais beneficiadas. Em contrapartida, *H. courbaril* produz menos sementes e com dormência, mas com grandes quantidades de reserva para assegurar um melhor desempenho individual das poucas plântulas que surgirem no ambiente sombreado de florestas secundárias.

Referencias Bibliográficas

- Armstrong DP, Westoby M (1993) Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* 74:1092-1100
- Barbedo CJ, Bilia DAC, Figueiredo-Ribeiro RCL (2002) Tolerância à dessecação e armazenamento de sementes de *Caesalpinia echinata* Lam. (pau-brasil), espécie da Mata Atlântida. *Revista Brasileira de Botânica* 25:431-439
- Bartel B (1997) Auxin biosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 48:51-66
- Bewley JD, Black M (1994) *Seeds - Physiology of Development and Germination*. 2nd edn. Plenum press, New York
- Bonfil C (1998) The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *Am. J. Bot.* 85:79-87
- Buckeridge MS, Santos HP, Tiné MAS, (2000) Mobilisation of storage cell wall polysaccharides in seeds. *Plant Physiol Biochem* 38:141-156
- Buckeridge MS, Santos HP, Tiné MA, Aidar MPM (2004) Mobilização de Reservas. In: Ferreira AG, Borgheti F (eds), *Germinação. Do básico ao aplicado*. Pp.163-185. Artmed, Porto Alegre
- Cao KF, Ohkubo T (1998) Allometry, root/shoot ratio and root architecture in understory saplings of deciduous dicotyledoneous trees in central Japan. *Ecol. Res.* 13:217-227
- Capassoli DJ, Pereira TS (2003) Estrutura, dinâmica preliminar de duas populações de pau-brasil (*Caesalpinia echinata* Lam.) no estado do Rio de Janeiro, Cabo Frio. In: *Anais do VI Congresso de Ecologia do Brasil*, Pp. 189-190. Fortaleza
- Carvalho PER (2005) *Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira*. Embrapa Florestas (http://www.cnpf.embrapa.br/pauloernani/temp/index_especies.htm)

- Ferreira AG, Borgheti F (2004). Germinação. Do básico ao aplicado. Artmed, Porto Alegre.
- Flores EM, Benavides CE (1990) Germinación y morfología de la plántula de *Hymenaea courbaril* L. (Caesalpinaceae). Rev. Biol. Trop. 38:91-98
- Garwood, N.C. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. In: Swaine MD (ed), Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings - Man and the Biosphere series, Pp.59-129. UNESCO/Parthenon, Paris, France
- Ibarra-Manríquez G, Ramos, MM, Oyama K (2001) Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. Am. J. Bot. 88:1801-1812
- Jensen PJ, Hangarter RP, Estelle M (1998) Auxin transport is required for hypocotyl elongation in light-growth but not dark-grown *Arabidopsis*. Plant Physiol. 116:455-462
- Kitajima K (1992) Relationship between photosynthesis and thickness of cotyledons for tropical tree species. Funct. Ecol. 6:582-589
- Kitajima K (1994) Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. Oecologia 98:419-428
- Kitajima K (1996) Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedlings. In: Swaine MD (ed), Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings - Man and the Biosphere series, Pp.193-210. UNESCO/Parthenon, Paris, France
- Lambers H, Chappin III FS, Pons TL (1998) Plant Physiological Ecology. Springer-Verlag, New York
- Lee Y, Langenheim JH (1975) Systematics of the genus *Hymenaea* L. (Leguminosae, Caesalpinoideae, Detarieae). University of California Press, Berkeley, Los Angeles
- Leishman MR, Westoby M (1994) The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. Funct. Ecol. 8:205-214
- Moraes RM, Furlan CM, Bulbovas P, Domingos M, Meireles ST, Salatino A, Delitti WBC, Sanz MJ (2004) Photosynthetic responses of tropical trees to short-term exposure to ozone. Photosynthetica 42:291-293
- Santos HP, Buckeridge MS (2004) The role of the storage carbon of cotyledons in the establishment of seedlings of *Hymenaea courbaril* L. under different light conditions. Ann. Bot 94:819-830
- Santos HP, Purgatto E, Mercier H, Buckeridge MS (2004) The control of storage xyloglucan mobilization mobilisation in cotyledons of *Hymenaea courbaril* L. Plant Physiol. 135:287-299
- Shinkle JR, Kadakia R, Jones AM (1998) Dim-red-light induced increase in polar auxin transport in cucumber seedlings. Plant Physiol 116:1505-1513

- Silva Brandão CFL, Marangon LC, Silva ACBL, Ferreira RLC (2003) Análise do modelo de reflorestamento vs. regeneração natural no projeto Corredores Florestais de Integração entre os Remanescentes de Mata Atlântica em Suape/Pernambuco. In: Anais do VI Congresso de Ecologia do Brasil. Pp. 194-196. Fortaleza
- Souza RP, Válio IFM (1999) Carbon translocation as affected by shade in saplings of shade tolerant and intolerant species. *Biol. Plant.* 42:631-636
- Swaine MD (1996) Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings. Foreword. Pp. xxi-xxviii. Man and the Biosphere series, UNESCO/Parthenon, Paris, France
- Teixeira SP, Carmello-Guerreiro SM, Machado SR (2004) Fruit and seed ontogeny related to the seed behaviour of two tropical species of *Caesalpinia* (Leguminosae). *Bot. J. Linn. Soc.* 146:57-70
- Tiné MAS (1997) Mobilização de xiloglucano de reserva de sementes de *Hymenaea courbaril* L. Universidade Estadual de Campinas, Dissertação de mestrado, Campinas
- Westoby M, Jurado E, Leishman M (1992) Comparative evolutionary ecology of seed size. *Tree* 7:368-372
- Whitmore TC (1996) A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. In: Swaine MD (ed), Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings - Man and the Biosphere series. Pp.3-39. UNESCO/Parthenon, Paris, France