

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

ECOFISIOLOGIA DE PLANTAS JOVENS LENHOSAS DE CERRADO SOB
IRRADIÂNCIAS CONTRASTANTES

CARLOS CESAR RONQUIM

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências (Ciências Biológicas), área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

SÃO CARLOS – SP

2004

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária/UFSCar**

R773ep

Ronquim, Carlos Cesar.

Ecofisiologia de plantas jovens lenhosas de Cerrado sob irradiâncias contrastantes / Carlos Cesar Ronquim -- São Carlos : UFSCar, 2005.

122p.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2004.

1. Fotossíntese. 2. Cerrados. 3. Biomassa. 4. Irradiância. 5. Sombra. 6. Trocas gasosas. I. Título.

CDD: 581.13342 (20^a)

Orientador: Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado

Dedico

**À minha esposa Marinês,
aos meus filhos Adeline e Cesar
e aos meus pais Adhemar e Conceição.**

Ofereço

**À Gisele de Freitas Negreiros (Gi)
in memoriam pelos momentos de alegria.**

Agradecimentos

- . Ao Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado.
- . Ao técnico do laboratório de Ecofisiologia Vegetal Carlos Aparecido Casali pela constante ajuda.
- . Aos amigos do Departamento: Maria Damascos, Silmara, Rosangela, Bia, Eugênio, Noely, Simone, Léo, Régis, Paula, Micheli e Júlio.
- . A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, bolsa Doutorado a CCR).
- . Ao Departamento de Botânica da UFSCar.
- . Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da UFSCar.

SUMÁRIO

RESUMO.....	I
ABSTRACT.....	II
INTRODUÇÃO GERAL.....	III
BALANÇO DE CARBONO EM DUAS ESPÉCIES LENHOSAS JOVENS DE CERRADO CULTIVADAS SOB IRRADIÂNCIA SOLAR PLENA E SOMBREADAS.....	1
BALANÇO DE CARBONO, SOBREVIVÊNCIA, CONTEÚDO E EFICIÊNCIA DO USO DOS NUTRIENTES FOLIARES EM DUAS LEGUMINOSAS LENHOSAS JOVENS DO CERRADO SOB IRRADIÂNCIAS CONTRASTANTES.....	36
ESTABELECIMENTO DE <i>Vochysia tucanorum</i> (C.K. SPRENG.) MART. (VOCHYSIACEAE) EM ÁREA ABERTA E SOMBREADA.....	64
RESPOSTAS DE CURTO E LONGO PRAZO DE <i>Copaifera langsdorffii</i> DESF. (CAESALPINACEAE) CRESCENDO SOB SOL E SOMBRA.....	92
CONCLUSÕES GERAIS.....	122

RESUMO

Avaliaram-se respostas de longo prazo como a sobrevivência, crescimento, capacidade fotossintética e conteúdo de nutrientes foliares em plantas jovens de *Cybistax antisiphilitica* (Mart) Mart. (Bignoniaceae), *Tabebuia chrysotricha* (Mart. ex DC) Mart. (Bignoniaceae), *Anadenanthera falcata* Benth. Speg. (Mimosoideae), *Stryphnodendron adstringens* Mart. Coville (Mimosoideae), e *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpinioideae) crescendo em área aberta e sombreada em recipientes livres de estresse hídrico. A sobrevivência, acúmulo de biomassa, altura e área foliar total relacionaram-se positivamente com os maiores valores de capacidade fotossintética expressa em área sob irradiância plena. Plantas jovens sombreadas mostraram maior conteúdo de nutrientes foliares expresso em massa (g kg^{-1}), menor respiração no escuro e modificaram a partição de biomassa apresentando maior valor da razão da área foliar e menor valor da massa específica foliar. Elevada concentração momentânea de CO_2 aumentou a capacidade fotossintética em área aberta e sob sombra. Entretanto, os maiores valores da eficiência de carboxilação aparente ocorreram em área aberta. *S. adstringens* mostrou-se incapaz de permanecer por longos períodos sob sombra. As trocas gasosas foliares, o potencial hídrico foliar e a fluorescência da clorofila foram determinados durante cursos diários em *Vochysia tucanorum* (C.K. Spreng.) Mart. (Vochysiaceae) e *C. langsdorffii* durante as estações seca e chuvosa a fim de se obter respostas imediatas da assimilação de carbono e do balanço hídrico. O sombreamento durante o período seco provocou maior mortalidade de *V. tucanorum*. O sombreamento também impôs limitações ambientais ao desempenho de *V. tucanorum* e *C. langsdorffii* transplantadas devido aos menores valores do potencial hídrico foliar (Ψ), fotossíntese líquida (A) e eficiência fotoquímica potencial (F_v/F_m). A elevada sobrevivência de *C. langsdorffii* na sombra parece estar relacionada com a rápida e maior acumulação de biomassa nas raízes que na parte aérea no início do desenvolvimento. Feixes de irradiação solar que incidiram nas plantas sombreadas ocorreram em maior intensidade no período seco, porém foram mais efetivos na estação chuvosa para a assimilação de carbono e parecem provocar fotoinibição nas plantas jovens de *C. langsdorffii* durante o período seco devido à elevada intensidade de irradiância e menores valores de Ψ_f e A. A caracterização do crescimento e desempenho fotossintético de plantas jovens de diferentes espécies de Cerrado sob irradiâncias contrastantes parece proporcionar importante entendimento das condições ecológicas que determinam a regeneração natural no domínio do cerrado, podendo aumentar a eficiência dos métodos de manejo florestal.

ABSTRACT

We evaluated long term responses, such as survivorship, growth, photosynthetic capacity and leaf nutrient content on potted young plants of *Cybistax antisyphilitica* (Mart) Mart. (Bignoniaceae), *Tabebuia chrysotricha* (Mart. ex DC) Mart. (Bignoniaceae), *Anadenanthera falcata* Benth. Speg. (Mimosoideae), *Stryphnodendron adstringens* Mart. Coville (Mimosoideae), and *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpinioideae) growing in open and in shaded area without water stress. The survivorship, biomass accumulation, height and total leaf area were linked with higher photosynthetic capacity on area basis in open area. Shaded young plants showed higher leaf nutrient content on mass basis (g kg^{-1}), lower respiration in dark, and modified the biomass partition presenting greater mean values of leaf area rate, and smaller values of the specific leaf mass. High transitory concentrations of CO_2 increased the photosynthetic capacity in both irradiance conditions. However, the largest apparent carboxylation efficiency values were reached in open area. *S. adstringens* was unable to stay for long period in shade. The leaf gas exchange, leaf water potential and chlorophyll fluorescence were measured during daily courses in *Vochysia tucanorum* (C.K. Spreng.) Mart. (Vochysiaceae) and *C. langsdorffii* during dry and wet seasons to point out short-term responses of carbon and water balances. The shade condition provoked higher mortality of *V. tucanorum* during dry season and imposed environmental constraints for *V. tucanorum* and *C. langsdorffii* due to the lower values of leaf water potential (Ψ), net photosynthesis (A) and potential photochemical efficiency (F_v/F_m). The higher *C. langsdorffii* survivorship in shade seems to be related with fast and high biomass accumulation in root during early growth. The sunflecks that took place under canopies are more effective in the rainy season than dry season for carbon assimilation in *C. langsdorffii*, and seems to cause photoinhibition in dry period by reason of excessive irradiance intensity and lower Ψ values. A careful characterization of growth and photosynthetic performances of young plants of Cerrado species in contrasting irradiances has provided important understanding of ecological conditions behind natural regeneration in Cerrado domain. It enhances the reliability of forest management methods.

INTRODUÇÃO GERAL

O Cerrado ocupa aproximadamente 2.000.000 km² do território brasileiro. Entretanto, dados sobre crescimento e estabelecimento de plantas jovens de espécies lenhosas do Cerrado são escassos quando se leva em consideração que mais de 1.000 espécies de árvores e arbustos foram listados para esse tipo de vegetação (Ratter *et al.* 2003).

Devido ao grande número de espécies de árvores que caracterizam uma formação florestal tropical (*e.g.*, cerradão), as espécies são forçadas a coexistirem e adotarem diferentes estratégias de utilização da irradiância (Franco 2002). A sobrevivência de plantas jovens sob baixa intensidade de irradiância é um atributo fundamental da planta e está associada com algumas características, incluindo aspectos de alocação de carbono para diferentes funções (Larcher 2000).

Mudanças no metabolismo foliar de plantas lenhosas de Cerrado devem ocorrer no sentido de tornar o balanço de carbono mais positivo implicando ainda diferentes padrões de alocação e estoque de biomassa e diferentes estratégias de utilização da água principalmente durante a estação seca (Hoffmann & Franco 2003). Desta maneira, espera-se que plantas lenhosas do Cerrado apresentem uma variedade de estratégias de utilização da irradiância e da água, com efeitos marcantes no balanço de carbono e hídrico.

Este estudo aborda os efeitos de distintas irradiâncias na fotossíntese sob condições normais e momentaneamente elevadas de CO₂, no crescimento e na capacidade de estabelecimento bem como nas relações hídricas sob condições naturais durante o período seco e o chuvoso. Aspectos relacionados ao elevado investimento de plantas lenhosas do Cerrado em estruturas subterrâneas e suas implicações também são examinados. Finalmente, postula-se que a tolerância e o potencial de aclimação a diferentes intensidades de sombreamento tem um papel importante na capacidade de espécies lenhosas colonizar as fisionomias que caracterizam a paisagem do Cerrado.

A tese foi dividida em quatro capítulos, representando a ecofisiologia de seis diferentes espécies na fase jovem desenvolvendo-se em área aberta e sombreada de um fragmento florestal: *Cybistax antispyhilitica* e *Tabebuia chrysotricha* (Bignoniaceae), *Anadenanthera falcata* e *Stryphnodendron*

adstringens (Mimosoideae-Leguminosae), *Vochysia tucanorum* (Vochysiaceae) e *Copaifera langsdorffii* (Caesalpinaceae - Leguminosae).

primeiro capítulo: “**Balanco de carbono em duas espécies lenhosas jovens de Cerrado cultivadas sob irradiância solar plena e sombreadas**”. Nesse trabalho, foram avaliadas duas espécies (*Cybistax antisyphilitica* e *Tabebuia chrysotricha*) pertencentes à família Bignoniaceae, uma das mais importantes no domínio do cerrado. Avaliou-se a capacidade de aclimação das duas espécies às distintas condições de irradiância, avaliando também o comportamento de ambas espécies frente a elevadas concentrações momentâneas de CO₂, pois esse tipo de enfoque praticamente não foi feito para nenhuma outra espécie de Cerrado. Esse trabalho já foi aceito para publicação no livro “Biodiversidade, Ecologia e Conservação do Cerrado”. Esse livro está sendo editado por Aldicir Scariot, José Carlos Sousa-Silva e Jeanine M. Felfili, para publicação em 2005.

segundo capítulo: “**Balanco de carbono, sobrevivência, conteúdo e eficiência do uso dos nutrientes foliares em duas leguminosas lenhosas jovens do Cerrado sob irradiâncias contrastantes**”. Nesse trabalho, avaliou-se o comportamento de duas espécies (*Anadenanthera falcata* e *Stryphnodendron adstringens*) pertencentes à família Leguminosae, a mais importante do Cerrado. Procurou-se avaliar quais as características responsáveis pelo sucesso de ocupação das espécies dessa família no Cerrado. As duas espécies possuem ampla distribuição entre as diferentes fisionomias do cerrado, porém com nichos de ocupação diferenciados. Aventou-se que *A. falcata* apresentaria melhor desempenho e capacidade de tolerar mais eficientemente as condições de irradiância reduzidas que *S. adstringens*, devido à sua maior regularidade de distribuição nas fisionomias mais fechadas de Cerrado. Para responder a esta questão, este trabalho foi conduzido a fim de caracterizar as respostas fotossintéticas e a partição de biomassa de indivíduos jovens de *A. falcata* e *S. adstringens* crescendo sob distintas disponibilidades de irradiância.

terceiro capítulo: “**Estabelecimento de *Vochysia tucanorum* (C.K. Spreng.) Mart. (Vochysiaceae) em área aberta e sombreada**”. Procurou-se avaliar a ecofisiologia dessa espécie acumuladora de alumínio sob distintas irradiâncias por apresentar ocupação em diferentes fisionomias do Cerrado. Esse trabalho foi desenvolvido somente sob condições de campo. Quando o acesso à água é fortemente limitante durante o período seco do ano, o sombreamento no interior do dossel florestal poderia limitar severamente a sobrevivência das plantas jovens em relação às áreas abertas. Para testar esse postulado avaliou-se o desempenho de plantas jovens de *V. tucanorum* crescendo em área aberta e em área sombreada durante as estações seca e chuvosa do ano. Avaliaram-se respostas de longo prazo tais como o crescimento, a taxa de sobrevivência, a concentração de nutrientes foliares e o conteúdo de clorofila. As trocas gasosas foliares, potencial hídrico foliar e a fluorescência da clorofila foram determinadas durante os cursos diários nas estações seca e chuvosa para se obter respostas imediatas do balanço hídrico e de carbono. As respostas de longo prazo revelaram as tendências das alterações fisiológicas durante o crescimento sob irradiâncias contrastantes e as de curto prazo (no curso do dia) as respostas imediatas sob condições de irradiância e hídricas contrastantes.

quarto capítulo: “**Respostas de curto e longo prazo de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpinaceae) sob irradiâncias contrastantes**”. *Copaifera langsdorffii* reúne duas importantes características que despertam o interesse na sua investigação: apresenta grande interesse comercial com possibilidades de exploração de seu óleo e uma ampla área de distribuição, ocorrendo em quase todo território brasileiro sob distintas condições ambientais (irradiância, hídrica e térmica). A ampla gama de ambientes ocupados por *C. langsdorffii* pode refletir sua adaptação a ambientes com distintas disponibilidades de irradiância. Essa espécie deve exibir mecanismos fisiológicos e morfológicos capazes de superar as limitações ambientais do Cerrado como a variação espacial da irradiância e a sazonalidade hídrica. Nesse trabalho, objetivou-se a obtenção de respostas de longo e curto prazo das plantas jovens de *C. langsdorffii* sob irradiâncias contrastantes para a determinação

dos possíveis fatores causais de sua elevada ocorrência e ampla distribuição geográfica. Procurou-se também destacar a importância dos feixes de irradiação solar que incidiram nas plantas sombreadas tanto no período chuvoso como no seco proporcionando distintas condições de assimilação de carbono.

Todos os capítulos se encontram nas regras da Revista Brasileira de Botânica (RBB).

**Balanço de carbono em duas espécies lenhosas jovens de
Cerrado cultivadas sob irradiância solar plena e
sombreadas**

ABSTRACT - (Carbon balance in two woody young species of Cerrado vegetation cultivated under full solar irradiance and shade). Two young woody species of Cerrado vegetation, *Cybistax antisyphilitica* and *Tabebuia chrysotricha* were studied under a canopy forest similar to the Cerradão physiognomy, and under full solar irradiance. Under full solar irradiance both species presented greater mean values of specific leaf mass, stem diameter, and total dry biomass at 240 and 360-days-old. At these ages the full irradiance conditioned also higher values of apparent carboxylation efficiency and photosynthetic capacity on area basis: 2,7 and 1,8 times greater, respectively. Individuals under canopy decreased the values of photorespiration, the light saturation and compensation points, and the respiration in dark: 1,9; 2,3; 3,0; and 2,4 times, respectively. In shade, the individuals altered the biomass allocation always showing greater mean values ($P<0,05$) of leaf area rate (LAR, total leaf area per total dry biomass). These changes in carbon metabolism, irradiance use, and in biomass allocation adjusted the assimilation capacity in relation to carbon demand keeping the growth at low rates in shade. The results pointed out the long-term acclimation capacity as a function of low irradiance availability at different levels of plant organization in both species. It could explain, at least in part, the broad distribution of these both species in different physiognomies of Cerrado.

Key words: Cerrado, *Cybistax antisyphilitica*, leaf gas exchange, irradiance, shade, *Tabebuia chrysotricha*

RESUMO - (Balanço de carbono em duas espécies lenhosas jovens de Cerrado cultivadas sob irradiância solar plena e sombreadas). Indivíduos jovens de duas espécies lenhosas de Cerrado, *Cybistax antisyphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* foram estudadas em condições de campo, sob irradiância solar plena ou sombreadas por estrato arbóreo equivalente ao do cerradão. Sob irradiância plena, os indivíduos das duas espécies apresentaram significativamente, maiores valores da massa específica foliar, diâmetro do caule, e massa seca total aos 240 e aos 360 dias após a semeadura. Estes mesmos indivíduos sempre apresentaram maiores valores da capacidade fotossintética expressa em área e da eficiência de carboxilação aparente: em média 1,8 e 2,7 vezes maiores, respectivamente. As plantas se aclimataram às condições de menor disponibilidade de irradiância diminuindo os valores de fotorrespiração, da luz que satura a fotossíntese, da respiração no escuro, e do ponto de compensação à luz, em média, 1,9, 2,3, 2,4 e 3,0 vezes, respectivamente. Os indivíduos sombreados também alteraram a alocação de biomassa, apresentando valores médios da razão de área foliar (RAF, área total de folha/biomassa total) sempre significativamente maiores ($P<0,05$). Estas alterações no metabolismo do carbono, na utilização da irradiância e na alocação de biomassa para os compartimentos da planta certamente ajustaram a capacidade de assimilação com as demandas de carbono, mantendo o crescimento sob taxas menores na condição de sombra. Os resultados demonstraram a capacidade de aclimação de longo prazo à reduzida irradiânciaincidente em diferentes níveis de organização da planta, explicando, ao menos em parte, a ampla distribuição destas duas espécies nas diversas fisionomias do Cerrado.

Palavras chave: Cerrado, *Cybistax antisyphilitica*, irradiância, sombra, *Tabebuia chrysotricha*, trocas gasosas foliares.

Introdução

O período inicial de desenvolvimento é crítico para a sobrevivência e estabelecimento de plantas jovens autônomas (plantas jovens originárias de sementes e sem a conexão com a planta mãe). Por mais preparado que possa estar o embrião, acompanhado de boa reserva de carboidratos, protegido por um tegumento e munido de informações já selecionadas por gerações passadas, há ainda muito que superar até a idade adulta. A intensidade de herbivoria, a possibilidade de infecção e a disponibilidade de recursos (água, calor, nutrientes, luz e CO₂) variam em função do local em que a semente foi depositada após a dispersão. Alguns metros podem representar grandes diferenças no ambiente natural. Mesmo se o programa de produção e dispersão for cumprido com sucesso pela planta mãe, eventos estocásticos como veranicos durante a época chuvosa podem representar um sério risco para o estabelecimento das plantas jovens que acabaram de germinar no Cerrado (Kanegae *et al.* 2000).

A disponibilidade de recurso que varia de forma mais evidente entre as diferentes fisionomias do Cerrado é aquela relacionada à irradiância solar. Se a germinação ocorrer no campo sujo, o estrato herbáceo interceptará (especialmente as gramíneas) a maior parte da irradiância solar antes das espécies jovens menores que 50 cm (Nardoto *et al.* 1998). Na fisionomia florestal do Cerrado, o cerradão, o maior número de árvores por área provoca uma atenuação da irradiância aos 50 cm acima do solo a qual está ainda mais intensa e permanente durante o curso do dia (Kanegae *et al.* 2000). Esta menor disponibilidade de irradiância no campo sujo ou no cerradão irá condicionar menores taxas de fotossíntese líquida (Prado & Moraes 1997, Kanegae *et al.* 2000) e menor acúmulo de biomassa total (Ronquim *et al.* 2003).

Portanto, os indivíduos pertencentes às espécies lenhosas jovens de Cerrado devem ser capazes de responder à disponibilidade de irradiância durante o crescimento, alterando o metabolismo do carbono na folha em função do sombreamento da copa das árvores do cerradão ou abaixo do estrato herbáceo do campo sujo. Essas mudanças no metabolismo foliar devem ocorrer no sentido de tornar

o balanço de carbono mais positivo, alterando, por exemplo, a capacidade fotossintética, a taxa de respiração no escuro e o ponto de compensação à luz (Ronquim *et al.* 2003). As folhas expostas diretamente ao sol na maior parte do dia (folhas de sol) apresentam maiores valores de capacidade fotossintética, respiração no escuro, ponto de compensação à luz, massa específica foliar (massa de folha/área de folha) e maior eficiência de carboxilação (Larcher 2000). Para essas folhas é possível manter um balanço de carbono favorável com essas características funcionais e, quando expostas a uma maior concentração de dióxido de carbono na atmosfera, podem responder mais intensamente que as folhas de sombra em relação ao aumento da capacidade fotossintética (Herrick & Thomas 1999).

A capacidade fotossintética de espécies lenhosas de Cerrado não é pequena (expressa em massa ou em área de folha) se comparada com outras vegetações tropicais ou temperadas (Prado & Moraes 1997, Paula 2002). A exposição das plantas do Cerrado as maiores concentrações de CO₂ pode elevar ainda mais a capacidade fotossintética das espécies lenhosas, alterando o balanço de carbono. Hoffmann *et al.* (2000) obtiveram resultados maiores de acúmulo de biomassa em plantas jovens de *Keilmeyera coriacea* crescendo sob atmosfera enriquecida com CO₂ (700 ppm) após 10, 20 e 25 semanas em relação aos exemplares que cresceram sob concentração de 350ppm. No entanto, as respostas da fotossíntese em plantas de Cerrado sob altas concentrações de CO₂ ainda não são conhecidas. Essas respostas necessitam de mais atenção devido ao contínuo incremento anual de CO₂ na atmosfera, provocado pela queima de biomassa e de combustíveis fósseis. Esse incremento na concentração de CO₂ pós-revolução industrial não é desprezível para o metabolismo do carbono, podendo alterar as taxas fotossintéticas, a concentração total de carboidratos foliares não estruturais, a partição e o acúmulo de biomassa (Körner 2000) ou mesmo as taxas de fotorrespiração (Sharkey 1988).

Neste trabalho, foram estudadas as respostas da fotossíntese líquida às variações no fluxo de fótons fotossinteticamente ativos e à concentração de CO₂ em duas espécies lenhosas jovens do Cerrado, cultivadas sob irradiância solar plena ou sombreadas por estrato arbóreo equivalente ao Cerradão.

Procurou-se simular extremos de disponibilidade de irradiância em condições naturais de Cerrado: acima do estrato herbáceo no campo sujo (plena irradiação) e abaixo das copas das árvores do Cerradão (sombreadas). O objetivo principal foi o de avaliar o impacto da disponibilidade de irradiância no balanço de carbono durante a fase jovem das espécies lenhosas estudadas. As respostas da fotossíntese também foram relacionadas à alocação de biomassa buscando revelar adaptações de longo prazo que assegurassem a sobrevivência de indivíduos jovens crescendo sob condições contrastantes de irradiância no Cerrado.

Materiais e métodos

Espécies estudadas, solo utilizado, rega e clima do local de crescimento

Foram estudados indivíduos jovens das espécies lenhosas *Cybistax antisyphilitica*, (Mart.) Mart. (Bignoniaceae) e *Tabebuia chrysotricha* (Mart. ex DC) Mart. (Bignoniaceae). A família Bignoniaceae está entre as 10 mais importantes na composição da vegetação alta do Cerrado (Rizzini, 1997). No Cerrado, *T. chrysotricha* é também uma das espécies arbóreas mais comuns em mata galeria (Leite, 2001) enquanto *C. antisyphilitica* apresenta-se distribuída na mata, cerradão e Cerrado (Mendonça *et al.* 1998). Exemplos das duas espécies distribuem-se ainda por vários outros ecossistemas brasileiros, tais como restinga (Rizzini 1997) e em remanescentes de Mata Atlântica (Lombardi, 2000). Os indivíduos das duas espécies foram adquiridos em viveiro (viveiro Camará Mudanças Florestais, Ibaté, SP) com 30 dias após a semeadura (DAS) e transferidos diretamente para recipientes plásticos próprios para mudas com capacidade de armazenamento de 10L de solo em agosto de 2000. O solo utilizado (Latosolo distrófico, Lorandi 1985) foi coletado na reserva de Cerrado (21°58'-22°00' S e 47°51'-47°52' W) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) em uma área de 30m² e na profundidade de 20cm. Antes de ensacado esse solo foi peneirado com malha de 2mm² e seco ao ar livre. As principais características químicas do solo utilizado são mostradas na Tabela 1.

Tab 1

Somente uma planta por recipiente foi mantida durante todo o experimento e o solo foi irrigado até atingir a capacidade de campo após a superfície se apresentar seca tanto no tratamento a pleno sol quanto nas condições sob sombra. A rega foi necessária tanto na época seca quanto durante os veranicos na época chuvosa para a manutenção da hidratação do solo. O clima da região é sazonal com inverno seco (geralmente entre junho e setembro) seguido por verão úmido e, de acordo com a classificação de Koeppen, situa-se entre Aw e Cwa, apresentando médias de temperatura de 18,1°C durante o mês mais frio e 23,1°C no mês mais quente; com precipitação média mensal de 24mm durante o mês mais seco e 286mm durante o mês mais úmido (Tolentino 1967).

Disponibilidade de irradiação, idade e número de plantas jovens em cada tratamento

Para simular a disponibilidade total de irradiância acima do estrato herbáceo na fisionomia aberta do Cerrado (campo sujo), plantas jovens das duas espécies estudadas cresceram em área sem sombreamento no Jardim Experimental do Departamento de Botânica da UFSCar. Situação similar de atenuação da irradiância a 50cm do solo na fitofisionomia de cerradão como a descrita por Kaneage *et al.* (2000) foi obtida cultivando as plantas jovens das duas espécies sob a copa das árvores de um fragmento florestal localizado ao lado do Jardim Experimental. O fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA; $\lambda = 400$ a 700nm) a pleno sol e na área sombreada durante o curso do dia foi determinado em quatro períodos: em julho de 2001 e de 2002 (período seco), quando ocorreu abscisão parcial das folhas das copas das árvores da área sombreada e em novembro de 2001 e de 2002 (período chuvoso) quando a área foliar do dossel já estava totalmente recomposta (Figura 1). As medições do FFFA foram feitas por meio do sensor de FFFA de uma câmara foliar PLCN-4 (ADC, Hoddesdon, UK). Os dados de assimilação de CO₂, biomassa e biometria foram coletados nos mesmos indivíduos jovens nas respectivas idades aos 240 e 360 DAS (março e agosto de 2000, respectivamente) nas duas espécies estudadas. Em cada condição de luminosidade

criaram, 40 plantas jovens de cada espécie, sendo utilizados 10 indivíduos escolhidos ao acaso de cada espécie estudada ao longo de cada período de análise (Poorter & Garnier 1996).

Fig 1

Determinação da massa seca e de parâmetros biométricos

As plântulas foram desvasadas com o auxílio de um jato de água trabalhando sob baixa intensidade, lavadas e separadas em diferentes órgãos (folhas, caule e raiz). A seguir, foram colocadas em estufa a 80°C durante 48 horas e pesadas em balança analítica digital METTLER modelo AE260 com precisão de 0,001g para a determinação da biomassa total e biomassa dos diferentes compartimentos da planta (Ronquim *et al.* 2003).

Foram determinados os seguintes descritores biométricos: área foliar, altura, diâmetro do caule, razão de área foliar (RAF, superfície foliar total/matéria seca total) e massa específica foliar (MEF, massa folha/área de folha). A imagem da área foliar foi captada primeiramente em um digitalizador antes das folhas serem secas, e posteriormente calculada por meio do programa "Pro-Image" da firma Norte Americana Media Cybernetics, versão 4,0 para Windows. A altura total (cm) foi determinada com régua milimétrica desde o colo da planta até a inserção da última folha. O diâmetro do caule da planta (mm) foi determinado com um paquímetro graduado em décimos de milímetros a 2cm de altura do solo.

Obtenção da massa específica foliar e da capacidade fotossintética expressa em massa

Os folíolos selecionados para se obter a massa específica foliar (MEF, g m^{-2}) de cada espécie em cada idade nos dois tratamentos apresentavam-se expandidos, sem traços de senescência ou herbivoria. De cada folíolo, foram retirados discos foliares de 5,0mm de diâmetro (um disco por folíolo) num total de 50 discos em dez indivíduos de cada tratamento para as duas espécies em cada período de amostragem. Os discos foram secos em estufa a 80°C durante 48 horas e pesados na mesma balança digital utilizada para obtenção dos valores de biomassa seca. O valor médio da MEF foi obtido pela divisão da massa seca de cada disco pela área do disco foliar (Prado & Moraes

1997). A divisão da taxa fotossintética líquida expressa em área pela MEF resulta na taxa fotossintética expressa em massa (Prado & Moraes 1997).

$$\frac{\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}}{\text{g m}^{-2}} = \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$$

Os valores expressos em grama foram transformados em quilograma ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$) a fim de facilitar a visualização e o trabalho com os resultados.

Respostas da fotossíntese à irradiância e à concentração de CO_2

O aparelho utilizado para as medições da fotossíntese líquida foi um analisador portátil de gás por infravermelho (IRGA) da firma inglesa Analytical Development Company (ADC, Hoddesdon, UK) modelo LCA-4, acoplado a um canhão de luz (PLU-2, ADC, Hoddesdon, UK) e uma câmara foliar PLCN-4 (ADC). A variação da intensidade de luz no canhão PLU-2 foi obtida de duas formas. Em intensidades entre 1800–800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, variou-se a diferença de voltagem aplicada, utilizando-se um controlador de voltagem entre a bateria e a fonte de luz. Nas intensidades entre 800–10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, utilizou-se também filtros de vidro neutro (Comar Instruments, Cambridge, UK) com variadas transmitâncias e posicionados entre a fonte de luz e o folíolo da planta.

Os folíolos selecionados para obtenção da curva da resposta da fotossíntese líquida (A) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) normalmente eram os anteriores aos mais jovens, totalmente expandidos, sem sinais de herbivoria, infecção ou senescência e que apresentavam a maior taxa de fotossíntese líquida. A curva foi obtida a partir de um único folíolo selecionado através de medições prévias em dois folíolos pertencentes a três indivíduos distintos. O folíolo que apresentou a maior taxa de fotossíntese líquida foi o escolhido. As curvas para as duas espécies aos 240 e 360 DAS e cultivadas sob distintas disponibilidades de irradiância foram obtidas em condições de laboratório entre os horários de sete e nove horas da manhã e com o folíolo ligado ao corpo da planta. A temperatura do folíolo foi mantida entre 25–27°C por meio do sistema Peltier (ADC, Hoddesdon, UK) de controle de temperatura, acoplado abaixo da câmara PLCN-4 na altura

de inserção da folha. A equação utilizada para ajustar os pares de pontos na curva A-FFFA foi a mesma utilizada por Prado & Moraes (1997) em 20 espécies lenhosas do Cerrado:

$$A = A_{\max} \cdot (1 - e^{-k \cdot (\text{FFFA} - L_c)}) \quad (\text{I})$$

em que:

A = fotossíntese líquida, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

A_{\max} = fotossíntese líquida máxima, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

e = constante de Euler

k = constante de proporcionalidade

FFFA = fluxo de fótons fotossinteticamente ativos, $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

L_c = ponto de compensação ao FFFA, $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

Os valores do ponto de saturação da fotossíntese pelo FFFA (LSF, $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e da respiração no escuro (R_e , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) também foram determinados por meio da equação (I).

Para o cálculo do LSF projetou-se para a fotossíntese líquida (A) o valor de 90% de A_{\max} e para o cálculo de R_e atribuiu-se o valor zero para o FFFA (Prado & Moraes 1997).

Para obtenção da curva da resposta da fotossíntese líquida (A) em função da concentração momentânea de CO_2 , utilizou-se procedimentos idênticos aos citados para as curvas A-FFFA. As curvas A- CO_2 foram obtidas com o auxílio de um diluidor de gases modelo GD-602 (ADC), um rotâmetro (manufaturado pela OMEL, São Paulo, Brasil) e um registro para controle de pressão e fluxo de saída de gás do cilindro contendo CO_2 a 1.600 ppm. O cilindro contendo CO_2 foi conectado ao registro e ao rotâmetro, e, por último, ao diluidor de gases antes de chegar à folha, perfazendo um circuito semi-aberto onde as concentrações de CO_2 foram controladas por meio do diluidor de 200 em 200 ppm.

Os valores máximos de fotossíntese líquida em função do CO_2 (A_{pot}) e do ponto de compensação ao CO_2 (Γ) foram determinados por intermédio dos resultados obtidos nas curvas A- CO_2 utilizando a equação I, porém trocando a variável independente: de FFFA para concentração de CO_2 . Os valores de eficiência aparente de carboxilação (ϵ) foram obtidos por meio da primeira derivada da equação (I) utilizando os dados de concentração interna de CO_2 (C_i , valores calculados pelo IRGA nas curvas A- CO_2) em curvas A- C_i (Larcher 2000).

$$\epsilon = k A_{\text{max}} e^{k \Gamma} \quad (\text{II})$$

em que:

ϵ = eficiência aparente de carboxilação, $\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

Γ = ponto de compensação ao CO_2 , vpm

O valor constante de FFFA utilizado para saturação de A nas curvas A- CO_2 foi determinado após as curvas A-FFFA. Os valores escolhidos foram de $1.800 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para os indiv\u00edduos que cresceram sob irradi\u00e2ncia plena e $900 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para os indiv\u00edduos que cresceram sob o dossel do fragmento florestal. Esses valores est\u00e3o, em m\u00e9dia, cerca de $400 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ acima do valor da irradi\u00e2ncia que satura a fotoss\u00edntese líquida dos indiv\u00edduos em cada tratamento. A taxa de FFFA acima do valor de saturação \u00e9 necess\u00e1ria para se atingir valores m\u00e1ximos de A quando a folha trabalha sob altas concentra\u00e7\u00f5es de di\u00f3xido de carbono.

C\u00e1lculo do valor da fotorrespira\u00e7\u00e3o simult\u00e2nea \u00e0 taxa de A_{maxa}

Para o c\u00e1lculo da fotorrespira\u00e7\u00e3o (F_r , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) simult\u00e2nea ao valor correspondente de A_{maxa} , assumiu-se que a fotorrespira\u00e7\u00e3o possui metade do valor da taxa de oxigena\u00e7\u00e3o (v_0 , $\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) realizada pela RuBP carboxilase-oxigenase, sendo v_0 calculada de acordo com Sharkey (1988):

$$v_0 = (A + R_e) / [(1/\Phi) - 0,5] \quad (\text{III})$$

em que:

A = fotossíntese líquida, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

R_e = respiração no escuro ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), calculada a partir das curvas A-FFFA

$\Phi = v_0/v_c$ (taxa de oxigenação pela de carboxilação, v_c), o valor de Φ é condicionado pela temperatura, pressão atmosférica e pela concentração do CO_2 no sítio de carboxilação, Sharkey (1988):

$$\Phi = 2P[42,7+1,68(T-25)+0,0012(T-25)^2]/C \quad (\text{IV})$$

em que:

P = pressão atmosférica (bar)

T = temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$)

C = concentração de CO_2 no sítio de carboxilação (μbar), cerca de 0,6 vezes a concentração de CO_2 da atmosfera nas condições de trabalho favoráveis à capacidade fotossintética (Sharkey, 1988).

Análise dos dados

Os valores de massa seca total, altura, diâmetro, razão raiz/parte aérea, área foliar total, massa específica foliar (MEF), razão da área foliar (RAF) e número de folíolos em cada tratamento nos dois períodos de amostragem foram primeiramente testados para a verificação de uma distribuição normal destes dados, por meio do programa GraphPad InSTAT, versão 3,0 (GraphPad software, San Diego, USA). Após a confirmação da distribuição normal desses conjuntos de dados, os valores médios nos distintos tratamentos foram comparados através de um teste t ao nível de 5% de probabilidade. Os valores do erro padrão de A_{maxa} , A_{maxm} , LSF, A_{pota} e A_{potm} foram determinados por intermédio dos ajustes não-lineares das curvas A-FFFA e A- CO_2 utilizando o programa Origin, versão 3,0 (Microcal Software, Northampton, USA). Esses ajustes determinaram não só os valores de A_{max} e L_c , mas também o erro padrão a eles associados.

Resultados e Discussão

As Figuras 2 e 3 mostram as curvas de fotossíntese líquida expressa em área (Figura 2) e em massa (Figura 3) em função do FFFA para as plantas jovens das duas espécies lenhosas estudadas aos 240 e 360 DAS. Na Tabela 2, são mostrados os valores de capacidade fotossintética expressa em área (A_{maxa}) e em massa (A_{maxm}), o ponto de compensação (L_c) e de saturação à luz (LSF), a respiração no escuro (R_e) e a fotorrespiração (F_r) obtidos a partir das curvas A-FFFA. Os valores de A_{maxa} , F_r , L_c e R_e são em média, respectivamente, 1,8, 1,9, 3,0, e 2,4 vezes maiores nos indivíduos cultivados sob pleno sol nas duas espécies lenhosas estudadas (Tabela 2). Os valores de A_{maxm} são praticamente iguais nas duas idades, nos indivíduos de *Cybistax antisiphilitica* e maiores (1,3 vezes, em média) para os indivíduos de *Tabebuia chrysotricha* cultivados sob sombra em relação aos indivíduos sob irradiância plena (Tabela 2). No entanto, os valores médios de A_{maxm} são similares considerando as duas espécies nos dois períodos de amostragem (Tabela 2).

Fig 2

Ambas as espécies apresentam capacidade de aclimatação do metabolismo de carbono da folha quando cultivadas sob sombra. Diminuindo as taxas de R_e , essas duas espécies podem compensar, ao menos em parte, os menores valores de A_{maxa} que apresentaram desenvolvendo-se sob o dossel das árvores de um cerradão. A manutenção de um balanço positivo de carbono sob intenso sombreamento é condicionada principalmente por reduzidas taxas de respiração (Medina, 1998). Com a diminuição dos valores do L_c os indivíduos cultivados sob sombra puderam também aproveitar a irradiância atenuada nesse ambiente mesmo no início e no final do dia (Figura 1).

Para as duas espécies, as taxas de fotorrespiração variaram de 26,4 a 28,8 % do valor de A_{maxa} sob pleno sol, e de 24,7 a 26,3 % de A_{maxa} na condição sombreada (Tabela 2). Marengo *et al.* (2001) obtiveram valores da fotorrespiração variando de 27,6 a 36,8 % de A_{maxa} para duas espécies tropicais lenhosas *Swietenia macrophylla* e *Dipteryx odorata* crescendo sob condições de campo aberto e sob sombra. Além da acentuada diminuição da respiração no escuro, a pequena variação

dos valores de fotorrespiração em relação aos valores de $A_{\max a}$ (entre 24,7-28,8 %) demonstrou também a capacidade das duas espécies estudadas em tolerar o sombreamento. Os valores de fotorrespiração obtidos (de 1,8 a 2,7 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ sob sombreamento e de 3,4 a 5,3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ sob irradiância plena, Tabela 2) são menores em relação aos valores obtidos por Franco & Lüttge (2002), em quatro outras espécies lenhosas do Cerrado crescendo em condições naturais na época chuvosa (de 3,06 a 11,37 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ sob 1.000 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e de 2,87 a 15,16 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ sob 2000 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Fig 3

Tab 2

A menor diferença entre os valores de fotossíntese líquida expressa em massa ocorreu devido a uma diminuição mais acentuada dos valores de massa específica foliar (MEF, Figura 4) do que dos valores de $A_{\max a}$ nos indivíduos sombreados. Este evento resultou em valores próximos ou mesmo maiores de $A_{\max m}$ nos exemplares cultivados sob atenuação da irradiância (*e.g.* valores maiores de $A_{\max m}$ nos indivíduos de *C. antisiphilitica* aos 360 DAS e de *T. chrysotricha* aos 240 e 360 DAS quando sombreados, Tabela 2).

Fig 4

Essa alteração demonstra a capacidade de adaptação das duas espécies lenhosas estudadas, construindo folhas estruturalmente mais simples (menor valor de MEF) e exigindo menos carbono onde a captação deste elemento na forma de CO_2 não é possível de ser mantida nas taxas processadas pelas folhas expostas diretamente à irradiância solar. A irradiância a 50cm do solo na área sombreada nunca alcançaria os valores necessários para a saturação da fotossíntese líquida das folhas de sol nas duas espécies lenhosas estudadas (valor médio de LSF igual a 1.300 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, Tabela 2). Mesmo na época seca (quando as copas das árvores perdem suas folhas) o valor máximo do FFFA sob sombra poderia atingir apenas cerca da metade dos valores necessários para a

saturação da fotossíntese líquida ($700 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e, mesmo assim, somente em dias claros e entre os hor\u00e1rios de dez e treze horas (Figura 1). Nessa condi\u00e7\u00e3o de sombreamento intenso, as altera\u00e7\u00f5es fisiol\u00f3gicas (diminui\u00e7\u00e3o dos valores de L_c , LSF , Re , Tabela 2) e estruturais (diminui\u00e7\u00e3o dos valores de MEF , Figura 4) na folha s\u00e3o necess\u00e1rias para aumentar a efici\u00eancia de utiliza\u00e7\u00e3o de carbono (carbono assimilado/carbono investido em estruturas de assimila\u00e7\u00e3o), em que a aquisi\u00e7\u00e3o desse elemento \u00e9 fortemente limitada.

Simultaneamente \u00e0s altera\u00e7\u00f5es fisiol\u00f3gicas e estruturais na folha, ocorreram tamb\u00e9m modifica\u00e7\u00f5es na aloca\u00e7\u00e3o de mat\u00e9ria seca nos compartimentos da planta, aumentando a \u00e1rea de capta\u00e7\u00e3o (\u00e1rea foliar) de energia luminosa em rela\u00e7\u00e3o \u00e0 massa seca total da planta nos indiv\u00edduos das duas esp\u00e9cies que cresceram sombreadas (incremento dos valores da RAF aos 240 e 360 DAS, Figura 4). Portanto, modifica\u00e7\u00f5es em v\u00e1rios n\u00edveis de organiza\u00e7\u00e3o do corpo do vegetal aconteceram ao mesmo tempo nos dois tratamentos. Essa capacidade de tolerar reduzidas irradi\u00eancias atribui \u00e0s duas esp\u00e9cies lenhosas a possibilidade de estabelecimento em ambientes com uma ampla faixa de intensidade de sombreamento. Destaca-se que nenhum dos indiv\u00edduos sombreados morreu mesmo aos 570 DAS (at\u00e9 esse per\u00edodo n\u00e3o houve limita\u00e7\u00f5es f\u00edsicas para o desenvolvimento das plantas), ou mesmo mostraram sinais de definhamento (morte prematura de folhas ou aus\u00eancia de produ\u00e7\u00e3o de novas folhas durante a \u00e9poca chuvosa) por um balan\u00e7o negativo de carbono.

No entanto, a diminui\u00e7\u00e3o dos valores do L_c , LSF e Re nas folhas e o aumento dos valores de RAF nos indiv\u00edduos sombreados n\u00e3o foram suficientes para economizar carbono a ponto de superar a \u00e1rea foliar ou o n\u00famero de fol\u00edolos dos indiv\u00edduos cultivados sob irradi\u00eancia plena (Figura 4). Os indiv\u00edduos das duas esp\u00e9cies cultivados a pleno sol apresentaram maiores valores de biomassa total, altura (exce\u00e7\u00e3o aos 360 dias em *C. antysiphilitica*), di\u00e2metro do caule e tamb\u00e9m maiores valores da raz\u00e3o da massa seca raiz/parte \u00e1rea (Figura 5).

Fig 5

Assim, pode-se observar o efeito significativo e positivo da irradiância solar plena, dando condições de acrescentar mais matéria orgânica e, provavelmente, aumentando a capacidade de defesa (Chapin 1990) e desenvolvimento da plântula, os dois processos mais importantes antes da fase adulta. Resultados semelhantes foram obtidos por Ronquim *et al.* (2003), que obtiveram maiores valores de biomassa seca na raiz, no caule e em toda a planta em indivíduos de duas espécies jovens de Cerrado (*Copaifera langsdorffii* e *Eriotheca gracilipes*) com 360 dias crescendo sob irradiância solar plena, e valores significativamente menores naqueles indivíduos que cresceram sob 80 e 30% de transmitância.

As curvas A-CO₂ evidenciaram que os indivíduos das duas espécies cultivados sob irradiância solar plena se mostraram mais capazes de seqüestrar CO₂ atmosférico por área de folha, apresentando valores de capacidade fotossintética expressa em área, em média, duas vezes maior que os indivíduos sombreados nas duas idades de medição (Figura 6). No entanto, quando os resultados de capacidade fotossintética sob condições saturantes de CO₂ são expressos em massa de folha a diferença entre tratamentos é nula ou muito menor (Figura 7, Tabela 3).

Fig 6

Essa aproximação de valores, quando a capacidade fotossintética é expressa em massa, ocorreu de forma similar nas curvas A-FFFA (Figuras 2 e 3) e pelo mesmo motivo: os valores de MEF (Figura 4) diminuem mais que os valores de capacidade fotossintética sob sombra. No entanto, deve ser notado que houve um aumento do valor de A_{max} expressa em área ou em massa quando as folhas foram expostas momentaneamente às altas concentrações de CO₂ (Figuras 6 e 7). Em qualquer situação (idade, massa, área, espécie ou tratamento), os valores de A_{max} apresentados na Tabela 2 são de 1,7 a 2,3 vezes menores que os correspondentes na Tabela 3.

Fig 7

O aumento da capacidade fotossintética sob elevada concentração de CO₂ ocorre porque a proporção CO₂/O₂ atual na atmosfera (1,69 x 10⁻³) não é favorável à fotossíntese. O O₂ inibe a carboxilação e incrementa a fotorrespiração simultaneamente (Bowes 1993). O aumento da capacidade fotossintética em espécies de Cerrado, expostas momentaneamente a altas concentrações de CO₂ (acima de 700 ppm), também foi obtido em plantas jovens de *Aloysia virgata* crescendo a pleno sol ($A_{\max} = 45 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, duas vezes maior que em condições atmosféricas normais de CO₂); em folhas de sol de indivíduos adultos de *Miconia albicans* e *Bauhinia rufa* em condições naturais na época chuvosa (39 e 46 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, três vezes maior que sob concentrações normais de CO₂) e em indivíduos jovens de *Copaifera langsdorffii* (34 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, quatro vezes maior), dados de Prado *et al.* (não publicados).

Tab 3

Portanto, é provável que o aumento da concentração de CO₂ na atmosfera deve, de imediato, incrementar a capacidade fotossintética de espécies lenhosas jovens e adultas de Cerrado crescendo sob o sol ou sombreadas. No entanto, em médio e longo prazo esse efeito pode diminuir ou mesmo ser anulado (Bowes 1991). Uma maior aquisição potencial de carbono devido à maior disponibilidade de CO₂ poderá ter conseqüências sobre a folha, alterando as concentrações de carboidratos solúveis (Körner 2000), o tempo de vida (Cavender-Bares *et al.* 2000), a concentração de nitrogênio (Bowes 1993), e a capacidade fotossintética (Henrick & Thomas 1999). Poderá haver, também, conseqüências sobre a planta aumentando a produção de biomassa (Ceulemans *et al.* 1999), a capacidade de rebrota (Hoffmann *et al.* 2000) e a razão de área foliar (Cavender-Bares *et al.* 2000). Ainda não existem trabalhos com espécies de Cerrado, que foram submetidas por períodos médios ou longos (1-4 meses ou anos, respectivamente) para que se possam estimar mudanças ou mesmo adaptações metabólicas e de alocação de biomassa às altas concentrações de CO₂.

A média entre os valores de eficiência aparente de carboxilação (ϵ) nos dois períodos de amostragem a pleno sol para *Cybistax antisiphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* foram de 0,07 e 0,13 mol CO₂ m⁻² s⁻¹, respectivamente (Tabela 3). Tezara *et al.* (1998) obtiveram valores semelhantes, 0,07 e 0,12 mol CO₂ m⁻² s⁻¹, respectivamente para *Jatropha gossypifolia* e *Ipomoea carnea*, ambos arbustos C₃ crescendo sob condições de campo a pleno sol e disponibilidade hídrica favorável. Os valores de ϵ foram maiores nos indivíduos cultivados sob irradiância solar plena (Tabela 3). Estes maiores valores de ϵ estão relacionados com a concentração e ativação da enzima RuBP carboxilase-oxigenase (a Rubisco) no estroma do cloroplasto (Bowes 1993). Maior concentração e atividade da Rubisco aumentam potencialmente as taxas de carboxilação, seqüestrando mais rapidamente o CO₂ a cada incremento da disponibilidade deste gás antes da saturação da fotossíntese. Assim, é evidente o maior ângulo entre a fase linear inicial das curvas A-Ci e o eixo da variável independente nos indivíduos cultivados sob irradiância solar plena (Figura 8). Este resultado era esperado, pois folhas de sol apresentam maior capacidade de trabalho fotoquímico (maior atividade dos fotossistemas e maior velocidade de transporte eletrônico) e bioquímico (maior atividade da ATP-sintase por clorofila e maior atividade da Rubisco) no processo fotossintético (Larcher 2000). Hoflacher & Bauer (1982) obtiveram o dobro da atividade da Rubisco em folhas de sol de *Hedera helix* (uma liana sempre verde) quando comparado com folhas de sombra.

Fig 8

A concentração da Rubisco pode aumentar de maneira significativa e positiva em função do conteúdo de nitrogênio nas folhas (em g de N m⁻², Osborne *et al.* 1998). Com um sistema radicular mais desenvolvido e apresentando maiores valores de MEF (Figura 5), os indivíduos que cresceram sob radiação solar plena podem ter maior capacidade de absorção de nutrientes e maior conteúdo de nitrogênio por área de folha. Uma determinação do conteúdo de nitrogênio foliar foi realizada aos 240 e 360 DAS nas duas espécies nos dois tratamentos. Foram obtidos maiores valores do conteúdo de nitrogênio por área de folha nos indivíduos que cresceram sob irradiância plena (2,8 e 2,2 g N m⁻²

² em *C. antisyphilitica* e *T. chrysotricha*, respectivamente, n=4) em relação aos que cresceram sombreados (2,0 e 1,6 g N m⁻² em *C. antisyphilitica* e *T. chrysotricha*, respectivamente, n=4).

Considerações finais

Houve uma ação positiva e significativa da irradiância solar plena sobre os indivíduos cultivados em área aberta nas duas espécies lenhosas estudadas. Com maior disponibilidade de energia luminosa houve maiores valores de biomassa total e da razão raiz/parte aérea. Nessa situação, as plantas cultivadas sob irradiância plena certamente obtiveram maior reserva de carboidratos. Essa reserva poderá ser utilizada em uma situação desfavorável (por exemplo, durante a estação de seca no Cerrado) diminuindo os custos envolvidos na aquisição de carbono (Chapin *et al.* 1990). Os carboidratos estocados são reservas que podem ser mobilizadas para os dois processos vitais durante a fase jovem (o crescimento e a defesa), aumentando as chances de sobrevivência.

Os indivíduos das duas espécies, quando cultivados sob sombra apresentaram capacidade de ajuste fisiológico (diminuição dos valores de R_e , F_r , L_c , LSF) e estrutural (diminuição dos valores de MEF e aumento da RAF) capazes de mitigar os efeitos dos menores valores de capacidade fotossintética no balanço de carbono sob sombreamento intenso. Essas aclimatações de longo prazo explicam parcialmente a ocorrência de *C. antisyphilitica* em fitofisionomias de Cerrado (*Cerrado stricto sensu* e cerradão) com diferentes regimes de irradiância e em mata (Mendonça *et al.* 1998). Por outro lado, o estabelecimento de *T. chrysotricha* em mata-galeria (Leite 2001), onde deve responder a diferentes disponibilidades de energia luminosa antes de alcançar o dossel, pode também ser em parte explicada pelos ajustes fisiológicos e estruturais na folha evidenciados neste trabalho. As duas espécies ainda são encontradas em restinga e em remanescentes de Mata Atlântica (Rizzini 1997).

Tanto os indivíduos cultivados sob o dossel florestal quanto sob irradiância solar plena responderam ao aumento da concentração momentânea de CO₂ com alterações significativas na assimilação (capacidade fotossintética) e na desassimilação (respiração e fotorrespiração). A alteração na estrutura da folha (MEF) compensou o maior aumento da capacidade fotossintética expressa em

área, aproximando os resultados de capacidade fotossintética entre os tratamentos quando a fotossíntese foi expressa em massa. No entanto, a própria assimilação de carbono pode ser alterada após um tempo mais longo de exposição a altas concentrações de CO₂, retornando a valores de capacidade fotossintética anteriores. Esse evento parece ser mediado pelo declínio da atividade da Rubisco (Bowes 1991), mas só pode ser testado em experimentos com tempo de exposição das folhas à altas concentrações de CO₂ durante alguns meses (Cavender-Bares *et al.* 2000) ou após alguns anos (Herrick & Thomas 1999). Portanto, ainda são necessárias uma série de experimentações com plantas jovens e adultas de Cerrado, expostas por períodos mais longos as altas concentrações de CO₂. Nesse tipo de experimento, poderiam ser avaliadas as respostas pós-exposição, as quais podem ser muito diferentes das respostas imediatas. Um projeto de grande porte utilizando câmaras de topo aberto e o sistema FACE (“Free Air CO₂ Enrichment”) seria imprescindível para testar várias respostas em nível foliar e individual em espécies de Cerrado crescendo sob condições controladas ou sob condições naturais, mas expostas a altas concentrações de CO₂ (por exemplo, cerca de 700 ppm).

Agradecimentos

Esse trabalho teve o apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, bolsa Doutorado a CCR), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq-PRONEX) e Fundo Nacional do Meio Ambiente (FNMA). Agradecemos a colaboração da MSc. Izabel P. Corrêa na ajuda durante a obtenção dos dados de biomassa e área foliar.

Referências Bibliográficas

- BOWES, G. 1991. Growth at elevated CO₂: photosynthetic responses mediated through Rubisco. *Plant, Cell and Environment* 14:795-806.
- BOWES, G. 1993. Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO₂. *Annual Review of Plant Physiology. Plant Molecular Biology* 44:309-332.

- CAVENDER-BARES, J., POTTS, M., ZACHARIAS, E. & BAZZAZ, F.A. 2000. Consequences of CO₂ and light interaction for leaf phenology, growth, and senescence in *Quercus rubra*. *Global Change Biology* 6:877-887.
- CEULEMANS, R., JANSSENS, I.A. & JACH, M.E. 1999. Effects of CO₂ enrichment on trees and forests: lessons to be learned in view of future ecosystem studies. *Annals of Botany* 84:577-590.
- CHAPIN, F.S., SCHULZE, E.D. & MOONEY, H.A. 1990. The Ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:423-47.
- FRANCO, A.C. & LÜTTGE, U. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 13:356-365.
- HERRICK, J.D. & THOMAS, R.B. 1999. Effects of CO₂ enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem. *Tree Physiology* 19:779-786.
- HOFFMANN, W.A., BAZZAZ, F.A., CHATTERTON, N.J., HARRISON, P.A. & JACKSON, R.B. 2000. Elevated CO₂ enhances resprouting of a tropical savanna tree. *Oecologia* 123:312-317.
- HOFLACHER, H. & BAUER, H. 1982. Light acclimation in leaves of the juvenile and in adult life phase of ivy *Hedera helix*. *Physiology Plantarum* 56: 177-182.
- KANEGAE, M.F., BRAZ, V.S. & FRANCO, A.C. 2000. Efeitos da disponibilidade sazonal de água e luz na sobrevivência de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica* 23:459-468.
- KÖRNER, C. 2000. Biosphere responses to CO₂ enrichment. *Ecological Applications* 10:1590-1618.
- LARCHER, W. *Ecofisiologia Vegetal*. 2000. São Carlos, Rima, pp 531.

- LEITE, E.J. 2001. Spatial distribution patterns of riverine Forest taxa in Brasília, Brazil. *Forest Ecology and Management* 140:257-264.
- LOMBARDI, J.O. & GONÇALVES, M. 2000. Composição florística de dois remanescentes de Mata Atlântica do sudeste de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23:255-282.
- LORANDI, R. 1985. Caracterização dos solos das áreas urbana e suburbana de São Carlos (SP) e suas aplicações. Tese de doutorado, ESALQ, Piracicaba, São Paulo.
- MARENCO, R.A., GONÇALVES, J.F.C. & VIEIRA, G. 2001. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. *Tree Physiology* 21:1311-1318.
- MEDINA, E. 1998. Seedling establishment and endurance in tropical forests: Ecophysiology of stress during early stages of growth. In: Scarano, F. R. and Franco, A. C. (eds) *Ecophysiological strategies of xerophitic and amphibious plants in the neotropics*. pp. 23-43. *Oecologia Brasiliensis*, Rio de Janeiro, RJ.
- MENDONÇA, R.C., FELFILI, J.M., WALTER, B.M.T., JÚNIOR, C.S., REZENDE, A.V., FILGUEIRAS, T.S. & NOGUEIRA, P. E. 1998. Flora vascular do cerrado. In: Sano, S. M. & S. P. Almeida. *Cerrado: ambiente e flora*. pp 289-539. Embrapa-CPAC, Planaltina, DF.
- NARDOTO, G.B., SOUZA, M.P. & FRANCO, A.C. 1998. Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos do estresse hídrico e sombreamento. *Revista Brasileira de Botânica* 21:313-319.
- OSBORNE, C.P., LAROCHE, J., GARCIA, R.L., KIMBALL, B.A., WALL, G.W., PINTER, P.J., LA MORTE, R.L., HENDREY, G. & LONG, S. P. 1998. Does leaf position within a canopy affect acclimation of photosynthesis to elevated CO₂? *Plant Physiology* 117:1037-1045.
- PAULA, N.F. 2002. Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas de cerrado. Tese de doutorado, UFSCar, São Carlos, São Paulo.

- POORTER, H & GARNIER, E. 1996. Plant growth analysis: an evaluation of experimental design and computational methods. *Journal of Experimental Botany* 47:1343-1351.
- PRADO, C.H.B.A. & MORAES, J.A.P.V. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33:103-112.
- RIZZINI, C.T. 1997. Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos florísticos. Âmbito Cultural edições Ltda. Rio de Janeiro. R. J.
- RONQUIM, C.C., PRADO, C.H.B.A & PAULA, N.F. 2003. Growth and photosynthetic capacity in two woody species of cerrado vegetation under different radiation availability. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46:243-252.
- SHARKEY, T.D. 1988. Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiologia Plantarum* 73:147-152.
- TEZARA, W., FERNÁNDEZ, M.D., DONOSO, C. & HERRERA, A. 1998. Seasonal changes in photosynthesis and stomatal conductance of five species from a semiarid ecosystem. *Photosynthetica* 35:399-410.
- TOLENTINO, M. 1967. Estudo crítico sobre o clima da região de São Carlos. Prefeitura Municipal de São Carlos, São Carlos, S. P.

Tabelas

Tabela 1 - Características químicas do solo utilizado para o crescimento das espécies jovens *Cyristax antisiphilitica* e *Tabebuia chrysotricha*. pH=valor determinado em solução centimolar de CaCl_2 ; P=fósforo extraído por resina trocadora de íons; MO=matéria orgânica total; H+Al=acidez potencial; CTC=capacidade de troca catiônica.

pH	P mg dm^{-3}	MO g dm^{-3}	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	H + Al	CTC*
			$\text{mmol}_c \text{ dm}^{-3} **$				
3,9	4	26	1,3	3	1	58	63,3

* $\text{CTC} = \text{K}^+ + \text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + \text{H}^+ +$

** $\text{mmol}_c \text{ dm}^{-3}$ =milimol de cargas por dm^3 ; $10 \text{ mmol}_c \text{ dm}^{-3} = 1 \text{ meq } 100 \text{ mL}^{-1}$

Tabela 2 - Valores máximos \pm erro padrão da fotossíntese expressa em área ($A_{\max a}$, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e em massa ($A_{\max m}$, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$) e do ponto de compensação à luz (L_c , $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Tamb\u00e9m s\u00e3o mostrados os valores m\u00e1ximos da luz que satura a fotoss\u00edntese l\u00edquida (LSF, $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), respira\u00e7\u00e3o no escuro (R_e , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), fotorrespira\u00e7\u00e3o (F_r , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), a propor\u00e7\u00e3o $F_r/A_{\max m}$ (%) e a raz\u00e3o dos valores m\u00e9dios entre os tratamentos (Sol/Sombra) em duas esp\u00e9cies lenhosas do Cerrado com idades de 240 e 360 dias ap\u00f3s a semeadura (DAS). Os valores foram obtidos atrav\u00e9s das curvas da fotoss\u00edntese l\u00edquida em fun\u00e7\u00e3o do fluxo de f\u00f3tons fotossinteticamente ativos (FFFA).

Par\u00e2metros	<i>Cybistax antisiphilitica</i>				<i>Tabebuia chrysotricha</i>				Raz\u00e3o da m\u00e9dia Sol/Sombra
	240 DAS		360 DAS		240 DAS		360 DAS		
	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	
$A_{\max a}$	12,9 $\pm 0,6$	6,9 $\pm 0,03$	13,2 $\pm 0,1$	8,1 $\pm 0,03$	18,5 $\pm 0,2$	10,3 $\pm 0,1$	13,8 $\pm 0,1$	8,0 $\pm 0,1$	1,8
$A_{\max m}$	121 $\pm 1,0$	103 $\pm 1,4$	100 $\pm 0,8$	115 $\pm 2,1$	214 $\pm 2,7$	264 $\pm 1,1$	136 $\pm 1,2$	173 $\pm 2,2$	0,9
L_c	21 $\pm 5,7$	13 $\pm 0,8$	45 $\pm 4,8$	14 $\pm 1,2$	50 $\pm 4,2$	15 $\pm 1,2$	55 $\pm 3,3$	15 $\pm 2,0$	3,0
LSF	1171	473	1256	589	1693	691	1333	590	2,3
R_e	0,6	0,5	1,2	0,5	1,3	0,5	1,4	0,4	2,4
F_r	3,4	1,8	3,8	2,0	5,3	2,7	3,9	2,1	1,9
$F_r/A_{\max a} * 100$ (%)	26,4	26,1	28,8	24,7	28,6	26,2	28,3	26,3	1,1

Tabela 3 - Valores máximos \pm erro padrão da fotossíntese líquida em função da concentração de CO₂ expressa em área (A_{pot} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e em massa (A_{potm} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$). Também são mostrados os valores da eficiência de carboxilação aparente (ϵ , $\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e a razão da média entre os tratamentos (Sol/Sombra) em duas espécies lenhosas do Cerrado com idades de 240 e 360 dias após a semeadura (DAS). Os valores foram obtidos através das curvas da fotossíntese líquida em função da concentração externa (para A_{pot} e A_{potm}) e interna (para ϵ) de CO₂.

Parâmetros	<i>Cybistax antisyphilitica</i>				<i>Tabebuia chrysotricha</i>				Razão da média Sol/ Sombra
	240 DAS		360 DAS		240 DAS		360 DAS		
	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	
A_{pot}	25,1 $\pm 0,4$	12,7 $\pm 0,4$	22,4 $\pm 0,5$	11,9 $\pm 0,3$	42,9 $\pm 0,7$	16,2 $\pm 0,4$	31,4 $\pm 0,5$	18,2 $\pm 0,5$	2,1
A_{potm}	235 $\pm 4,9$	214 $\pm 4,2$	170 $\pm 5,9$	170 $\pm 3,7$	520 $\pm 13,0$	442 $\pm 8,5$	300 $\pm 9,7$	400 $\pm 11,5$	1,0
ϵ	0,09	0,035	0,062	0,04	0,16	0,05	0,10	0,03	2,7

Legendas e Figuras

Figura 3 - Fotossíntese líquida (A) expressa em massa ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) em folíolos totalmente expandidos de *Cybistax antisiphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* aos 240 e 360 dias após a semeadura (DAS) e cultivadas sob sol (símbolos abertos) e sombreadas (símbolos cheios).

Figura 4 - Valores médios (colunas) e desvio padrão (linhas acima das colunas) da área foliar total, massa específica foliar (MEF), razão da área foliar (RAF) e número de folíolos das espécies lenhosas jovens *Cybistax antisiphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* aos 240 e 360 dias após a semeadura (DAS) e cultivadas sob sombra (colunas escuras) e sob pleno sol (colunas claras). Os valores médios seguidos pela mesma letra na mesma idade (DAS), entre as condições de irradiância (colunas claras e escuras) em cada parâmetro, não diferem entre si a 5% de probabilidade. $n=10$.

Figura 5 - Valores médios (colunas) e desvio padrão (linhas acima das colunas) da massa seca total, altura, diâmetro do caule e razão da massa seca raiz/parte aérea das espécies lenhosas jovens *Cybistax antisiphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* aos 240 e 360 dias após a semeadura (DAS) e cultivadas sob sombra (colunas escuras) e sob pleno sol (colunas claras). Os valores médios seguidos pela mesma letra na mesma idade (DAS), entre as condições de irradiância (colunas claras e escuras) em cada parâmetro não diferem entre si a 5% de probabilidade. $n=10$.

Figura 6 - Fotossíntese líquida (A) expressa em área ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em função da concentração de CO_2 atmosférico em folíolos totalmente expandidos de plantas jovens de *Cybistax antisiphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* aos 240 e 360 dias após a semeadura (DAS) e cultivadas sob pleno sol (símbolos abertos) e sob sombra (símbolos cheios).

Figura 7 - Fotossíntese líquida (A) expressa em massa ($\mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$) em função da concentração de CO_2 atmosférico em folíolos totalmente expandidos de plantas jovens de *Cybistax antisiphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* aos 240 e 360 dias após a semeadura (DAS), cultivadas sob sol (símbolos abertos) e sob sombra (símbolos cheios).

Figura 8 - Fotossíntese líquida (A) expressa em área ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em função da concentração interna de CO_2 (C_i) em folíolos totalmente expandidos de plantas jovens de *Cybistax antisiphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* aos 240 e 360 dias após a semeadura (DAS), cultivadas sob pleno sol (símbolos abertos) e sob sombra (símbolos cheios).

Figura 1

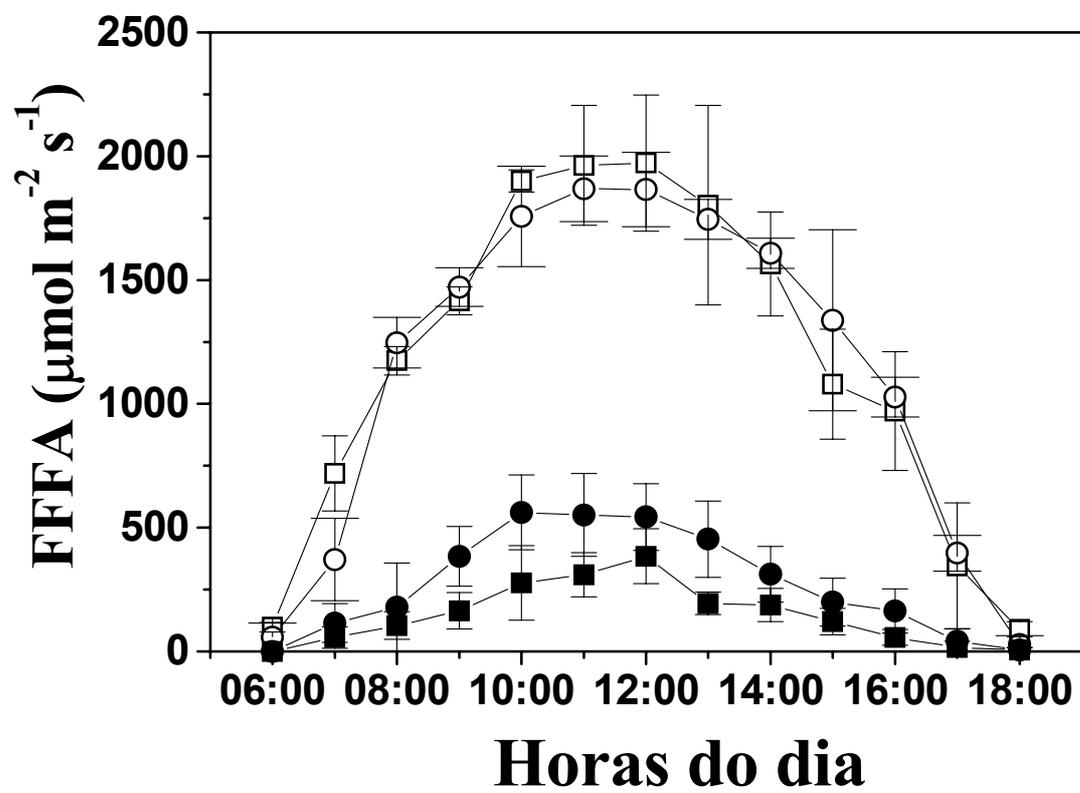


Figura 2

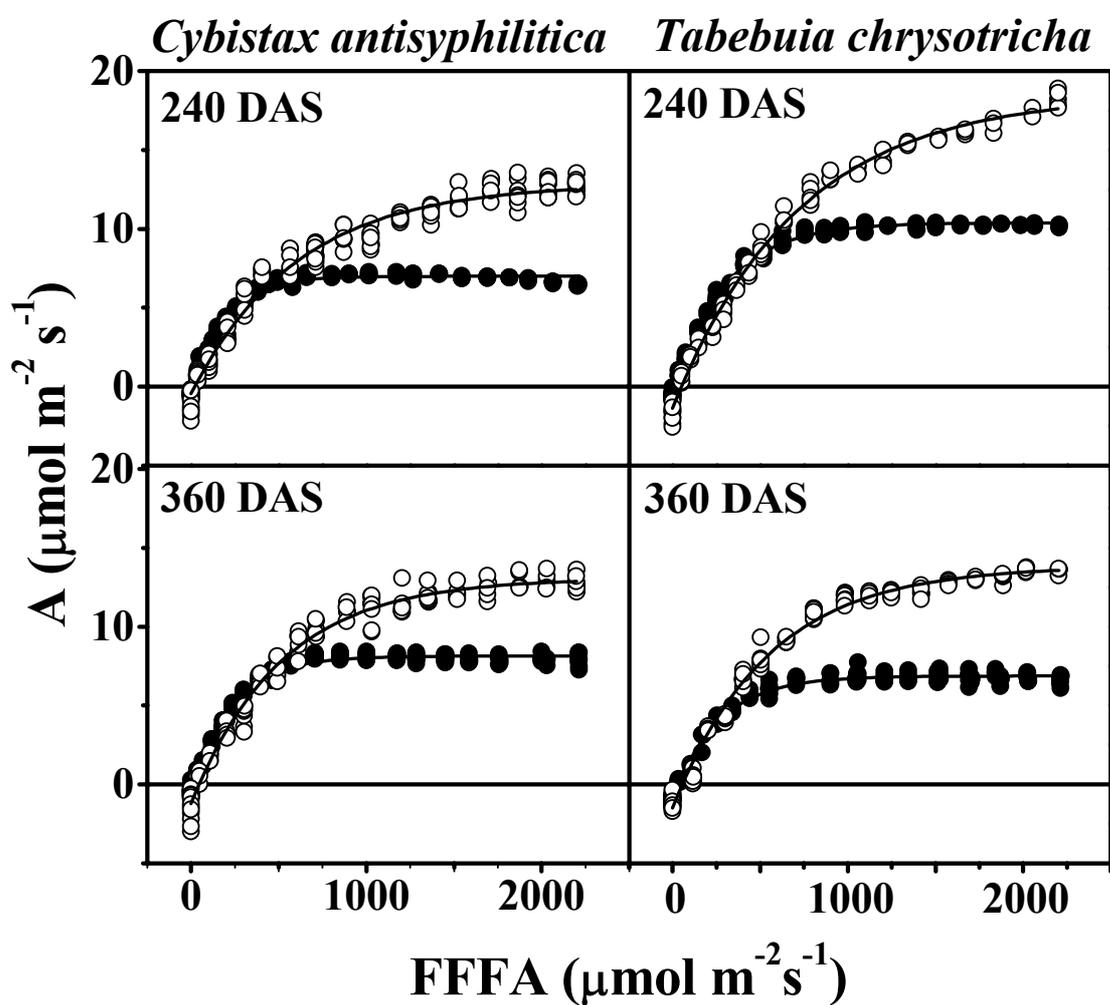


Figura 3

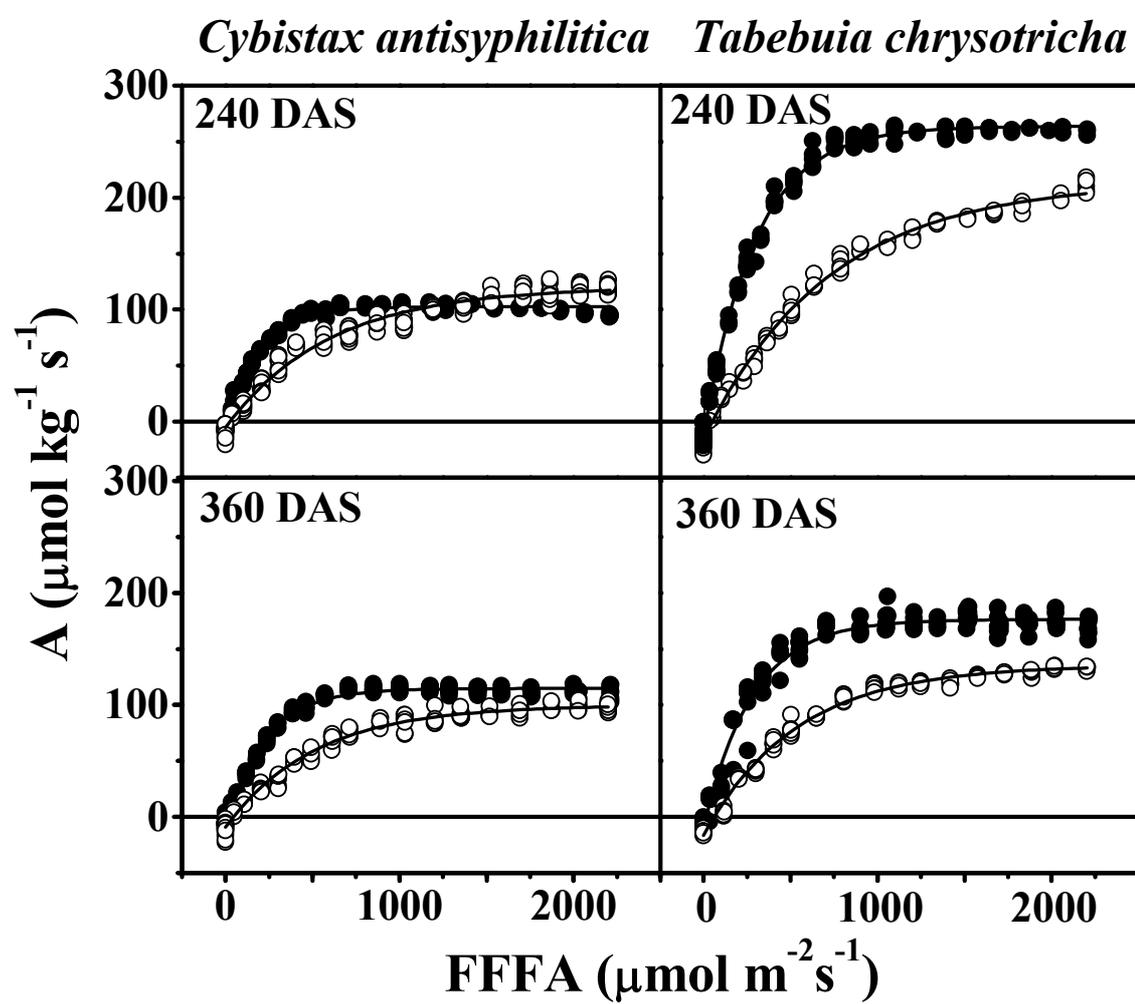


Figura 4

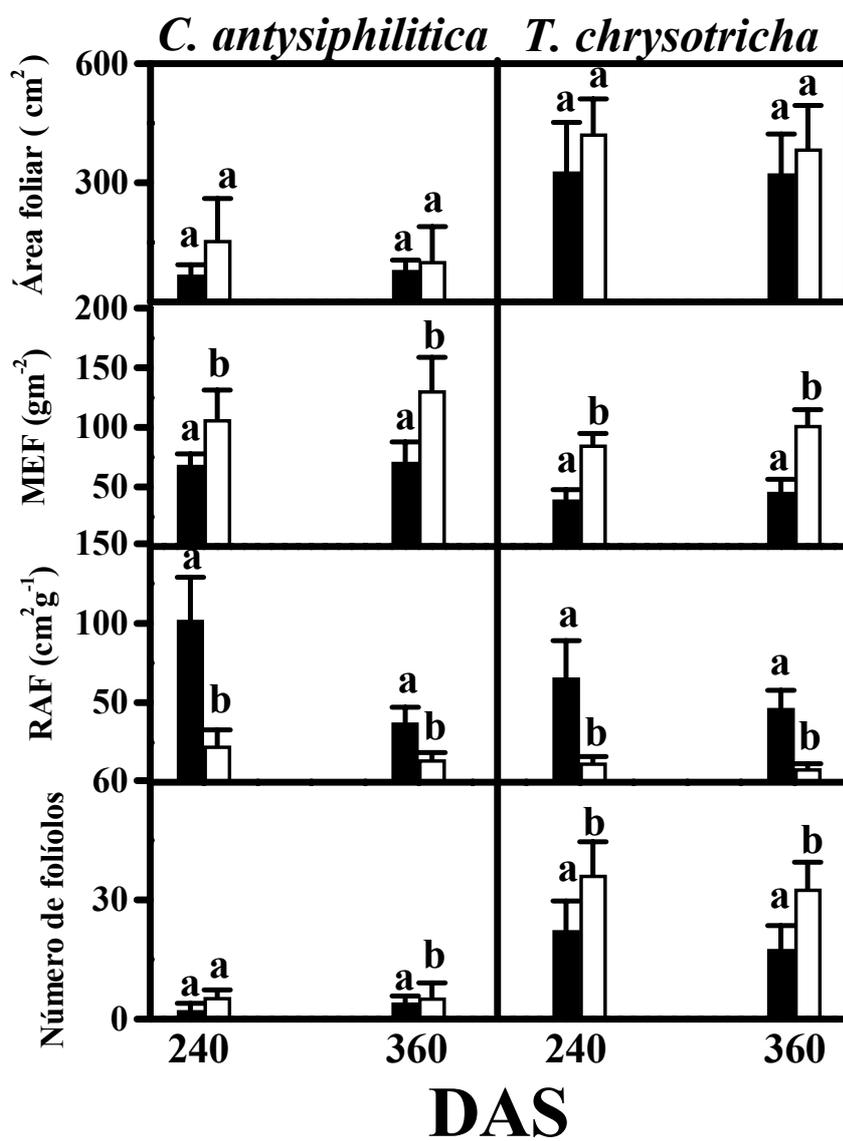


Figura 5

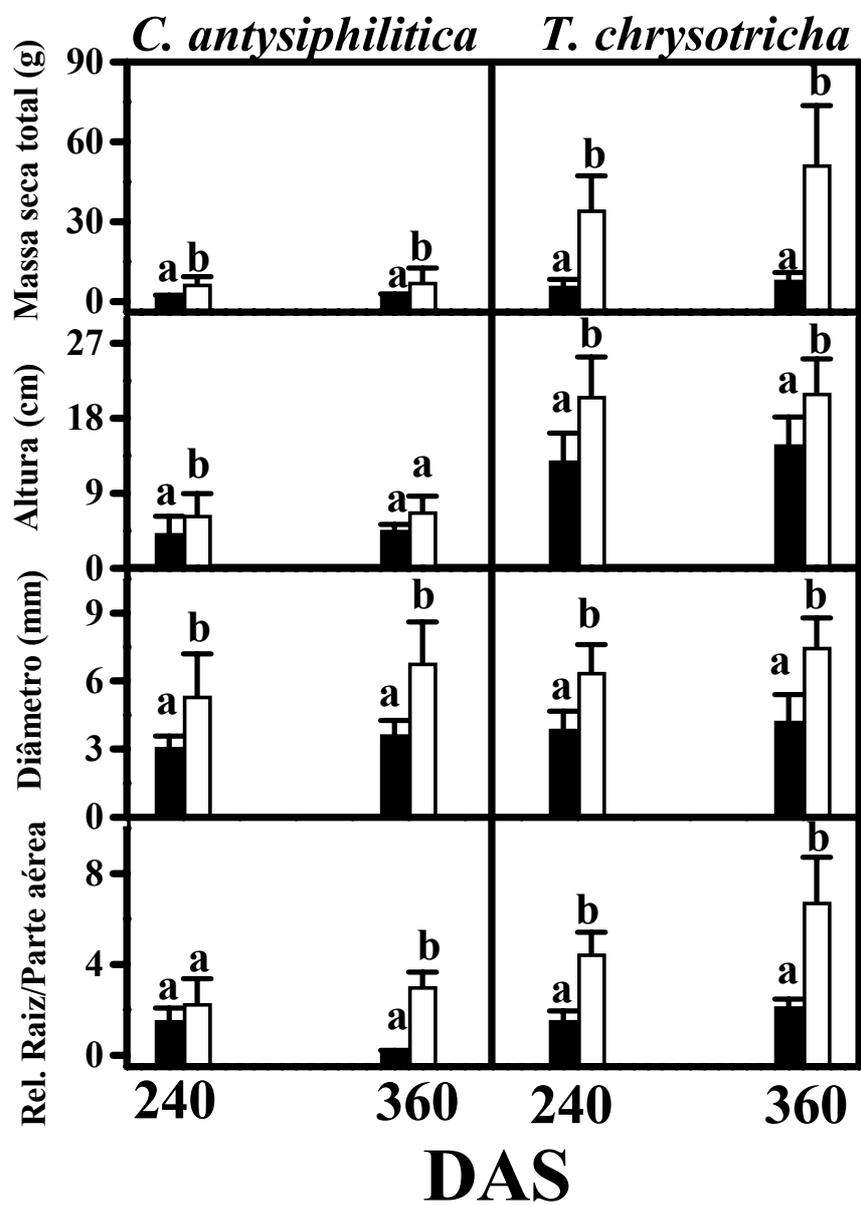


Figura 6

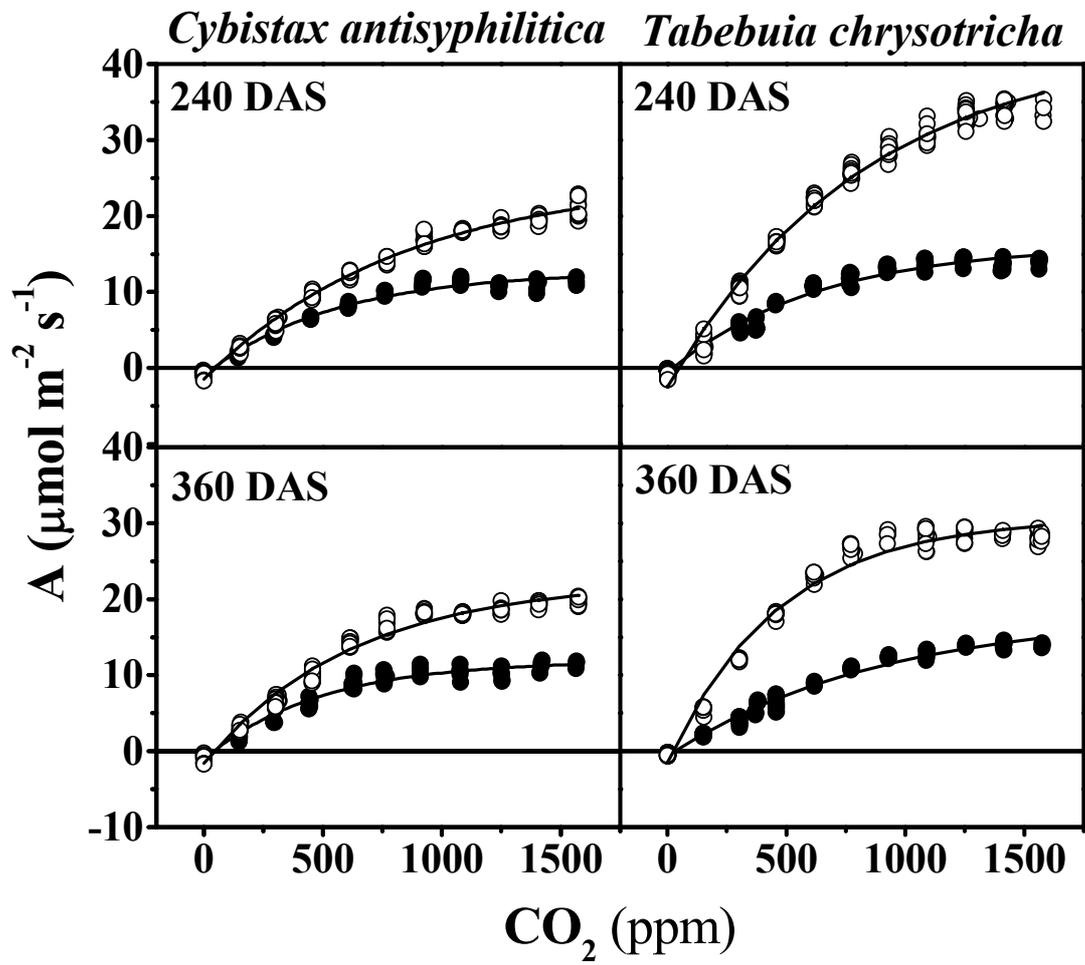


Figura 7

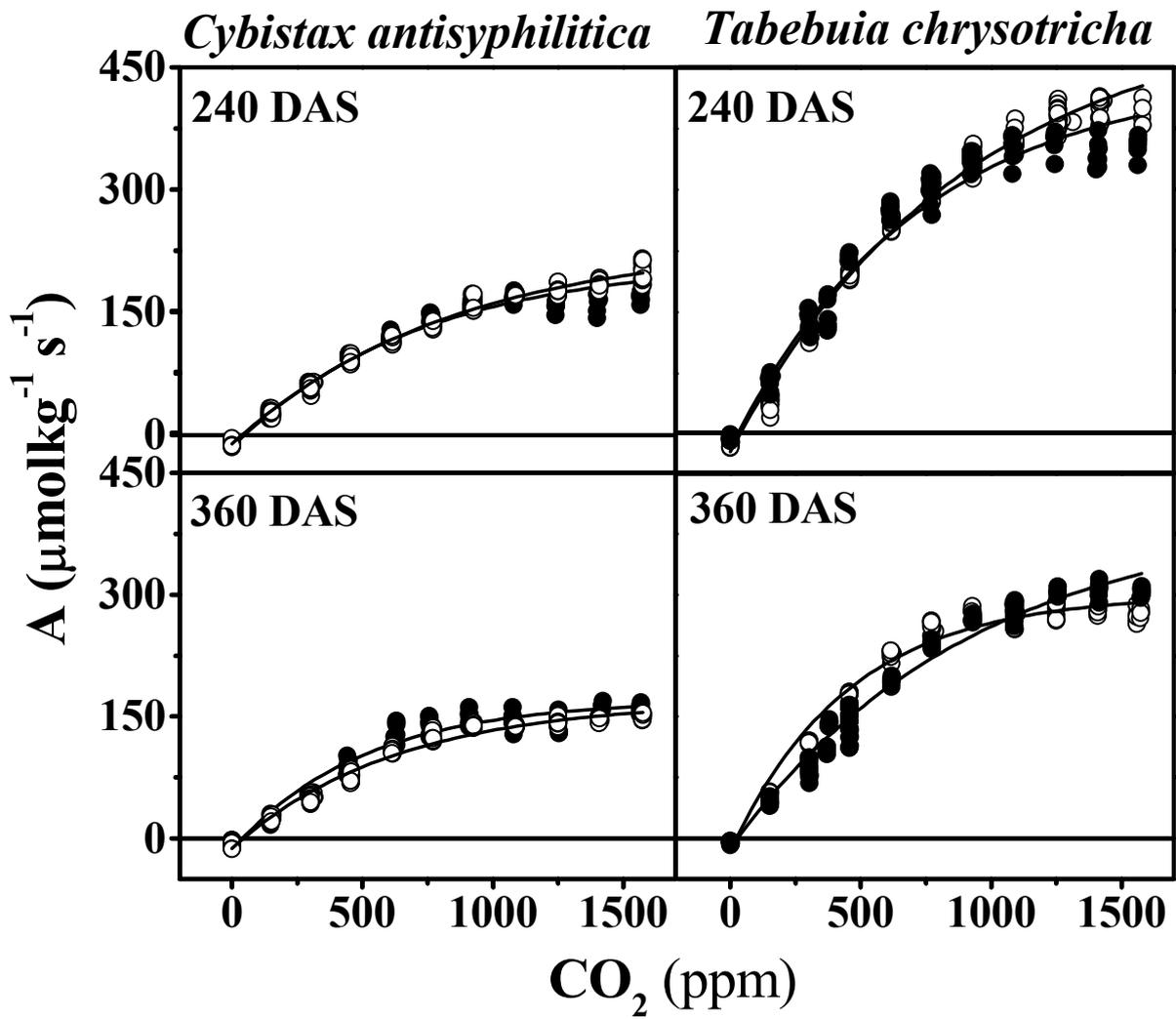
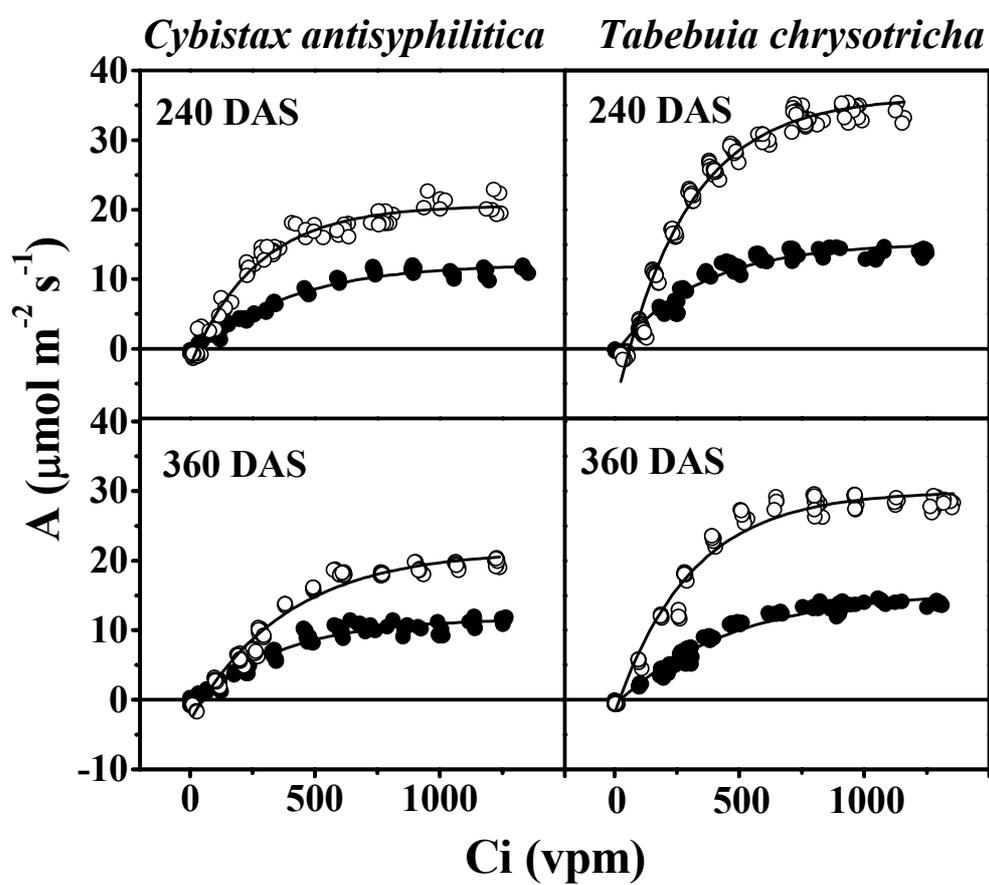


Figura 8



**Balanço de carbono, sobrevivência, conteúdo e
eficiência do uso dos nutrientes foliares em duas
leguminosas lenhosas jovens do Cerrado sob
irradiâncias contrastantes**

ABSTRACT - (Carbon balance, survivorship, leaf nutrient content and nutrient use efficiency in two leguminous woody Cerrado species under contrasting irradiances). It was evaluated growth and photosynthetic performance of two leguminosae woody species under contrasting irradiances environments, *Anadenanthera falcata* (Benth.) Speg. and *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. Under full irradiance in open area both species presented greater biomass accumulation, height, stem diameter, total leaf area and higher photosynthetic capacity on area basis. Shaded individuals under canopy modified the biomass partition, presenting greater mean values of leaf area rate, and smaller values of the specific leaf mass, respiration in dark, photorespiration, apparent carboxylation efficiency, and apparent electron transport rate. High transitory concentrations of CO₂ increased the photosynthetic capacity under total irradiance (83%) and under canopy (71%). Leaf nutrient content on mass basis showed that both species at open site had lower concentration than in shade. In contrast, instantaneous photosynthetic leaf nutrient use efficiency under CO₂ normal conditions and under CO₂ saturation was usually higher in open site. *A. falcata* presented greater performance under both irradiance conditions. Under shade it presented survival of 100% and larger biomass gain than *S. adstringens* being more capable to support low irradiance intensity. These physiological and morphological alterations in both species growing under contrasting irradiances provided important understanding of ecological conditions of natural regeneration and supply valuable information requested for establishing young plants in Cerrado.

Key words: *Anadenanthera falcata*, Cerrado, photosynthesis, respiration, *Stryphnodendron adstringens*, survival rate.

RESUMO – (Balanço de carbono, sobrevivência, conteúdo e eficiência do uso dos nutrientes foliares em duas leguminosas jovens do Cerrado). Avaliaram-se o crescimento e o desempenho fotossintético de duas espécies leguminosas lenhosas sob condições contrastantes de irradiância, *Anadenanthera falcata* (Benth.) Speg. e *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. Ambas espécies apresentaram maior acúmulo de biomassa, altura, diâmetro do colo, área foliar total e maior capacidade fotossintética crescendo em área aberta. Os indivíduos sob sombra modificaram a partição de biomassa e o metabolismo do carbono da folha, apresentando maiores valores da razão da área foliar e menor valores da massa específica foliar, respiração no escuro, fotorrespiração, eficiência de carboxilação aparente e taxa aparente de transporte de elétrons. Elevada concentração transitória de CO₂ aumentou a capacidade fotossintética em área aberta (83%) e sob sombra (71%). Ambas espécies em área aberta apresentaram menor concentração de nutrientes foliares expresso em massa que sob sombra. Por outro lado, a eficiência fotossintética instantânea do uso dos nutrientes foliares sob condições normais de CO₂ e sob condições saturadas de CO₂ foi geralmente maior em área aberta. *A. falcata* apresentou melhor desempenho em ambas condições de irradiância. Sob sombra apresentou 100% de sobrevivência e maior ganho de biomassa que *S. adstringens* sendo mais capaz de suportar as reduzidas intensidades de irradiância. Essas modificações fisiológicas e morfológicas em ambas espécies sob irradiâncias contrastantes proporcionaram informações sobre a ecologia da regeneração requisitadas para o estabelecimento de plantas jovens do Cerrado.

Palavras chave: *Anadenanthera falcata*, Cerrado, fotossíntese, respiração, *Stryphnodendron adstringens*, taxa de sobrevivência.

Introdução

Savanas neotropicais são o segundo mais extenso tipo de vegetação na América do Sul, e o Cerrado do Brasil Central é o representante mais amplo com mais de 1,5 milhões de km² (Franco 2002). Os principais fatores influenciando a estrutura do Cerrado são o fogo, a reduzida fertilidade do solo, a elevada demanda de evaporação e a sazonalidade da precipitação (Oliveira Filho *et al.* 1989). A grande variação espacial na densidade de plantas lenhosas e herbáceas resulta em um padrão complexo de disponibilidade de irradiância no perfil de cada fisionomia do Cerrado. A condição limitante de irradiância na fisionomia mais densa (cerradão) ou no estrato herbáceo em áreas abertas é um importante fator na redução da taxa fotossintética para espécies lenhosas de Cerrado (Prado & Moraes 1997, Kanegae *et al.* 2000).

Embora geralmente não considerado como um fator limitante no Cerrado, o sombreamento pode restringir o crescimento das plantas jovens na fase inicial de desenvolvimento (Franco 2002). Folhas de espécies lenhosas de Cerrado alcançam 90% dos valores da capacidade fotossintética máxima (A_{max}) sob densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) entre 600 e 1.200 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Prado & Moraes 1997). Devido aos efeitos do sombreamento, a assimilação de CO₂, o crescimento e a sobrevivência de plantas jovens podem se tornar críticos sob dossel de um cerradão, onde o FFFA normalmente é menor que 400 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 10cm acima do solo durante o curso do dia (Kanegae *et al.* 2000).

Ambas espécies estudadas aqui diferem em seus nichos de ocorrência preferenciais. *A. falcata* distribui-se regularmente nas fitofisionomias de cerradão, Cerrado *sensu stricto* e campo sujo, ocorrendo em 50% ou mais das áreas de preservação de Cerrado do estado de São Paulo, já *S. adstringens*, apesar de também ocorrer em áreas de cerradão (Silva 1994) prefere áreas sob elevada irradiância e é uma das espécies com maior ocorrência nas fisionomias mais abertas das áreas de preservação de Cerrado do estado de São Paulo (Durigan *et al.* 2003). As duas espécies pertencem à subfamília Mimosoideae-Leguminosae, na qual a restrição nutricional é suprida em parte pela

nodulação (90% das espécies da subfamília Mimosoidae possuem nodulação) e associações micorrízicas (Sprent 1995).

Espera-se que *A. falcata* apresente melhor desempenho e maior capacidade de suportar as menores condições de irradiância que *S. adstringens* devido à sua maior regularidade de distribuição nas fisionomias mais fechadas de Cerrado (Durigan *et al.* 2003). Para responder a esta questão, este trabalho foi conduzido a fim de caracterizar as respostas fotossintéticas e a aquisição de partição de biomassa de indivíduos jovens de *A. falcata* e *S. adstringens* crescendo sob diferentes disponibilidades de irradiância. O balanço de carbono durante a fase jovem das duas espécies foi avaliado por meio da capacidade de troca de gases na folha e produção de biomassa. Os componentes positivo (fotossíntese líquida) e negativo (respiração no escuro e fotorrespiração) foram acompanhados até os 570 dias após a semeadura (DAS) simultaneamente à alocação de biomassa nos vários compartimentos da planta. As alterações nos diferentes níveis de organização da planta (da folha ao indivíduo) foram avaliadas para indicar como o metabolismo do carbono é ajustado a fim de viabilizar o estabelecimento da planta jovem em função das contrastantes disponibilidades de irradiância: em uma área aberta e sob o dossel de um fragmento florestal. Essas respostas durante a fase jovem possibilitam a elaboração de critérios para a utilização de ambas espécies estudadas na recomposição florestal de diferentes fisionomias do Cerrado.

Materiais e métodos

Espécies estudadas, condições de crescimento, solo e condições meteorológicas

Na reserva de Cerrado (área total de 86ha e a 850m acima do nível do mar) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), cidade de São Carlos, São Paulo, Brasil (21°58'-22°00' S e 47°51'-47°52' W), *A. falcata* e *S. adstringens* são espécies amplamente representadas sendo que *A. falcata* apresenta regularidade de distribuição tanto em fisionomias abertas como fechadas (Silva 1994). A

maior ocorrência de *S. adstringens* se dá em áreas que sofreram queimadas ou em áreas mais abertas (Lima 2003 comunicação pessoal).

Sementes das duas espécies foram coletadas de indivíduos adultos presentes na reserva de Cerrado da UFSCar e semeadas em agosto de 2000 diretamente em recipientes plásticos com capacidade de armazenamento de 10L de solo. Somente uma planta por recipiente foi mantida durante todo o experimento e o solo foi irrigado até atingir a capacidade de campo após a superfície apresentar-se seca.

O solo utilizado foi coletado na reserva de Cerrado da UFSCar em uma área de 15m² na profundidade de 0-20cm. As principais características químicas desse solo (Latosolo distrófico Vermelho-Amarelo) foram determinadas no laboratório de fertilidade do solo da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinária de Jaboticabal - SP (UNESP): matéria orgânica = 26 g dm⁻³, pH = 3,9, fósforo = 4 mg dm⁻³, potássio = 1,3 mmol_c dm⁻³, cálcio = 3 mmol_c dm⁻³, magnésio = 1 mmol_c dm⁻³, hidrogênio + alumínio = 58 mmol_c dm⁻³, soma de bases (SB) = 5 mmol_c dm⁻³, capacidade de troca catiônica (CTC) = 63,3 mmol_c dm⁻³ e índice de saturação por bases (V%) = 8.

O clima da região é sazonal com inverno seco (geralmente entre junho e setembro) seguido por verão úmido e, de acordo com a classificação de Koeppen, situa-se entre Aw e Cwa, apresentando médias de temperatura de 18,1°C durante o mês mais frio e 23,1°C no mês mais quente; com precipitação média mensal de 24mm durante o mês mais seco e 286 mm durante o mês mais úmido (Tolentino 1967).

Disponibilidade de irradiância durante o crescimento

Plantas jovens das duas espécies cresceram em área aberta de 50m² sem sombreamento no Jardim Experimental do Departamento de Botânica da Universidade federal de São Carlos e sob dossel de um fragmento florestal localizado ao lado do mesmo Jardim Experimental. A determinação da irradiância incidente na área aberta e sob o dossel foi realizada por intermédio do sensor de radiação fotossinteticamente ativa de uma câmara foliar (PLC-N, ADC, Hoddesdon, UK) acoplado a um

sistema portátil analisador de gás por infravermelho LCA-4 (ADC, Hoddesdon, UK). O fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) a pleno sol e sob o dossel florestal durante o curso do dia foram determinados nos anos de 2001 e 2002. As determinações foram realizadas em julho (período seco), quando ocorreu abscisão parcial das folhas das plantas adultas do fragmento florestal e em novembro (período chuvoso), quando a área foliar do dossel já estava totalmente recomposta (Figura 1). A irradiância natural incidente na área aberta foi considerada 100%, e sob o dossel entre 5-15 % da irradiância total incidente (valor mínimo e máximo alcançado nos dois dias do curso diário). Estes valores estão de acordo com os descritos por Kaneagae *et al.* (2000) sob a fitofisionomia de cerradão em Brasília (DF).

Fig 1

Determinações de biomassa, biometria e mortalidade

Em cada condição de irradiância, 50 indivíduos por espécie foram mantidos. Três amostragens aos 240, 360 e 570 dias após a semeadura (DAS) foram realizadas para determinação da biomassa (biomassa total e da razão de massa seca raiz/parte aérea) e da biometria (altura, diâmetro do caule, razão de área foliar - RAF, superfície foliar total/matéria seca total e massa específica foliar - MEF, massa foliar/área de folha) entre março de 2001 e janeiro de 2002. Dez indivíduos de cada espécie foram usados em cada tratamento e em cada idade de coleta. Para análise de biomassa, os indivíduos foram retirados dos sacos plásticos com ajuda de um jato de água trabalhando em baixa intensidade, separados em raiz, caule e folhas e no mesmo dia colocados para secar a temperatura de 80°C em estufa durante 48 horas. Após a secagem a determinação da massa seca foi obtida em balança analítica digital METTLER modelo AE260 (Mettler Instrument AG, Greifense, Switzerland) de precisão de 1.10^{-3} g. A altura total (cm) foi determinada com régua milimetrada desde o solo até a inserção da última folha. O diâmetro do caule da planta (mm) foi determinado com um paquímetro digital (Mituty Inc., Japão) a 2,0cm de altura do solo. As folhas antes da secagem em estufa tiveram suas imagens reproduzidas por digitalizador para que as medidas de área

foliar pudessem ser calculadas através do software Pro-Image versão 4,0 para windows, American Media Cybernetics, Silverspring, Maryland, Estados Unidos. A razão de área foliar (RAF, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) foi calculada por meio da divisão da área foliar total pela biomassa total da planta. Para obtenção da massa específica foliar (MEF) foram retirados dos indivíduos de *S. adstringens* discos foliares de 5,0mm de diâmetro (um disco por folíolo) num total de 50 discos distribuídos em dez indivíduos de cada tratamento. Os discos e os folíolos foram secos em estufa a 80°C durante 48 horas e pesados em balança analítica digital Mettler, modelo AE260 (Mettler Instrument AG, Greifense, Switzerland). O valor médio da MEF foi obtido pela divisão da massa seca de cada disco pela área do disco foliar (Prado & Moraes 1997). Devido ao reduzido tamanho do folíolo dos indivíduos de *A. falcata*, utilizou-se o próprio folíolo retangular para a determinação da massa específica foliar (MEF).

O número de indivíduos mortos não afetou a quantidade de plantas utilizadas para as determinações de biomassa e biométricas. Após a última coleta (570 DAS), oito indivíduos de cada espécie foram transplantados diretamente no solo nas mesmas condições de irradiância em que eles se desenvolveram a fim de se determinar a sobrevivência, altura e diâmetro do caule aos 18 meses após o transplante ou 1.110 dias após a semeadura (DAS).

Parâmetros das trocas de gases

As curvas de capacidade fotossintética (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) foram obtidas através um analisador portátil de gás por infravermelho (IRGA) da firma Inglesa Analytical Development Company (ADC, Hoddesdon, UK) modelo LCA-4, acoplado a um canhão de luz com controle de radiação (PLU-2, ADC, Hoddesdon, UK) e conectado a uma câmara foliar PLCN-4 (ADC). Durante as medições de fotossíntese, a temperatura do folíolo foi mantida entre 25–27°C por meio do sistema Peltier (ADC, Hoddesdon, UK) de controle de temperatura acoplado abaixo da câmara PLCN-4 na altura de inserção da folha.

A variação da intensidade do FFFA no canhão PLU-002 foi obtida de duas formas. Em intensidades entre 2000 – 800 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ variou-se a diferença de voltagem aplicada no canhão de luz (0-12V) utilizando-se um controlador de voltagem entre a bateria e a fonte de luz. Nas intensidades entre 800 – 10 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ utilizou-se também filtros de vidro neutro (Comar Instruments, Cambridge, UK) com variadas transmitâncias e posicionados entre a fonte de luz e o folíolo da planta.

A curva da resposta da fotossíntese líquida (A) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) foi obtida a partir de um único folíolo selecionado através de medições prévias em cinco folíolos pertencentes a três indivíduos distintos. O folíolo que apresentou a maior taxa de fotossíntese líquida foi o escolhido para a construção da curva A-FFFA. Os folíolos selecionados para obtenção da curva A-FFFA estavam completamente formados, anteriores aos mais jovens, totalmente expandidos, sem sinais de herbivoria, infecção ou senescência. As curvas A-FFFA foram determinadas nas duas espécies aos 240, 360 e 570 DAS. As três curvas obtidas em cada espécie em cada tratamento foram superpostas antes de serem ajustadas em uma única curva. As determinações ocorreram nos horários de 07h00 e 09h00 horas da manhã e com o folíolo ligado ao corpo da planta. A temperatura do folíolo foi mantida entre 25–27°C por meio do sistema Peltier (ADC, Hoddesdon, UK) de controle de temperatura acoplado abaixo da câmara PLCN-4 na altura de inserção da folha. A equação utilizada para ajustar os pares de pontos na curva A-FFFA foi a mesma utilizada por Prado & Moraes (1997) em 20 espécies lenhosas do Cerrado:

$$A = A_{\text{max.}} (1 - e^{-k \cdot (\text{FFFA} - L_c)}) \quad (\text{I})$$

em que:

A = fotossíntese líquida, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

A_{max} = fotossíntese líquida máxima, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

e = constante de Euler

k = constante de proporcionalidade

FFFA = fluxo de fótons fotossinteticamente ativos, $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Lc = ponto de compensação ao FFFA, $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Os valores do ponto de saturação à luz (LSF, $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e da respiração no escuro (Re, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) também foram determinados através da equação (I). Para o cálculo do valor do LSF projetou-se para a fotossíntese líquida (A) o valor de 90% de A_{max} e para o cálculo de Re atribuiu-se o valor zero para o FFFA. Para o cálculo da eficiência quântica aparente (α , $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) foi utilizada a inclinação da reta na primeira fase linear da curva A-FFFA determinada pela primeira derivada da equação (I).

$$\alpha = k \cdot A_{\text{max}} \cdot (e^{k \cdot Lc}) \quad (\text{II})$$

A divisão da taxa fotossintética líquida expressa em área, em função do FFFA pela MEF resulta na taxa fotossintética expressa em massa (A_{maxa} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{s}^{-1}$) (Prado & Moraes 1997). Os valores expressos em grama foram transformados em quilograma ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{s}^{-1}$) a fim de facilitar a visualização dos resultados.

Para o cálculo da fotorrespiração (F_r , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) simultânea ao valor correspondente de A_{maxa} , assumiu-se que a fotorrespiração apresenta metade do valor da taxa de oxigenação (v_o , $\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) realizada pela RuBP carboxilase-oxigenase, sendo v_o calculada de acordo com Sharkey (1988):

$$v_o = (A + R_d) / [(1/\Phi) - 0,5] \quad (\text{III})$$

em que:

$\Phi = v_o/v_c$ (taxa de oxigenação pela de carboxilação, v_c), o valor de Φ é condicionado pela temperatura, pressão atmosférica e pela concentração do CO_2 no sítio de carboxilação, Sharkey (1988):

$$\Phi = 2P[42,7+1,68(T-25)+0,0012(T-25)^2]/C \quad (\text{IV})$$

em que:

P = pressão atmosférica (bar)

T = temperatura da folha (°C)

C = concentração de CO₂ no sítio de carboxilação (μbar), cerca de 0,6 vezes a concentração de CO₂ da atmosfera nas condições de trabalho favoráveis à capacidade fotossintética (Sharkey 1988).

A taxa aparente de transporte de elétrons (J, μmol fótons m⁻² s⁻¹) de toda cadeia de transporte de elétrons no tilacóide foi calculada de acordo com Farquhar & von Caemmerer (1982).

$$J=4 (V_c + V_o) \quad (\text{V})$$

Obtiveram-se as curvas A-CO₂ utilizando um diluidor de gás (GD-602, ADC, Hoddesdon, UK) e um cilindro contendo 1.600 ppm de CO₂ (White Martins Co, Sertãozinho, SP, Brazil). O cilindro contendo CO₂ foi conectado ao diluidor de gás e o GD-602 foi conectado ao IRGA. Este conjunto foi organizado como um sistema semi-aberto. O volume de ar do diluidor foi primeiro analisado no IRGA. Este volume alcançou a folha inserida no PLCN-4 e retornou para o IRGA onde foi analisado novamente e finalmente liberado para atmosfera. Determinaram-se cada curva A-CO₂ registrando valores de A durante cada concentração externa de CO₂ (de 1.600 para 20 CO₂ ppm). A concentração inicial de CO₂ foi 1.600 ppm e cada diluição resultou em 90% da concentração de CO₂ anterior. O valor constante de FFFA utilizado para saturação de 90% da fotossíntese nas curvas A-CO₂ foi determinado após a realização das curvas A-FFFA. Os valores determinados foram de 1800 μmol fótons m⁻² s⁻¹ para os indivíduos sob irradiância plena e 900 μmol fótons m⁻² s⁻¹ para os indivíduos que cresceram sob o dossel florestal.

As curvas A-CO₂ foram ajustadas utilizando a equação (I) trocando a variável independente FFFA pela concentração de CO₂. Os valores de capacidade fotossintética potencial (fotossíntese líquida máxima sob saturação de CO₂, A_{pot}) foram determinados através dos resultados obtidos a partir de curvas A-CO₂.

$$A = A_{\text{pot}} \cdot (1 - e^{-k \cdot (CC - \Gamma)}) \quad (\text{VI})$$

em que:

A_{pot} = capacidade fotossintética potencial, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

CC = concentração de CO₂, vpm

Γ = ponto de compensação ao CO₂, ppm

Nas curvas A-CO₂ o IRGA LCA-4 calculou os valores de concentração sub-estomática de CO₂ (C_i) para cada valor de fotossíntese obtido. Desta forma foi possível obter curvas A-C_i, as quais foram utilizadas para o cálculo da eficiência aparente de carboxilação (ϵ , $\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Os valores de ϵ foram calculados através da inclinação da reta na primeira fase linear da curva A-C_i através da primeira derivada da equação VI:

$$\epsilon = k A_{\text{max}} e^{k \Gamma} \quad (\text{VII})$$

Concentração de nutrientes foliares, da eficiência fotossintética momentânea do uso dos nutrientes foliares sob concentração normal de CO₂ (Eficiência do uso dos nutrientes, EUNu) e sob saturação momentânea de CO₂ (Eficiência potencial do uso dos nutrientes, EPUNu)

As mesmas folhas coletadas para as análises de biomassa e análises biométricas aos 240, 360 e 570 DAS foram utilizadas para a determinação das concentrações de macronutrientes (N, P, K, Ca e Mg,) em cada tratamento, perfazendo um total de seis amostragens por espécie durante o experimento, sendo duas amostragens em cada idade. Amostras contendo cinco gramas de folhas

secas de dez diferentes indivíduos em cada condição de irradiância foram usadas para a determinação dos nutrientes foliares por meio dos métodos descritos por Silva (1999). A concentração de N foi determinada por titulação (Kjeldahl) após digestão por ácido sulfúrico. O método colorimétrico foi usado para a determinação do fósforo após digestão por ácido nitro-perclórico. A concentração de potássio foi determinada por espectrometria de chama, enquanto a espectrofotometria de absorção atômica foi usada para determinações de Ca e Mg. Estas medidas foram efetuadas no laboratório de análises de solos da Universidade do Estado de Minas Gerais (Fundação de Ensino Superior de Passos), MG, Brasil. A eficiência fotossintética do uso dos nutrientes foliares (EUNu) foi calculada pela divisão da capacidade fotossintética expressa em área (A_{maxa}) pela concentração de nutriente foliar expressa em $g\ m^{-2}$ ($\mu mol\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}/ g\ nutriente\ m^{-2}$). A eficiência potencial do uso dos nutrientes (EPUNu) foi calculada pela divisão da capacidade fotossintética potencial (A_{pot}) pela concentração de nutriente foliar expressa em $g\ m^{-2}$ ($\mu mol\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}/ g\ nutriente\ m^{-2}$).

Análise dos dados

Os valores de massa seca total, altura, diâmetro, razão raiz/parte aérea, área foliar total, massa específica foliar (MEF), razão da área foliar (RAF), número de folíolos e concentração de nutrientes foliares em cada tratamento nos três períodos de amostragem foram primeiramente testados para a verificação de uma distribuição normal desses dados, por intermédio do programa GraphPad InSTAT, versão 3,0 (GraphPad software, San Diego, USA). Após a confirmação da distribuição normal desses conjuntos de dados os valores médios nos distintos tratamentos foram comparados através do teste de t de Student ao nível de 5% de probabilidade utilizando o mesmo programa GraphPad InSTAT citado anteriormente. Os valores médios e o desvio padrão de A_{maxa} , A_{maxm} , L_c , LSF , Re , Fr , A_{pot} e ϵ foram obtidos por meio dos valores das curvas da fotossíntese líquida em função da radiação fotossinteticamente ativa e em função da concentração atmosférica externa e interna de CO_2 nos três períodos de amostragem (240, 360 e 570 DAS). Os valores de A_{maxa} , A_{maxm} ,

L_C e A_{pot} foram determinados por intermédio dos ajustes não lineares das curvas A-FFFA e A-CO₂ utilizando o programa Origin versão 3,0 (Microcal Software, Northampton, USA).

Resultados

Sobrevivência e crescimento

Até 570 DAS, as diferentes condições de irradiância não influenciaram na sobrevivência de *A. falcata* que foi total nos dois tratamentos. *S. adstringens* apresentou 100% de sobrevivência em área aberta, enquanto na área sombreada 24% dos indivíduos jovens morreram até os 570 DAS. Quando as plantas jovens foram transplantadas diretamente no solo, nos dois tratamentos, todos os indivíduos de *S. adstringens* desenvolvendo-se sob o dossel morreram durante a primeira estação seca de inverno (seis meses após o transplante, 750 DAS). Contrariamente, todos indivíduos de *A. falcata* sobreviveram na sombra até os 18 meses após serem transplantados (1.110 DAS) apresentando valores (média \pm DP) do diâmetro do caule e da altura sob sombra de $0,58 \pm 0,1$ e $0,81 \pm 0,19$ cm, respectivamente. Em área aberta, os valores do diâmetro e altura de *A. falcata* na idade de 18 meses (1.110 DAS) foram $38,9 \pm 8,6$ e $197,0 \pm 44,2$ cm, respectivamente. Para os indivíduos de *S. adstringens* crescendo em área aberta após serem transplantados (18 meses ou 1.110 DAS), os valores do diâmetro do caule e a altura foram somente $22,5 \pm 4,2$ e $132,0 \pm 35,1$ cm, respectivamente.

A sombra determinou um efeito negativo significativo na biomassa total, área foliar total e número de folíolos para ambas as espécies (Figuras 2a e 2b). Em área aberta *A. falcata* apresentou maior ganho de biomassa que *S. adstringens* nos três períodos de coleta (duas vezes superior aos 570 DAS). A maior alocação de biomassa para as raízes em relação à parte aérea nas duas condições de irradiância, e os maiores valores de MEF, altura e diâmetro do caule em área aberta ($p < 0,05$) ocorreram para ambas espécies durante todo período estudado. As maiores alocações para a altura e área foliar de *A. falcata* em relação aos indivíduos de *S. adstringens* ocorreram principalmente aos

570 DAS. O maior número de folíolos obtidos em todos os períodos de coleta foi responsável pela maior área foliar total em ambas as espécies crescendo em área aberta. A razão da área foliar pela biomassa total da planta (razão da área foliar, RAF) foi significativamente ($p < 0,05$) maior na sombra. O acúmulo de biomassa radicular das duas espécies em área aberta foi maior (no mínimo seis vezes) que na sombra embora o processo de alocação de carbono preferencialmente para raízes foi mantido para ambas espécies independentemente da condição de irradiância. Na sombra aos 570 DAS, *S. adstringens* apresentou valor de biomassa radicular 77% inferior ao valor apresentado por *A. falcata*.

Fig 2

Troca de gases e parâmetros associados

Plantas jovens de ambas espécies desenvolvendo-se em área aberta apresentaram maiores valores de capacidade fotossintética expressa em área ($A_{\max a}$, Figura 3a). O valor de $A_{\max a}$, de *A. falcata* e *S. adstringens* em área aberta foi 52 e 54% maior que na sombra, respectivamente (Tabela 1). Quando a capacidade fotossintética foi expressa em massa ($A_{\max m}$) determinou-se uma tendência inversa a $A_{\max a}$ (Figura 3 e Tabela 1).

Fig. 3

Para ambas espécies crescendo em área aberta, os valores do L_c , R_e , Fr e LSF foram 38; 40; 49; e 50% maiores que na sombra, respectivamente (Tabela 1). Os valores percentuais da respiração no escuro (5-7%) e fotorrespiração (27-29%) em relação a $A_{\max a}$ não variaram para ambas espécies crescendo em área aberta ou sombra.

Tab. 1

Concentração de nutrientes e eficiência fotossintética instantânea do uso dos nutrientes foliares

O solo de Cerrado utilizado mostrou-se predominantemente ácido, extremamente deficiente em fósforo, potássio, cálcio e magnésio. A baixa fertilidade do solo refletiu na reduzida concentração de nutrientes foliares para ambas espécies nos dois ambientes de irradiância.

Tab. 2

Apesar do menor desempenho fotossintético na sombra, as concentrações de nutrientes foliares de *A. falcata* e de *S. adstringens* não foram menores que os valores obtidos em área aberta. Somente *S. adstringens* apresentou menor concentração de Ca na sombra que na área aberta (Tabela 2). As concentrações de nutrientes foliares de *A. falcata* sempre foram superiores as de *S. adstringens* nos dois tratamentos. A eficiência do uso dos nutrientes foliares sob condições normais de CO₂ (EUNu) e sob condições saturantes de CO₂ para fotossíntese (EPUNu) geralmente foi maior em área aberta para ambas espécies (Tabela 2). As exceções foram a eficiência do uso do P nas planta jovens de *A. falcata* e de Ca em *S. adstringens*.

Discussão

Sobrevivência

As distintas taxas de sobrevivência sob o dossel florestal refletem as diferenças de tolerância a sombra das duas espécies. Até 570 DAS, a menor sobrevivência de *S. adstringens* na sombra sob condições hídricas favoráveis deve-se ao balanço negativo de carbono provocado pela reduzida irradiância, pois não houve evidências na parte aérea de danos provocados por patógenos ou herbivoria. Estas últimas são as duas principais causas de mortalidade de plantas tropicais jovens sob dossel florestal (Kitagima 1994). A sobrevivência de *S. adstringens* sob o dossel após serem transplantadas ficou inviável durante a estação seca devido ao balanço de carbono ainda mais precário provocado pelo déficit hídrico. Ray & Brown (1995) afirmaram que a sobrevivência de

plantas jovens sob o dossel de florestas secas (“dry forest”) está estreitamente ligada à tolerância ao déficit hídrico e o requerimento em irradiância.

Em condições de Cerrado, a maior mortalidade de plantas jovens de *Kilmeyera coriacea*, *Zeyhera montana* (Hoffmann 2000) e *Bowdichia virgilioides* (Kanegae *et al.* 2000) também ocorreram na sombra em relação à área aberta, embora estivesse relacionada a períodos secos ocorridos durante a estação chuvosa (veranicos). Portanto, as menores irradiâncias sob o dossel apresentam forte efeito na sobrevivência de plantas jovens e este efeito pode ser letal durante a estação seca, tal como ocorreu para *S. adstringens*.

Parâmetros de crescimento

Em área aberta, o efeito da irradiância no crescimento das plantas jovens pode ser atribuído à maior área foliar e ao aumento da capacidade fotossintética resultando em maiores valores de biomassa e dos parâmetros biométricos. Sob o dossel florestal, indivíduos maiores e com maior área foliar, como ocorreu com *A. falcata* em relação a *S. adstringens*, apresentam vantagens competitivas. Estas respostas representaram a maior potencialidade de *A. falcata* sob sombreamento.

Após a primeira coleta (240 DAS), a alocação de biomassa para as folhas declinou, resultando em menores valores de RAF para ambas espécies, independentemente da condição de irradiância. Se essa tendência perdurar durante o desenvolvimento das plantas jovens, poderá haver implicações para o crescimento e para a sobrevivência na sombra, devido ao decréscimo na relação de biomassa autotrófica/biomassa heterotrófica. Esse comportamento poderia estagnar o crescimento na sombra devido ao balanço de carbono desfavorável, mesmo para *A. falcata*.

A alocação de carbono preferencialmente para raízes nas duas espécies estudadas é consistente com os resultados de outros trabalhos com espécies de Cerrado (Rizzini 1965, Franco 2002, Hoffman & Franco 2003). Entretanto, a menor biomassa radicular formada na sombra limitou a sobrevivência de *S. adstringens*, pois raízes grossas e profundas propiciam maior estoque de carboidratos e permitem alcançar água disponível nas camadas mais profundas do solo nos meses mais secos

(Hoffman & Franco 2003). Provavelmente, a sombra não limitou tanto a resistência ao déficit hídrico nas plantas jovens de *A. falcata*, pois nessa espécie houve maior acúmulo de biomassa no sistema radicular que em *S. adstringens*. Isto explica em parte porque *A. falcata* é uma das espécies mais freqüentes nos remanescentes de Cerrado do Estado de São Paulo (Durigan *et al.* 2003) e reflete seu enorme potencial na revegetação de áreas de Cerrado (mesmo nas condições sob o dossel). Nódulos radiculares foram constatados nas plantas jovens de *A. falcata* crescendo em área aberta, mas não em área sombreada. A nodulação aqui constatada e a acentuada associação micorrízica (Carneiro *et al.* 1996) podem também estar envolvidas na sobrevivência, crescimento e ampla distribuição desta espécie nos solos de baixa fertilidade do Cerrado. Não foram constatados nódulos radiculares em *S. adstringens* nos dois tratamentos.

Parâmetros das trocas gasosas

A diminuição em mais de 85% da capacidade fotossintética para as duas espécies sob o dossel florestal sugere que o sombreamento é um dos principais fatores que limitam o desenvolvimento inicial das plantas lenhosas de Cerrado. Irradiâncias menores que $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ são restritivas a assimilação de CO_2 para a maioria das 20 espécies lenhosas adultas de Cerrado, estudadas por Prado & Moraes (1997). Kanegae *et al.* (2000) estimaram para plantas jovens de *Bowdichia virgilioides* valores de A_{maxa} variando de 40-70% na fisionomia de cerradão em relação ao campo sujo.

Considerando os componentes positivos e negativos do balanço de carbono, ambas espécies mostraram importantes alterações. Características fisiológicas relacionadas às mitocôndrias (R_e e F_r) e aos cloroplastos (A_{maxa} , L_c , LSF , J e ϵ) foram alteradas procurando otimizar o uso da irradiância para assimilação de carbono (menores valores de L_c e LSF) ou o uso mais eficiente do carbono já assimilado (menores valores de R_e e F_r). Na sombra, a única maneira de evitar o conflito entre os componentes positivos e negativos do balanço de carbono foi reduzir a demanda de carbono, que significa redução nos valores de R_e , F_r e acumulação de biomassa. Com essas

alterações, a planta diminui os custos de manutenção da folha, tornando o balanço de carbono mais positivo e produzindo uma folha caracteristicamente mais simples e mais fácil de reconstruí-la ou repará-la (menores valores da MEF). Entretanto, após os 570 DAS quando as plantas ficaram sujeitas a reduzida disponibilidade de água no solo os ajustes fisiológicos e de alocação de biomassa das planta jovens de *S. adstringens* não foram suficientes para resultar em balanço de carbono viável na sombra (100% de mortalidade).

Plantas jovens de *S. adstringens* provaram não tolerar as condições de sombra do cerradão apesar de suas modificações fisiológicas e morfológicas. Sendo intolerante à sombra, *S. adstringens* pode não persistir nas fisionomias mais densas de Cerrado. Esta espécie seria capaz de explorar ambientes mais abertos tais como Cerrado *sensu stricto* ou o campo sujo. De acordo com Durigan *et al.* (2003), *S. adstringens* é uma das espécies mais freqüentes nos remanescentes de Cerrado do Estado de São Paulo, porém ocorrendo em áreas mais abertas.

O rendimento quântico aparente (α) foi relativamente insensível às distintas condições de irradiância, não resultando em distintos valores entre as espécies. De acordo com Walker (1992), não há diferenças discerníveis na inclinação inicial da curva A-FFFA (rendimento quântico) entre folhas de sol e de sombra. Assim, os valores do ponto de compensação à luz (L_c) são menores nas folhas na sombra não porque elas utilizam a irradiância com maior eficiência, mas devido à menor intensidade de respiração. Por outro lado, os menores valores da eficiência aparente de carboxilação (ϵ) nos indivíduos cultivados sob o dossel refletem as menores concentrações foliares de Rubisco e/ou menor ativação desta enzima sob o dossel florestal. Estes resultados indicam que a menor capacidade de assimilação de carbono na sombra está fortemente relacionada aos processos enzimáticos na matriz do cloroplasto e não nos pigmentos fotossintéticos do sistema antena. Os valores de ϵ (duas vezes maior na área aberta) determina as diferenças de valores de A_{maxa} entre os distintos ambientes de irradiância.

O aumento da concentração momentânea de CO_2 ampliou o ganho de carbono das duas espécies tanto sob condições de elevada irradiância quanto na sombra. Entretanto, é importante se distinguir

entre os efeitos de curto e longo prazo do aumento da concentração de CO₂ na atmosfera para se prever o comportamento das plantas frente às condições climáticas futuras.

A caracterização do crescimento e performance fotossintética de plantas jovens de Cerrado sob irradiâncias contrastantes parece proporcionar importante entendimento das condições ecológicas que determinam a regeneração natural no domínio do Cerrado, podendo aumentar a eficiência dos métodos de manejo florestal. Mais estudos são necessários com plantas jovens de Cerrado para testar os efeitos interativos da disponibilidade de CO₂ e irradiâncias contrastantes por longos períodos.

Concentração de nutrientes foliares e eficiência no uso dos nutrientes

A tendência de menor concentração de nutrientes foliares expresso em massa (g kg⁻¹) pode estar relacionada ao efeito de diluição provocado por uma maior produção de carboidratos foliares sob elevada irradiância em área aberta (Evans 1989). Por outro lado, o aumento da concentração de nutrientes nas folhas sob sombra, principalmente N, poderia ser uma resposta dos indivíduos desse tratamento, alocando proporcionalmente mais N no sistema antena (clorofila). No entanto, essa maior concentração de nutrientes foliares poderia ser feita somente em poucas unidades celulares por área foliar devido aos reduzidos valores da MEF na sombra. As maiores concentrações foliares de N e P de *A. falcata* especialmente na área aberta, provavelmente reflete a capacidade simbiótica dessa espécie com bactérias fixadora de N₂ e fungos micorrízicos.

Em contraste com a concentração de nutrientes foliares, os valores de EUNu e EPUNu foram geralmente maiores em área aberta. A diminuição da EUNu devido aos menores valores de capacidade fotossintética pode reduzir a habilidade de ambas espécies competirem sob o dossel do cerradão. Os maiores valores de EPUNu obtidos nas curvas A-CO₂ nos indivíduos na área aberta seguiu os maiores valores de ϵ . Os resultados de EUNu e EPUNu corroboram com os de Laurance *et al.* (2004). Esses autores observaram que muitas espécies do dossel da floresta amazônica estão aumentando sua dominância ou densidade em função da crescente concentração atmosférica de CO₂

nos últimos 20 anos. Entretanto, muitas espécies presentes sob o dossel estão declinando, pois elas não se beneficiam do excesso de CO₂, por estarem sob reduzida intensidade de irradiância.

Agradecimentos

Esse trabalho teve o apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, bolsa Doutorado a CCR), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq-PRONEX) e Fundo Nacional do Meio Ambiente (FNMA).

Referências Bibliográficas

- CAEMMERER, S. 2000. Biochemical models of leaf photosynthesis. *Techniques in Plant Science*. CSIRO Publishing, Collingwood.
- CARNEIRO, M.A.C., SIQUEIRA, J.O. DAVIDE, A.C., GOMES, J.L., CURI, N. & VALE, F.R. 1996. Fungo micorrízico e superfosfato no crescimento de espécies arbóreas tropicais. *Scientia Forestalis* 50:21-36.
- DURIGAN, G., DE SIQUEIRA, M.F., FRANCO, G.A.D.C., BRIDGEWATER, S. & RATTERR, J.A. 2003. The vegetation of priority areas for Cerrado conservation in São Paulo state, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 60:217–241.
- EVANS, J.R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia* 78:9-19.
- FARQUAR, G.D. & VON CAEMMERER, S. 1982. Modeling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds), *Encyclopedia of plant physiology*, pp. 549-587. New Series, Vol.12B, Springer-Verlag, Berlin.
- FRANCO, A.C. 2002. Ecophysiology of woody plants. *In* *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna* (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, eds.). Columbia University Press, Irvington, p. 178-197.

- HOFFMANN, W.A. 2000. Post-establishment seedlings success in the Brazilian Cerrado: a comparison of savanna and forest species. *Biotropica* 32:62-69.
- HOFFMANN, W.A. & FRANCO, A.C. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Tropical Ecology* 91:475-484.
- KANEGAE, M.F., BRAZ, V. DA S. & FRANCO, A.C. 2000. Efeitos da disponibilidade sazonal de água e luz na sobrevivência de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos Cerrados do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica* 23:459-468.
- KITAJIMA, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 8:419-428.
- LAURANCE, W.F., OLIVEIRA, A.A., LAURANCE, S.G., CONDIT, R., NASCIMENTO, H.E.M., SANCHEZ-THORIN, A.C., LOVEJOY, T.E., ANDRADE, A., D'ANGELO, S., RIBEIRO, J.E. & DICK, C.W. 2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature* 428:171 – 175.
- OLIVEIRA FILHO, A.T., SHEPHERD, G.J., MARTINS, F.R. & STUBBIEBINE, W.H. 1989. Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in area of Cerrado of central Brazil. *Journal of tropical Ecology* 5:413-431.
- PRADO C.H.B.A. & MORAES J.A.P.V. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33:103-112.
- RAY, G.J. & BROWN, B.J. 1995. Restoring Caribbean dry forests: Evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology* 3:86–94.
- RIZZINI, C.T. 1965. Experimental studies on seedling development of Cerrado woody plants. *Annals of Missouri Botanical Garden* 52:410-426.
- SHARKEY, T.D. 1988. Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiologia Plantarum* 73:147-152.

- SILVA, A.C. 1994. Caracterização de três fisionomias do Cerrado na fazenda Canchin – São Carlos – SP. Tese de doutorado, UFSCar, São Carlos, São Paulo.
- SILVA, F.C. 1999. Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes. EMBRAPA.
- SPRENT, J.I. 1995. Legume trees and shrubs in the tropics: N₂ fixation in perspective. *Soil Biology and Biochemistry* 27:401-407.
- WALQUER, D. 1992. Tansley review n^o 36 Excited leaves. *New Phytologist* 121:325-345.

Tabelas

Tabela 1. Média \pm desvio padrão dos valores máximos de fotossíntese expressa em área ($A_{\max a}$) e em massa ($A_{\max m}$), ponto de compensação à luz (L_c), luz que satura a fotossíntese líquida (LSF), rendimento quântico aparente (α), respiração no escuro (Re), fotorrespiração (F_r), taxa de transporte de elétrons (J), fotossíntese máxima expressa em área em função da concentração saturante de CO_2 (A_{pot}) e eficiência aparente de carboxilação (ε) em folíolos totalmente expandidos de *Anadenanthera falcata* e *Stryphnodendron adstringens* cultivados em área aberta (sol) e em área sombreada (sombra) aos 240, 360 e 570 dias após a semeadura (DAS).

Parâmetros aos 240, 360 e 570 DAS (n=3)	<i>A. falcata</i>		<i>S. adstringens</i>	
	Sol	Sombra	Sol	Sombra
$A_{\max a}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	13,1 \pm 1,7	6,8 \pm 0,3	12,9 \pm 0,8	6,9 \pm 0,4
$A_{\max m}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$)	164,4 \pm 13,1	203,2 \pm 62,2	99,9 \pm 5,8	133,1 \pm 10,7
L_c ($\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	38,2 \pm 7,6	13,7 \pm 4,0	40,5 \pm 13,9	15,9 \pm 3,2
LSF ($\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	1249 \pm 248	619 \pm 78	1574 \pm 72	783 \pm 114
α ($\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0,024 \pm 0,01	0,026 \pm 0,006	0,021 \pm 0,01	0,022 \pm 0,004
Re ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0,99 \pm 0,13	0,36 \pm 0,13	0,81 \pm 0,02	0,34 \pm 0,07
F_r ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	3,8 \pm 0,45	1,9 \pm 0,4	3,7 \pm 0,42	1,8 \pm 0,55
J ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	102 \pm 26,9	51 \pm 13,5	99 \pm 19,8	51 \pm 5,8
A_{pot} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	24,2 \pm 2,5	12,8 \pm 1,1	23,4 \pm 0,4	11,1 \pm 1,0
ε ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0,077 \pm 0,02	0,029 \pm 0,01	0,086 \pm 0,07	0,038 \pm 0,01

Tabela 2. Valores médios \pm desvio padrão da concentração de nutrientes foliares (N, g kg⁻¹), eficiência do uso dos nutrientes foliares (EUN, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ nutriente s}^{-1}$) sob condições normais de CO₂ e eficiência potencial do uso dos nutrientes sob concentrações saturantes de CO₂ (EPUN, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ nutriente s}^{-1}$) de folíolos totalmente expandidos de *Anadenanthera falcata* e *Stryphnodendron adstringens* cultivadas em área aberta (sol) e sombreada (sombra) aos 240, 360 e 570 dias após a semeadura (DAS). Valores médios seguidos pela mesma letra para cada nutriente, EUN e EPUN de cada espécie entre as condições de irradiância não diferem entre si a 5% de probabilidade pelo teste t de Student.

Eficiência do uso dos nutrientes aos 240, 360, e 570 DAS (n=6)	<i>A. falcata</i>		<i>S. adstringens</i>	
	Sol	Sombra	Sol	Sombra
N (g kg ⁻¹)	22,4 \pm 1,4 a	29,3 \pm 2,7 b	15,6 \pm 1,0 a	26,3 \pm 2,3 b
EUN	7,3 \pm 0,5 a	6,9 \pm 0,7 a	6,4 \pm 0,4 a	5,1 \pm 0,5 a
EPUN	13,4 \pm 3,8 a	12,8 \pm 4,6 a	11,7 \pm 4,3 a	7,9 \pm 3,4 b
P (g kg ⁻¹)	1,4 \pm 0,4 a	1,4 \pm 0,5 a	0,7 \pm 0,1 a	0,9 \pm 0,2 a
EUP	126,6 \pm 32,8 a	159,9 \pm 57,9 b	136,8 \pm 9,2 a	135,2 \pm 29,5 a
EPUP	242 \pm 59,6 a	256 \pm 48,5 a	260 \pm 62,3 a	222 \pm 58,8 a
K (g kg ⁻¹)	6,8 \pm 1,1 a	9,3 \pm 2,2 a	2,8 \pm 0,7 a	7,1 \pm 2,1 b
EUK	27,7 \pm 10,0 a	25,0 \pm 7,9 a	36,8 \pm 7,9 a	20,2 \pm 6,2 b
EPUK	47,5 \pm 6,4 a	42,7 \pm 9,7 a	63,2 \pm 12,4 a	30 \pm 7,1 b
Ca (g kg ⁻¹)	10,6 \pm 3,8 a	19,1 \pm 9,1 b	10,3 \pm 4,2 a	6,7 \pm 2,0 b
EUCa	17,3 \pm 6,2 a	12,9 \pm 6,0 a	11,0 \pm 3,9 a	21,6 \pm 7,0 b
EPUCa	28,8 \pm 8,6 a	20 \pm 6,6 b	18 \pm 5,9 a	31,7 \pm 7,3 b
Mg (g kg ⁻¹)	1,7 \pm 0,7 a	2,5 \pm 0,6 b	1,4 \pm 0,9 a	2,2 \pm 0,6 b
EUMg	149,9 \pm 66,7 a	83,7 \pm 20,7 b	72,6 \pm 30,4 a	64,2 \pm 19,9 a
EPUMg	220 \pm 61,5 a	142,2 \pm 37,8 b	106,4 \pm 32,2 a	92,5 \pm 28,9 a

Legendas das Figuras

Figura 1 - Curso diário do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA, $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) nos locais onde as plantas jovens de *Anadenanthera falcata* e *Stryphnodendron adstringens* foram cultivadas. Valores médios (símbolos) \pm desvio padrão (linhas verticais) nos anos de 2001 e 2002 em área aberta (símbolos abertos, \square e \circ) e em sub-bosque (símbolos cheios \blacksquare e \bullet) na época seca (julho, círculos) e na época chuvosa (novembro, quadrados).

Figura 2 – Valores médios (colunas) e desvio padrão (linhas acima das colunas) obtidos em espécies lenhosas jovens de *Anadenanthera falcata* e *Stryphnodendron adstringens* cultivadas em área aberta (colunas claras) e na sombra (colunas escuras) aos 240, 360 e 570 dias após a semeadura (DAS). (a) massa seca total, altura, diâmetro e razão raiz/parte aérea; (b) área foliar total, massa específica foliar (MEF), razão da área foliar (RAF) e número de folíolos. Valores médios seguidos pela mesma letra para cada variável na mesma idade (DAS) entre as condições de irradiância não diferem entre si a 5% de probabilidade pelo teste de t de Student. $n = 10$

Figura 3 - (a) Capacidade fotossintética expressa em área (A_{maxa} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e em massa (A_{maxm} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA, $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). (b) Capacidade fotossintética expressa em área e em função da concentração externa (CO_2) e concentração sub-estomática de CO_2 (C_i). Estes valores foram obtidos em folíolos completamente expandidos de *Anadenanthera falcata* e *Stryphnodendron adstringens* cultivadas em área aberta (símbolos abertos) e em sombra (símbolos cheios) aos 240, 360 e 570 dias após a semeadura (DAS).

Figura 1

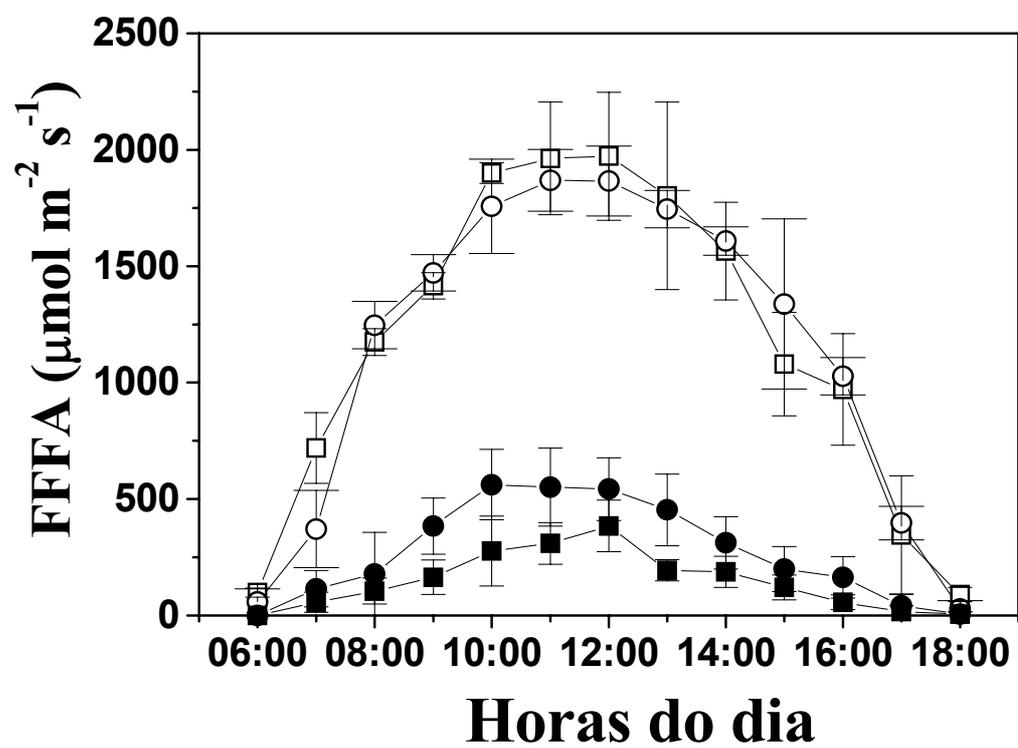


Figura 2

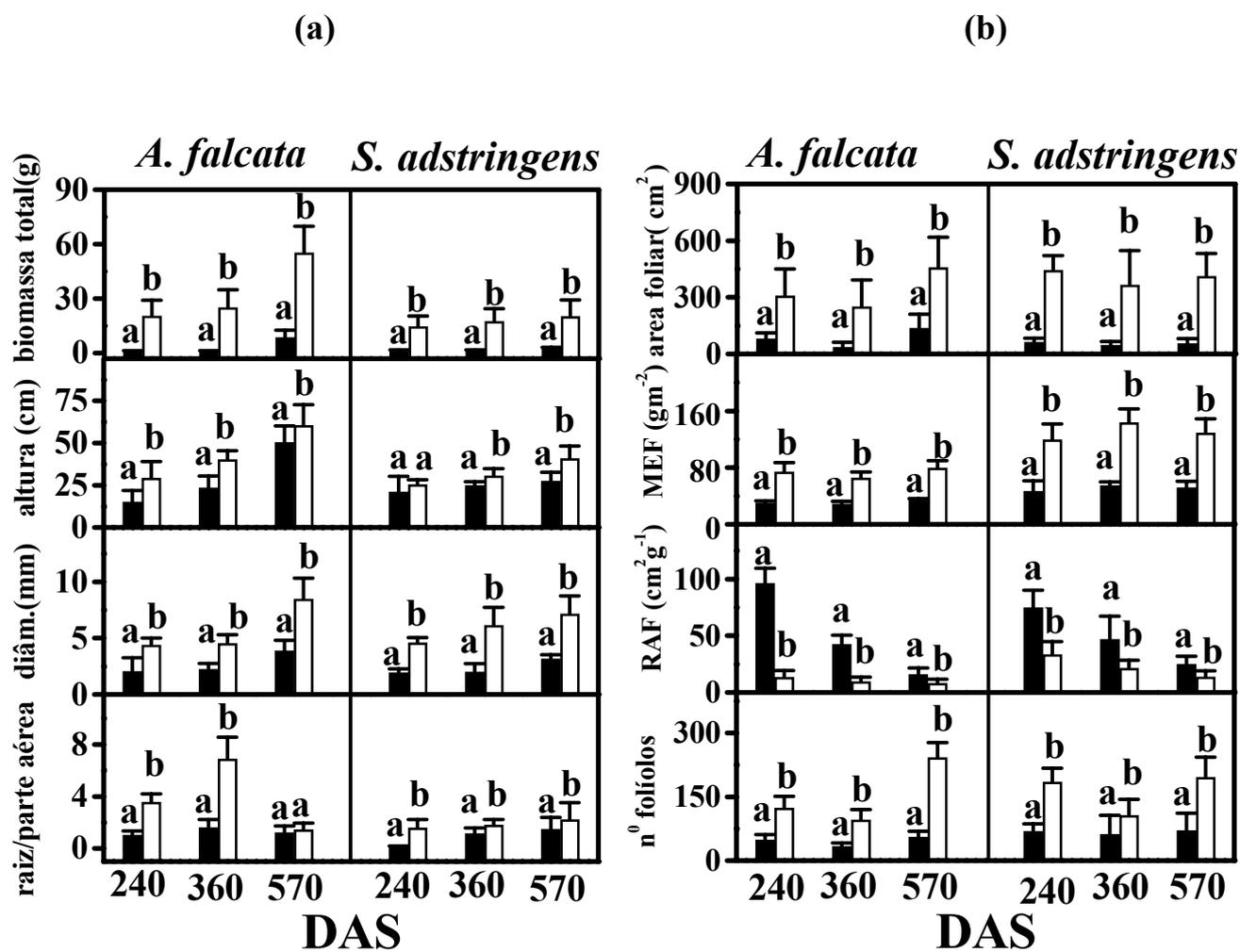
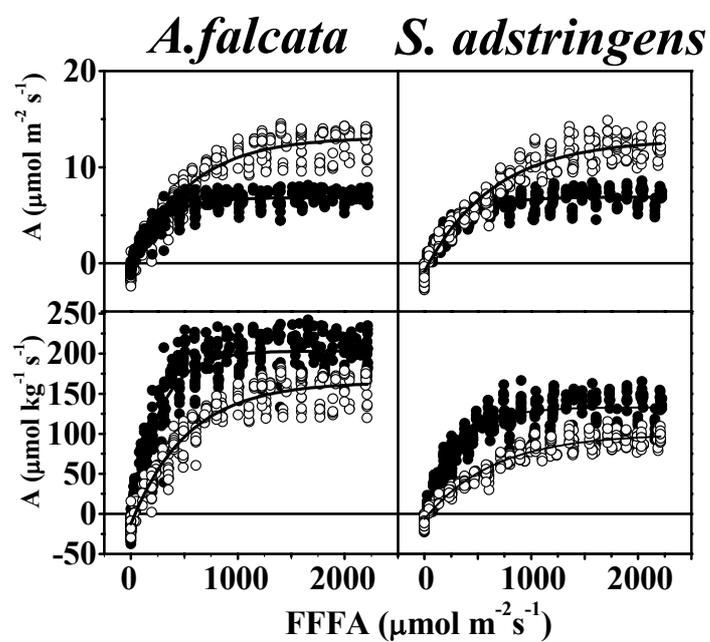
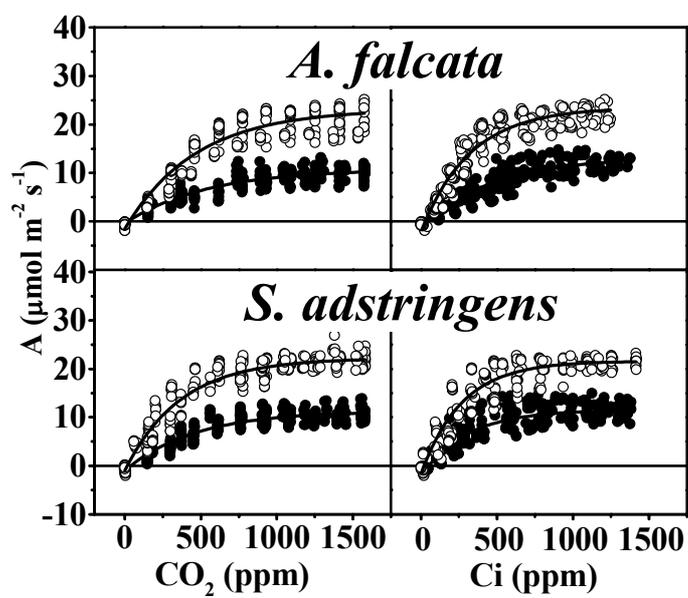


Figura 3

(a)



(b)



Estabelecimento de *Vochysia tucanorum* (C.K. Spreng.)

Mart. (Vochysiaceae) em área aberta e sombreada

ABSTRACT – (The establishment of *Vochysia tucanorum* (C.K. Spreng.) Mart. (Vochysiaceae) in shaded and open areas). Long term responses such as early growth, survival rate, and leaf nutrients and chlorophyll content were determined in order to evaluate the performance of one-year-old *Vochysia tucanorum* growing in shaded or open sites. The leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence were measured during daily courses in wet and dry seasons to point out short-term responses of carbon and water balances. The shade condition imposed significant negative effects on the survival rate and growth. Only the largest specific leaf area and chlorophyll content mean values were brought about in young plants growing in shade. In dry season, stomatal conductance (g_s) and net photosynthesis (A) decreased in both sunny and shaded young plants, but the decline in leaf water potential (Ψ) and carbon gain were greater in shaded than in sunny individuals. Potential photochemical efficiency (F_v/F_m) was higher in shaded than in sunny plants during the wet period, but differences almost disappeared during the dry season. The changes in Ψ and g_s indicated that despite the reduced irradiance, the shaded young plants experienced a more intense drought stress at dry season. Larger root system presented by sunny individuals allowed them to explore larger soil volume. Therefore, the dry period can be more critical in dimness for woody young plant in Brazilian savanna, strongly limiting both carbon and water balances.

Key words: biomass, chlorophyll fluorescence, irradiance, net photosynthesis, root size, survival.

RESUMO - (Estabelecimento de *Vochysia tucanorum* (C.K. Spreng.) Mart. (Vochysiaceae) em área sombreada e aberta). Respostas de longo prazo tais como o desenvolvimento inicial, a taxa de sobrevivência, a concentração de nutrientes foliares e o conteúdo de clorofila foram determinados para avaliar a performance de indivíduos jovens de *Vochysia tucanorum* crescendo sob sombra ou em área aberta. As trocas gasosas foliares e a fluorescência da clorofila foram determinadas durante os cursos diários nas estações seca e chuvosa para se obter respostas imediatas do balanço hídrico e de carbono. Sob sombra ocorreu um efeito negativo e significativo na taxa de sobrevivência e crescimento. Somente a maior área foliar específica e o maior conteúdo de clorofila ocorreram sob sombra. No período seco, a condutância estomática (g_s) e a fotossíntese líquida (A) diminuíram tanto para os indivíduos jovens sob irradiância total ou sombreada. A redução no potencial hídrico foliar (Ψ) e o ganho de carbono foram mais fortemente reduzidos na estação seca sob sombra que em área aberta. A eficiência fotoquímica potencial (F_v/F_m) foi superior em plantas sob sombra que em área aberta durante a estação chuvosa, mas as diferenças praticamente desapareceram durante a estação seca. As alterações nos valores de Ψ e g_s indicam que apesar da menor irradiância, os indivíduos jovens sombreados experimentam maior restrição hídrica durante o período seco. O maior comprimento radicular dos indivíduos em área aberta permitiu explorar maior volume de solo. Portanto, a estação seca pode ser mais crítica para espécies jovens lenhosas de Cerrado sob sombra, limitando fortemente o balanço hídrico e de carbono.

Palavras chave: biomassa, comprimento radicular, fluorescência da clorofila, irradiância, sobrevivência, taxa fotossintética líquida.

Introdução

Tal como outras savanas tropicais, um mosaico de fisionomias forma o Cerrado, onde a predominância e o tamanho dos elementos lenhosos apresenta ampla variação. Além do padrão de irradiância, a disponibilidade de água deve ser alterada de uma área aberta de Cerrado, onde predomina o estrato herbáceo com sistemas radiculares superficiais, para uma área em que a vegetação lenhosa apresenta uma maior densidade (cerradão) e forma sistemas radiculares tanto superficiais quanto profundos (Naves-Barbiero *et al.* 2000, Scholz *et al.* 2002).

Portanto, plantas jovens que se desenvolvem sob o dossel de um cerradão podem experimentar além da limitação da irradiância, um estresse hídrico adicional em função da variação sazonal hídrica anual e da competição por água com espécies lenhosas adultas. A proteção contra elevada irradiância durante a estação seca é seguida por uma menor produtividade em função da reduzida disponibilidade de energia para assimilação mesmo quando a água é abundante. Por outro lado, plantas jovens tropicais desenvolvendo-se em área aberta podem ser fotoinibidas (Franco 2002). Fotoinibição em plantas de Cerrado podem ser mais severas se elevados valores de irradiância ocorrerem combinados com o déficit hídrico do período seco (Lemos-Filho 2000, Mattos *et al.* 2002).

Em um dos poucos trabalhos com plantas lenhosas jovens de Cerrado desenvolvendo-se em contrastantes irradiâncias, Hoffmann & Franco (2003) constataram que o sombreamento, além de restringir o acúmulo de biomassa provocou uma acentuada diminuição na alocação de matéria seca para as raízes de nove espécies de Cerrado. Portanto, o sombreamento pode diminuir a resistência dessas espécies a estresses hídricos sazonais ou a veranicos devido às limitações na exploração por água no solo e armazenamento de carboidratos no sistema radicular.

Quando o acesso à água é fortemente limitante durante o período seco do ano, o sombreamento deve limitar severamente a sobrevivência das plantas jovens em relação às áreas abertas. Para testar esse postulado avaliou-se o desempenho de plantas jovens de *V. tucanorum*, crescendo em área

aberta e em área sombreada durante as estações seca e chuvosa do ano. Respostas de longo prazo tais como o crescimento, a taxa de sobrevivência, a concentração de nutrientes foliares e o conteúdo de clorofila foram determinados em indivíduos jovens de *V. tucanorum* crescendo sob sombra e em área aberta. As trocas gasosas foliares e a fluorescência da clorofila foram determinadas durante os cursos diários nas estações seca e chuvosa para se obter respostas imediatas do balanço hídrico e de carbono. As respostas de longo prazo revelam as tendências das alterações fisiológicas durante o crescimento sob irradiâncias contrastantes e as de curto prazo (no curso do dia) as respostas imediatas sob condições de irradiância e hídricas contrastantes. O sucesso no estabelecimento da planta jovem nas diferentes fisionomias do Cerrado deve estar relacionado tanto à sua capacidade de adaptação sob irradiâncias contrastantes como na superação do estresse hídrico sazonal.

Materiais e métodos

Espécie estudada, área de estudo, irradiância, dados meteorológicos e características do solo

Vochysia tucanorum (C.K. Spreng.) Mart. (Vochysiaceae) é uma das espécies com maior distribuição nas áreas de preservação de Cerrado do Estado de São Paulo, ocorrendo em 50% ou mais de todas as áreas já estudadas (Durigan *et al.* 2003). Essa espécie acumuladora de alumínio (Haridasan 1982) ocorre também em formações florestais fora do Cerrado (Castro *et al.* 1999).

As plantas jovens de *V. tucanorum* foram adquiridas em viveiro (viveiro Camará Mudanças Florestais, Ibaté, SP) com quatro meses de idade ou 120 DAS (dias após a semeadura), em recipientes plásticos próprios para mudas com capacidade de armazenamento de 1L de solo. Em janeiro de 2003, as plantas jovens foram transplantadas diretamente no solo em área aberta de 50 m², sem sombreamento, no Jardim Experimental do Departamento de Botânica da Universidade Federal de São Carlos e sob o dossel de um fragmento florestal (composto por muitas espécies adultas de cerradão) ao lado do mesmo Jardim Experimental. A Universidade Federal de São Carlos está localizada na cidade de São Carlos (21°58' e 22°00' S - 47°51' e 47°52' W) Estado de São Paulo,

Brasil. Nos dias claros, as plantas jovens sombreadas receberam aproximadamente 11 e 5% da irradiância incidente na área aberta nas estações seca e chuvosa, respectivamente. Sob o dossel florestal, a penetração da irradiância durante o período seco aumentou em 100% em relação ao período chuvoso devido à queda das folhas das árvores. O curso diário da irradiância na área sombreada do fragmento florestal é equivalente à de uma área sob a copa das árvores de um cerrado (Kanegae *et al.* 2000, Prado *et al.* 2005). O clima regional é sazonal, com inverno seco (entre junho e setembro) seguido por um verão chuvoso. Os dados meteorológicos foram coletados na estação meteorológica n^o. 83726, do Instituto Nacional de Meteorologia localizada a 1km de distância da área de estudo. As características químicas do solo de Cerrado onde as plantas jovens foram transplantadas e se desenvolveram por 12 meses (480 DAS) foi determinada no laboratório de fertilidade do solo da faculdade de ciências agrárias e veterinárias de Jaboticabal (SP) da Universidade do Estado de São Paulo (UNESP) e são mostradas na Tabela 1.

Tab 1

Determinação da mortalidade e da biometria

Em cada condição de irradiância, foram transplantadas diretamente no solo 30 plantas jovens de *V. tucanorum*. A mortalidade das plantas jovens foi determinada por 12 meses durante o ano de 2003.

A contagem das plantas jovens mortas foi realizada mensalmente.

Após 12 meses do transplante realizou-se uma amostragem e oito indivíduos foram utilizados em cada tratamento (Poorter & Garnier 1996) para as determinações biométricas. A altura total (cm) foi determinada com régua graduada em milímetros desde o solo até a inserção da última folha e o diâmetro do caule da planta (mm) com um paquímetro digital (Mitutoyo Inc., Japão) 20mm distante do solo. O comprimento da raiz (cm) foi obtido por meio de uma régua graduada em milímetros logo após a separação da raiz do solo, por escavação, como descrito a seguir. Um buraco ao lado de cada indivíduo foi feito para facilitar a exposição radicular e com um jato de água trabalhando a baixa intensidade separou-se cuidadosamente o sistema radicular do solo.

Anteriormente a coleta dos oito indivíduos, para se determinar o comprimento da raiz, todos os folíolos foram retirados das plantas nos dois tratamentos. Os folíolos tiveram suas imagens reproduzidas por um digitalizador para que as medidas de área foliar (cm^2) pudessem ser calculadas por meio do programa Pro-Image versão 4,0 para windows, American Media Cybernetics, Silverspring, Maryland, USA. Para obtenção da área foliar específica (AFE), foram retirados discos foliares de 5,0mm de diâmetro (1 disco por folíolo) num total de 32 discos distribuídos em oito indivíduos em cada tratamento. Os discos foliares foram secos em estufa a 80°C durante 48 horas e pesados em balança analítica digital Mettler, modelo AE260 (Mettler Instrument AG, Greifense, Switzerland). O valor médio da AFE foi obtido após a divisão da área do disco foliar pela massa seca de cada disco.

Determinação do índice de conteúdo de clorofila total

O índice de conteúdo de clorofila total (CCI) foi obtido por meio do equipamento Chlorophyll Content Meter, modelo CCM-200 (Opti-Sciense, USA). Esse equipamento estima a quantidade de clorofila em amostras circulares ($3/8$ polegadas de diâmetro) de folhas intactas através do índice discriminado CCI. As leituras do CCM-200 são baseadas na quantidade de luz transmitida pela folha após a incidência de dois comprimentos de onda. Um comprimento de onda é absorvido pelas clorofilas e outro pelos carboidratos estruturais. Em dezembro de 2003, quando as plantas jovens já estavam com 12 meses após o transplante definitivo no solo (480 DAS), foram determinados os valores de CCI em dois pontos por folíolo em quatro folíolos de cada uma das oito plantas jovens resultando em um total de 64 medidas de CCI em cada condição de irradiância.

Concentração de nutrientes foliares

As mesmas folhas coletadas para determinação da área foliar foram utilizadas para a determinação da concentração dos macronutrientes (N, P, K, Ca, Mg) e micronutrientes (B, Cu, Fe, Mn, Zn, AL) em cada tratamento, perfazendo um total de quatro sub amostras por tratamento e enviadas para

análise em dezembro de 2003. Amostras contendo 5g de folhas secas de oito diferentes indivíduos em cada condição de irradiância foram usadas para a determinação dos nutrientes foliares por meio dos métodos descritos em Silva (1999). A concentração de N foi determinada por titulação (Kjeldahl) após digestão por ácido sulfúrico. O método colorimétrico foi usado para determinação do P após digestão por ácido nítrico-perclórico. A concentração de K foi determinada por espectrometria de chama, e a espectrofotometria de absorção atômica foi usada para determinações de Ca, Mg, Alumínio e demais micronutrientes (B, Cu, Fe, Mn, Zn). Estas medidas foram efetuadas no laboratório de análises de solos da Universidade do Estado de Minas Gerais (Fundação de Ensino Superior de Passos), MG, Brasil.

Medidas do curso diário do potencial hídrico foliar (Ψ_f), trocas gasosas e fluorescência da clorofila. Cinco plantas jovens de cada tratamento foram selecionadas para as determinações dos cursos diários. Dois folíolos completamente desenvolvidos de cada uma das cinco plantas selecionadas (total de 10 folíolos) foram utilizados em cada período em cada tratamento para a obtenção da média \pm desvio padrão dos valores de Ψ_f , fotossíntese líquida (A), transpiração (E), condutância estomática (gs) e razão da fluorescência máxima (Fm) pela variável (Fv) da clorofila (Fv/Fm) como estimativa da eficiência potencial do fotossistema II (Mattos *et al.* 2002). As medidas foram feitas em dias com céu aberto, na estação seca (08/08/2003) e na estação chuvosa (05/12/2003) em ambos tratamentos.

Os valores do potencial hídrico foliar (Ψ_f , MPa), foram determinados por meio de uma câmara de pressão tipo Scholander (modelo 3005, Soil Moisture Equipment Corp., Santa Barbara, CA, USA). As medidas do Ψ_f e das trocas gasosas foram determinadas sob condições naturais. Para determinação dos parâmetros das trocas gasosas, tais como, fotossíntese líquida (A), condutância estomática (gs) e transpiração (E), foi usado um analisador portátil de gás por infravermelho (IRGA) da firma Inglesa Analytical Development Company (ADC, Hoddesdon, UK) modelo LCA-4, conectado a uma câmara foliar PLCN-4 (ADC). A irradiância incidente na área aberta e sob o

dossel florestal foi determinada por meio do sensor de FFFA acoplado na parte superior da câmara PLC-N. A temperatura da câmara durante os cursos diários foi mantida igual à temperatura do ar (verificação da temperatura do ar por meio de um termômetro regular de mercúrio mantido a sombra) pelo sistema Peltier (ADC) na PLCN-4. A eficiência do uso da água (EUA) foi calculada pela divisão dos valores de A por E ($A/E - \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Imediatamente após as medidas das trocas gasosas, a emissão da fluorescência foi avaliada nos folíolos completamente expandidos com um fluorômetro portátil, modelo PAM 2000 (Heinz-Walz, Effeltrich, Alemanha) acoplado ao PC palmtop HP, modelo 200cx (HP, Corvallis, USA). Os folíolos utilizados foram escolhidos seguindo o mesmo critério adotado nas trocas gasosas, sendo os folíolos previamente adaptados à obscuridade durante 15 minutos. A pré-adaptação ao escuro foi obtida com cliques metálicos que bloquearam a penetração de irradiância. Cada folíolo foi exposto à saturação por pulso de luz de alta intensidade ($2.250 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) por cinco segundos para a determinação da razão F_v/F_m .

Valores integrados do fluxo de f\u00f3tons fotossinteticamente ativos (FFFA), temperatura da folha (T_{folha}), trocas gasosas (A, E, e gs) e potencial h\u00eddrico foliar (Ψ_f)

Os valores integrados da fotoss\u00edntese líquida (IA) durante o curso di\u00e1rio foram obtidos como descrito por Prado *et al.* (2001).

$$IA = \int f(x) \cdot d(x) \quad (\text{IV})$$

em que:

IA = valor integrado da fotoss\u00edntese líquida ($\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

x = intervalo de tempo durante o curso do di\u00e1rio

f(x) = taxa de fotoss\u00edntese ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

d(x) = derivada do intervalo de tempo (s)

Os valores do FFFA, T_{folha} , g_s , E, EUA e Ψ_f no curso diário (dia^{-1}) foram calculados por meio da equação IV substituindo a variável A (fotossíntese líquida) pelos parâmetros correspondentes: FFFA ($\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$), IT_{folha} ($^{\circ}\text{C } 10^4 \text{ dia}^{-1}$), I_{g_s} ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$), IE ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$), IEUA ($\text{mol mol}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) ou Ψ_f ($\text{MPa } 10^3 \text{ dia}^{-1}$).

An\u00e1lise dos dados

Os valores da altura, di\u00e2metro do caule, \u00e1rea foliar total por planta, n\u00famero de fol\u00edolos, comprimento da raiz, \u00e1rea foliar espec\u00edfica (AFE), \u00edndice de clorofila foliar total e concentra\u00e7\u00e3o de nutrientes foliares aos 12 meses (480 DAS) foram primeiramente testados para a verifica\u00e7\u00e3o de uma distribui\u00e7\u00e3o normal atrav\u00e9s do programa GraphPad InSTAT, vers\u00e3o 3,0 (GraphPad software, San Diego, USA). Ap\u00f3s a confirma\u00e7\u00e3o da distribui\u00e7\u00e3o normal desses conjuntos de dados os valores m\u00e9dios nos distintos tratamentos foram comparados por meio do teste t de Student ao n\u00edvel de 5% de probabilidade utilizando o mesmo programa GraphPad InSTAT citado anteriormente.

Resultados

Dados meteorol\u00f3gicos

Os valores do curso di\u00e1rio do potencial h\u00eddrico foliar, trocas gasosas e fluoresc\u00eancia da clorofila determinados em 08/08/2003 foram obtidos sob reduzida precipita\u00e7\u00e3o (somente 2,6 e 12,0mm nos meses de julho e agosto, respectivamente) ocasionando possivelmente varia\u00e7\u00e3o sazonal de \u00e1gua no perfil do solo (Figura 1). A partir do m\u00eas de novembro, o qual apresentou precipita\u00e7\u00e3o mensal total igual a 195mm (segunda maior do ano) provavelmente houve recupera\u00e7\u00e3o do estado h\u00eddrico do perfil do solo durante o segundo curso di\u00e1rio em 05/12/2003. Veranicos n\u00e3o ocorreram neste estudo durante a esta\u00e7\u00e3o chuvosa (janeiro a mar\u00e7o de 2003). Durante a esta\u00e7\u00e3o seca, registraram-se tamb\u00e9m os menores valores de temperatura.

Fig 1

Sobrevivência, crescimento e índice de conteúdo de clorofila total

V. tucanorum apresentou sobrevivência de 90% em área aberta, enquanto sob sombra a mortalidade foi acima de 70% das plantas jovens (Figura 2). A mortalidade que foi monitorada durante os 12 meses de 2003, ocorreu quase que exclusivamente durante a estação seca sob sombra (Figura 2). O maior número de folíolos em área aberta foi responsável pela maior área foliar total por planta nesta condição de irradiância ao final dos 12 meses após o transplante (Tabela 2). Os maiores valores (média \pm SD) do comprimento radicular, diâmetro do caule e altura também foram obtidos em área aberta (Tabela 2). A maior área específica foliar (AFE), e o índice de conteúdo de clorofila foliar total ($P < 0,05$) ocorreram para as plantas jovens crescendo na sombra (Tabela 2).

Fig 2

Solo e conteúdo de nutrientes foliares

O solo da área aberta apresentou-se predominantemente ácido (Tabela 1). No solo sob o dossel florestal a acidez foi provocada principalmente por íons H^+ e a quantidade de matéria orgânica (MO) foi 100% maior que na área aberta. Na sombra a menor soma de bases (SB) e a capacidade de troca de cátions (CTC) indicou que a MO foi a principal responsável pelas cargas negativas do solo. A concentração de fósforo, potássio, cálcio e magnésio foram reduzidos em ambos os solos, o que refletiu na baixa concentração de nutrientes foliares das plantas jovens nos dois ambientes de irradiância. Os valores de $pH < 5,0$ provocaram elevada disponibilidade de Al no solo e alta concentração de Al nas folhas, principalmente na sombra (7.396 mg kg^{-1} , Tabela 3). O acúmulo de mais de 1.000 mg kg^{-1} de Al nos dois tratamentos confirma a característica acumuladora de alumínio dessa espécie.

Tab 2

A concentração dos nutrientes foliares P, K, Ca, B, Zn, Cu e Al expresso em massa foi semelhante nos dois tratamentos (Tabela 3). Somente as concentrações de N e Mg (macronutrientes) e Fe e Mn (micronutrientes) foram estatisticamente maiores sob o dossel florestal (Tabela 3). Quanto à relação

entre nutrientes, especificamente nitrogênio e fósforo, na sombra a relação N:P foi em torno de 16 enquanto em área aberta o valor da relação aumentou para 25.

Tab 3

Curso diário do potencial hídrico foliar, trocas gasosas entre a folha e a atmosfera e fluorescência da clorofila

Quando a precipitação diminuiu ao longo da estação seca, a penetração da irradiância no interior do dossel aumentou devido à abscisão das folhas das árvores adultas (Figura 3). Os valores integrados do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (IFFFA, mol fótons $m^{-2} \text{ dia}^{-1}$) obtidos sob sombra, mostraram um aumento de 276% dos valores do FFFA no período seco em relação ao chuvoso (Tabela 4). A temperatura da folha foi menor na sombra em ambas estações do ano (Figura 3). Nas primeiras determinações pela manhã, os valores do Ψ_f nos dois tratamentos permaneceram entre -0,2 e -0,4 MPa na estação chuvosa e entre -0,6 to -0,8 MPa na estação seca.

O valor mais reduzido do Ψ_f ($-1,9 \pm 0,33$ MPa) ocorreu para as plantas desenvolvendo-se na sombra durante a estação seca (Figura 3). Os valores de $I\Psi_f$ ($\text{MPa } 10^3 \text{ dia}^{-1}$) na sombra durante a estação seca representaram uma redução de 15% em relação a área aberta (Tabela 4). A maior assimilação no curso do dia ocorreu na área aberta em relação à sombra devido a maior disponibilidade de irradiância, e dos maiores valores da fotossíntese líquida. Durante as estações seca e chuvosa os valores máximos de A foram encontrados nas primeiras horas da manhã em área aberta enquanto os maiores valores de A sob sombra ocorreram ao meio dia quando as folhas das plantas jovens foram expostas às maiores intensidades de irradiância (principalmente na estação chuvosa, Figura 3). Durante a estação chuvosa os valores de A ao meio dia foram os mais reduzidos em área aberta. Apesar da ocorrência de maiores valores do FFFA durante o período seco em relação ao período chuvoso os valores de A diminuíram durante a seca, tanto na área aberta como na sombra, obtendo-se os menores valores integrados na sombra ($39 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$). A condição de sombra foi a

responsável por uma redução de 770 e 2.300% nos valores de IA em relação a área aberta durante as estações seca e chuvosa, respectivamente (Tabela 4).

Tab. 4

Os menores valores de condutância estomática (gs) e transpiração (E) ocorreram sob sombra (Figura 3). Durante o período de reduzida disponibilidade hídrica, as folhas sob sombra apresentaram os menores valores diários de Igs e de IE. O menor valor diário do IEUA ($50,3 \text{ mol mol}^{-1} \text{ CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) foi obtido sob o dossel florestal durante a estação seca (diminuição de 113% em relação ao período chuvoso) e o maior valor do IEUA foi obtido em área aberta e também durante a estação seca ($107,3 \text{ mol mol}^{-1} \text{ CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$, Tabela 4).

Na estação chuvosa, os valores médios da eficiência fotoquímica (Fv/Fm) potencial foram maiores na sombra (0,83) que na área aberta (0,79). No período seco os valores médios inverteram-se (semelhantemente aos valores de Ψ_f) e ficaram por volta de 0,76 na área aberta e 0,73 na sombra (Figura 3).

Discussão

Sobrevivência, crescimento, índice de conteúdo de clorofila total e conteúdo de nutrientes foliares. Apesar do sombreamento restringir o crescimento de plantas jovens de Cerrado (Franco 2002, Ronquim *et al.* 2003), relativamente poucos estudos (Hoffmann 1996, Nardoto *et al.* 1998, Kanegae *et al.* 2000) têm verificado se espécies lenhosas jovens de Cerrado transplantadas sob sombra e em área aberta diferem quanto à mortalidade durante os períodos seco e chuvoso. Em florestas semidecíduas, que apresentam penetração de irradiância na cobertura florestal semelhante ao cerradão, a mortalidade de plantas jovens também ocorreu principalmente em função do estresse hídrico durante a estação seca (Lugo *et al.* 1978, Khurana & Singh 2001). Para plantas jovens de diferentes espécies de Cerrado, que foram semeadas ou transplantadas ainda com cotilédones, a

reduzida disponibilidade hídrica da estação seca não foi um importante fator de mortalidade na sombra (Hoffmann 1996, Nardoto *et al.* 1998, Kanegae *et al.* 2000); nesse caso, a mortalidade ocorreu mais freqüentemente no período chuvoso devido aos veranicos. Tanto nas estações seca quanto chuvosa a maior mortalidade de espécies jovens de Cerrado na sombra parece estar relacionada à intensidade do estresse hídrico enfrentado.

O estabelecimento de plantas jovens de Cerrado depende da habilidade de construir sistemas radiculares capazes de atingir em curto período as camadas mais profundas de solo (Franco 2002).

O maior comprimento radicular apresentado por plantas jovens desenvolvendo-se em área aberta permitiu explorar maior volume de solo para suportar o estresse hídrico na estação seca.

A menor área foliar formada sob sombra e a menor assimilação de carbono por área de folha nesta condição de irradiância teve como consequência menores valores de altura e diâmetro do caule. A maior área foliar específica (AFE) e maiores valores do índice de conteúdo de clorofila foliar sob sombra foram modificações visando maior absorção da irradiância e assimilação de carbono. Respostas semelhantes da AFE de plantas jovens lenhosas de Cerrado sob sombra foram obtidas por Hoffmann & Franco (2003) e para o conteúdo de clorofila em diversas plantas jovens de florestas secas por Khurana & Singh (2001). Entretanto, estas alterações não foram suficientes para resultar em um balanço de carbono mais favorável na sombra e no longo prazo, a menor irradiância incidente no interior do dossel florestal afetou o crescimento das plantas jovens em relação à área aberta.

O maior índice de conteúdo de clorofila total na folha sob sombra relacionou-se positivamente com a maior concentração de N e Mg foliar das plantas jovens desenvolvendo-se sob o dossel florestal. Essa correlação é atribuída, principalmente, ao fato de que 50 a 70% do N total das folhas serem integrantes de enzimas que estão associadas aos cloroplastos (Evans 1989). Quanto ao Mg, a maior concentração deste elemento na sombra se deve a sua participação na estrutura da molécula de clorofila (Larcher 2000). A relação entre nitrogênio e fósforo, principais nutrientes limitantes da produtividade de espécies lenhosas no Cerrado (Furley 1999), menor que 17 indica que o N é o

nutriente limitante para a acumulação de biomassa (Koerselman & Meuleman 1996). Desta forma, como valor da relação N:P das plantas jovens em área aberta foi menor que 17, sugere-se que o desempenho sob irradiância plena foi limitada por N, enquanto na sombra que apresentou valor da relação N:P 1,8 vezes superior ao valor da relação N:P na área aberta; o P foi o fator limitante. As plantas jovens de *V. tucanorum* mostraram-se acumuladoras de Al (quantidade maior que 1.000 ppm, Haridasan 1982). O maior acúmulo ocorreu sob sombra. Essa característica é comum em espécies da família Vochisiaceae. Entretanto, o significado fisiológico da acumulação de Al para as plantas de Cerrado ainda é desconhecido (Franco 2002). As maiores concentrações de Al nas folhas não foram associadas com as menores concentrações foliares dos demais nutrientes foliares. Resultado semelhante foi obtido por Haridasan (1982), comparando espécies de Cerrado, acumuladoras e não acumuladoras de Al.

Curso diário do potencial hídrico foliar, trocas gasosas e fluorescência da clorofila

Nem sempre a maior abertura da cobertura florestal fornece condições mais adequadas para o estabelecimento das plantas jovens no interior do dossel florestal Gerhardt (1996). A maior incidência do FFFA no interior do fragmento florestal, devido a deciduidade parcial da cobertura vegetal, tornou mais propício a ocorrência do estresse hídrico durante o período seco e provavelmente colaborou para a maior mortalidade das plantas jovens de *V. tucanorum* neste período. Gerhardt (1996) observou que a maior incidência de irradiância sob o dossel de uma floresta sazonal aumentou o crescimento das plantas jovens (*Cedrela odorata* L., *Hymenaea courbaril* (Hayne), *Manilclara chicle* (Ducke) Cheval e *Swietenia macrophylla* King.) durante o período chuvoso, mas teve um impacto negativo na sobrevivência durante o período seco.

A competição por água afeta significativamente o desempenho das plantas jovens sob o dossel do cerradão (Franco 2002). Isto ocorre devido a maior exploração de água do solo pelas raízes das plantas adultas, já que 70% da biomassa radicular de árvores e arbustos do Cerrado encontram-se no primeiro 1,0m de profundidade (Abdala *et al.* 1998) e adquirem água principalmente nas camadas

superiores do solo, de zero a 0,20m (Jackson *et al.* 1999). Além desse fato, a sombra diminuiu a extensão do comprimento radicular de *V. tucanorum*, restringindo ainda mais a competitividade pela aquisição de água e influenciando no pior desempenho durante os cursos diários das trocas gasosas. A redistribuição hidráulica pelas plantas adultas no cerradão (observação feita por Scholz *et al.* 2002 e Moreira *et al.* 2003) poderia favorecer o balanço hídrico dos indivíduos jovens sob o dossel, porém essa característica não resultou em valores de Ψ_f menos negativos durante a estação seca porque provavelmente as plantas adultas conseguem reabsorver essa água durante o dia antes das plantas jovens de *V. tucanorum*. Naves-Barbieiro *et al.* (2000), também constataram que *Rapanea guianensis* sofreu um maior estresse hídrico no cerradão em relação ao campo sujo nos momentos de maior demanda evaporativa da atmosfera, indicando uma menor disponibilidade hídrica nesse ambiente mesmo para plantas adultas.

Os indivíduos jovens de *V. tucanorum* não foram capazes de extrair água do solo em quantidade suficiente tanto na área aberta quanto na sombra para fazer frente à alta demanda evaporativa da atmosfera. As plantas jovens crescendo sob o dossel durante o período seco, apesar de restringirem mais fortemente a transpiração, obtiveram pior desempenho quanto a IEUA devido a diminuição proporcionalmente maior da fotossíntese líquida. A menor eficiência de utilização de um recurso já escasso (água) pode comprometer a sobrevivência da espécie. Isso parece ter acontecido devido à maior mortalidade sob sombra, principalmente durante a estação seca (Figura 2).

A redução da condutância estomática durante o período seco implicou em diminuição na taxa de assimilação de CO₂ ao longo do dia, impondo forte limitação no balanço de carbono das plantas jovens em ambas condições de irradiância. Os valores mais reduzidos de g_s sob sombra durante a estação seca mostram que o sombreamento e a seca sazonal têm efeito marcante na capacidade de assimilação de carbono em plantas jovens de *V. tucanorum* e possivelmente em muitas outras espécies de Cerrado. Reduzidos valores de A e g_s já foram determinados para diversas espécies de Cerrado durante a estação seca em espécies adultas desenvolvendo-se em área aberta (Moraes *et al.* 1989). Resultados de A e g_s sob sombra e, principalmente, em plantas jovens de Cerrado são

escassos. Valladares & Pearcy (2002) também encontraram menores valores de g_s e A diários sob sombra durante o período seco para *Heteromeles arbutifolia*, uma espécie arbórea do chaparral americano, ambiente com marcante sazonalidade climática como o Cerrado. O sombreamento e o déficit hídrico atuam conjuntamente e impõem limitações adicionais, pois os mecanismos de absorção de irradiância, tal como maior investimento em área foliar, restringe a alocação de recursos em raízes para absorção de água (Valladares & Pearcy 2002). Os mais reduzidos valores do potencial hídrico foliar, condutância estomática e transpiração sob o dossel florestal, apesar da menor irradiância em relação à área aberta, mostraram que os indivíduos jovens sombreados experimentam maior restrição hídrica durante o período seco.

No período chuvoso, em área aberta, g_s e A diminuíram fortemente no meio do dia provavelmente em função dos efeitos da depressão do meio dia (Franco & Lütge 2002). A depressão da fotossíntese líquida ao redor do meio-dia é um fenômeno ocasionado pela interação de muitos estresses, como elevada irradiância (fotoinibição), balanço hídrico negativo (estresse hídrico) e estresse térmico. Porém, no curso do dia, o desempenho das plantas jovens na área aberta foi superior.

Franco & Lütge (2002), avaliando as implicações da fotoproteção durante a depressão da fotossíntese líquida ao redor do meio-dia em condições de campo em cinco espécies lenhosas de Cerrado (*Didymopanax macrocarpum*, *Qualea grandiflora*, *Miconia fallax*, *Roupala montana* e *Ouratea hexasperma*), mostraram que a limitação do processo fotossintético não seria somente consequência do fechamento estomático, mas também da diminuição da eficiência fotoquímica potencial (F_v/F_m). Durante o período chuvoso a elevada irradiância na área aberta levou a moderadas reduções nos valores de F_v/F_m de *V. tucanorum* em relação a sombra (Figura 3). Reduzidos valores da eficiência fotoquímica potencial (F_v/F_m) que podem levar a fotoinibição são relativamente freqüentes na vegetação mesmo sob condições ótimas para a fotossíntese (Valladares & Pearcy 2002).

De acordo com Mattos *et al.* (2002), valores máximos em plantas não submetidas a estresses ambientais estão por volta de 0,83. Os mesmos autores estudando *Miconia albicans* (arbusto comum no Cerrado) durante o veranico da estação chuvosa obtiveram valores de Fv/Fm (0,775) indicando fotoinibição. Também em condições de campo em área aberta de Cerrado Lemos-Filho (2000) obteve indicação de fotoinibição para espécies: *Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium* durante o período seco.

A inversão dos valores (mais elevados para mais reduzidos) de Fv/Fm para *V. tucanorum* sob sombra durante a estação seca em relação à área aberta, provavelmente refletem a maior intensidade do FFFA que penetra no interior do dossel florestal combinado com a menor disponibilidade hídrica do solo. Valladares & Pearcy (2002) também obtiveram menores valores de Fv/Fm sob sombra que em área aberta durante a estação seca. Portanto, a sombra durante o período seco pode condicionar menor ganho de carbono que a área aberta também devido a reduzida eficiência fotoquímica potencial do fotossistema II. Assim, os efeitos do período seco na performance de plantas jovens de *Vochysia tucanorum* e provavelmente outras espécies de Cerrado podem ser mais críticos na sombra que na área aberta.

Agradecimentos

Esse trabalho teve o apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, bolsa Doutorado a CCR), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq-PRONEX) e Fundo Nacional do Meio Ambiente (FNMA).

Referências Bibliográficas

ABDALA, G.C., CALDAS, L.S., HARIDASAN, M. & EITEN, G. 1998. Above and belowground organic matter and root:shoot ratio in a cerrado in central Brazil. *Brazilian Journal of Ecology* 2:11-23.

- CASTRO, A.A.J.F., MARTINS, F.R., TAMASHIRO, J.Y. & SHEPERD, G.J. 1999. How rich is the flora of Brazilian cerrados? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86:192–224.
- DURIGAN, G., DE SIQUEIRA, M.F., FRANCO, G.A.D.C., BRIDGEWATER, S. & RATTER, J.A. 2003. The vegetation of priority areas for cerrado conservation in São Paulo state, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 60:217–241.
- EVANS, J.R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia* 78:9-19.
- FRANCO, A.C. 2002. Ecophysiology of woody plants. *In* The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, eds.). Columbia University Press, Irvington, p. 178-197.
- FRANCO, A.C., LÜTGE, U. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 13:356-365.
- FURLEY, P.A. 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology & Biogeography* 8:223-241.
- GERHARD, T.K. 1996. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry Forest. *Forest Ecology and Management* 82:33-48.
- HARIDASAN, M. 1982. Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. *Plant Soil* 65: 265-273.
- HOFFMANN, W.A. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology* 84: 383–393.
- HOFFMANN, W.A. & FRANCO, A.C. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology* 91:475-484.

- JACKSON, P.C., MEINZER, F.C., BUSTAMANTE, M., GOLDSTEIN, G., FRANCO, A.C., RUNDEL, P.W., CALDAS, L., IGLER, E. & CAUSIN, F. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian cerrado ecosystem. *Tree Physiology* 19:717-724.
- KANEGAE, M.F., BRAZ, V.S. & FRANCO, A.C. 2000. Efeitos da disponibilidade sazonal de água e luz na sobrevivência de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Brazilian Journal of Botany* 23:459-468.
- KHURANA, E. & SINGH, J.S. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28:39–52.
- KOERSELMAN, W. & MEULEMAN, A.F.M. 1996. The vegetation N:P ratio a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 67:1441-1450.
- LARCHER, W. *Ecofisiologia Vegetal*. 2000. São Carlos, Rima, pp 531.
- LEMOS-FILHO, J.P. 2000. Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. *Brazilian Journal of Botany* 23:45-50.
- LUGO, A.E, GONZALEZ-LIBOY, J.A., CINTRON, B. & DUGGER, K. 1978. Structure, productivity and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 10:278–91.
- MATTOS, E.A., LOBO, P.C. & JOLY, C.A. 2002. Overnight rainfall inducing rapid changes in photosynthetic behaviour in a Cerrado woody species during a dry spell amidst the rainy season. *Australian Journal of Botany* 50:241-246.
- MORAES, J.A.P.V., PEREZ, S.C.J.G. & CARVALHO, L.F. 1989. Daily and seasonal courses of leaf water potential and stomatal resistance in cerradão species. *Annals Missouri Botanical Garden* 27:13-23.
- MOREIRA, M.Z., SCHOLZ, F.G., BUCCI, S.J., STERNBERG, L.S., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C. & FRANCO, A.C. 2003. Hydraulic lift in a neotropical savanna. *Functional Ecology* 17:573-581.

- NARDOTO, G.B., SOUZA M.P. & FRANCO, A.C. 1998. Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos do estresse hídrico e sombreamento. *Brazilian Journal of Botany* 21:313-319.
- NAVES-BARBIERO, C.C., FRANCO, A.C, BUCCI, S.J. & GOLDSTEIN, G. 2000. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerrado. *Brazilian Journal of Vegetal Physiology* 12:119-134.
- POORTER, H. & GARNIER, E. 1996. Plant growth analysis: an evaluation of experimental design and computational methods. *Journal of Experimental Botany* 47:1343-1351.
- PRADO, C.H.B.A., PASSOS, E.E.M. & MORAES, J.A.P.V. 2001. Photosynthesis and water relations of six tall genotypes of *Cocos nucifera* in wet and dry seasons. *South African Journal of Botany* 67:169-176.
- PRADO, C.H.B.A., RONQUIM, C.C.R. & PERON, M.C.C. (prelo). Balanço de carbono em duas espécies lenhosas jovens de Cerrado cultivadas sob irradiação solar plena e sombreadas. *In* BIODIVERSIDADE, Ecologia e Conservação do Cerrado (A. Scariot, J.C. Sousa-Silva & J.C. Felfili, eds.).
- RONQUIM, C.C., PRADO, C.H.B.A. & PAULA, N.F. 2003. Growth photosynthetic capacity in two woody species of cerrado vegetation under different radiation availability. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46:243 - 252.
- SCHOLZ, F.G., BUCCI, S.I., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C. & FRANCO, A.C. 2002. Hydraulic distribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22:603-612.
- SILVA, F.C. 1999. Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes. EMBRAPA, p. 370.
- VALLADARES, F. & PEARCY, R.W. 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment* 25:749–759.

Tabelas

Tabela 1. Análise química do solo na área aberta (sol) e na área sombreada (sombra). pH = valor determinado em solução centimolar de CaCl₂; P = fósforo extraído por resina trocadora de íons; MO = matéria orgânica total; H+Al = acidez potencial; CTC = capacidade de troca catiônica; SB = soma de bases; V = saturação de bases.

solo	pH	P (mgdm ⁻³)	MO (g dm ⁻³)	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	CTC (mmol _c dm ⁻³)	H+Al	Al	SB	V (%)
Sombra	4,2	4	40	1,1	9	3	68	55	5	19	24
Sol	5,0	3	21	1,2	9	4	38	24	1	15	37

Tabela 2. Valores médios \pm desvio padrão da altura, diâmetro do caule, área foliar total por planta, número de folíolos, comprimento da raiz, área foliar específica (AFE), e índice de clorofila foliar em plantas jovens de *Vochisia tucanorum* com 12 meses ou 480 dias após a semeadura (DAS) e cultivadas em área aberta (sol) e sombreada (sombra). Letras distintas após os valores médios na linha indicam diferenças significativas à $p < 0.05$ pelo teste t de Student entre as condições de irradiância. Para o índice de clorofila foliar total (CCI) $n = 64$ e para os demais parâmetros $n = 8$.

Parâmetros	Sol	Sombra
Altura (cm)	73,6 \pm 27,3 a	38,1 \pm 8,1 b
Diâmetro do caule (mm)	1,9 \pm 0,38 a	0,5 \pm 0,12 b
Área foliar (cm ²)	1309 \pm 422 a	259 \pm 92 b
Número de folíolos	67 \pm 13,3 a	12 \pm 3,8 b
Comprimento da raiz (cm)	44,9 \pm 22,1 a	23,6 \pm 12,9 b
AFE (cm ² g ⁻¹)	79,5 \pm 24,5 a	139,7 \pm 42,3 b
Índice de clorofila foliar total	27,7 \pm 3,6 a	48,1 \pm 8,2 b

Tabela 3. Valores médios \pm desvio padrão da concentração de nutrientes foliares expressa em massa (g kg^{-1}) em folíolos totalmente expandidos de plantas jovens de *Vochisia tucanorum* com 12 meses ou 480 dias após a semeadura (DAS) e cultivadas em área aberta (sol) e sombreada (sombra). Valores médios seguidos pela mesma letra para cada nutriente entre as condições de irradiância não diferem entre si a 5% de probabilidade pelo teste t de Student.

Concentração dos Nutrientes foliares aos 12 meses (n=4)	Sol	Sombra
Macronutrientes (g kg^{-1})		
N	13,3 \pm 0,8 a	18,1 \pm 2,2 b
P	0,8 \pm 0,1 a	0,8 \pm 0,1 a
K	4,1 \pm 0,5 a	4,9 \pm 0,8 a
Ca	15,0 \pm 1,4 a	15,1 \pm 2,0 a
Mg	4,0 \pm 0,5 a	5,9 \pm 0,8 b
Micronutrientes (mg kg^{-1})		
B	31,5 \pm 10,7 a	34,1 \pm 3,7 a
Cu	13,5 \pm 9,7 a	11,5 \pm 1,3 a
Fe	150,3 \pm 40,3 a	272,0 \pm 65,8 b
Mn	106,0 \pm 25,5 a	159,8 \pm 20,6 b
Zn	42,3 \pm 10,9 a	38,5 \pm 7,3 a
Al	5987 \pm 1010 a	7396 \pm 1423 a

Tabela 4. Valores integrados (por dia, dia⁻¹) do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (IFFFA), temperatura da folha (IT_{folha}), fotossíntese líquida (IA), condutância estomática (Igs), transpiração (IE), eficiência do uso da água (IEUA, IA/IE) e potencial hídrico foliar (IΨ_f) durante o curso diário das trocas gasosas nas estações seca (08/08/2003) e chuvosa (05/12/2003) em plantas jovens de *Vochisia tucanorum* crescendo na sombra e em área aberta (sol). Os números entre parênteses representam a diminuição (-) ou o aumento (+) em porcentagem (%) dos valores obtidos na sombra em relação à área aberta durante as estações chuvosa e seca.

Parâmetros	Sol		Sombra	
	Chuva	Seca	Chuva	Seca
FFFA (mol fótons m ⁻² dia ⁻¹)	59,3	70,2	2,9 (-2.300)	8,0 (-770)
IT _{folha} (°C 10 ⁴ dia ⁻¹)	108,4	98,1	84,6 (-13)	75,8 (-13)
IΨ _f (10 ³ MPa dia ⁻¹)	-30,2	-48,5	-25,7 (+17)	-55,9 (-15)
IA (mmol CO ₂ m ⁻² dia ⁻¹)	278,3	118,0	62,4 (-346)	39,2 (-200)
Igs (mol CO ₂ m ⁻² dia ⁻¹)	5,6	2,1	3,0 (-81)	1,4 (-50)
IE (mol CO ₂ m ⁻² dia ⁻¹)	133,0	41,1	29,7 (-378)	27,2 (-51)
IEUA (mol mol ⁻¹ CO ₂ m ⁻² dia ⁻¹)	86,2	107,3	72,2 (-19)	50,3 (-113)

Legendas das Figuras

Figura 1 - Valores mensais da precipitação (barras) e das médias máxima (T_{max}), média (T_{med}) e mínima (T_{min}) da temperatura do ar durante o ano de medições das trocas gasosas dos cursos diários das plantas jovens. As setas sobre as barras indicam os meses que os cursos diários das trocas gasosas, potencial hídrico foliar e fluorescência da clorofila foram obtidos.

Figura 2 – Sobrevivência (%) de plantas jovens de *Vochisia tucanorum* crescendo em área aberta (\circ) e sombreada (\bullet) durante o ano de 2003. As plantas foram transplantadas diretamente no solo no mês de janeiro. Trinta indivíduos (100%) foram transplantados em cada condição de irradiância.

Figura 3 - Valores médios (símbolos) \pm desvio padrão (barras acima e abaixo dos símbolos) do curso diário do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA), temperatura da folha (T_{folha}), fotossíntese líquida (A), condutância estomática (gs), transpiração (E), eficiência do uso da água (EUA, A/E), potencial hídrico foliar (Ψ_f) e eficiência fotoquímica potencial (F_v/F_m) determinados em folhas de plantas jovens de *Vochisia tucanorum* crescendo em área aberta (símbolos abertos) ou sob sombra (símbolos sólidos) durante a estação seca e chuvosa.

Figura 1

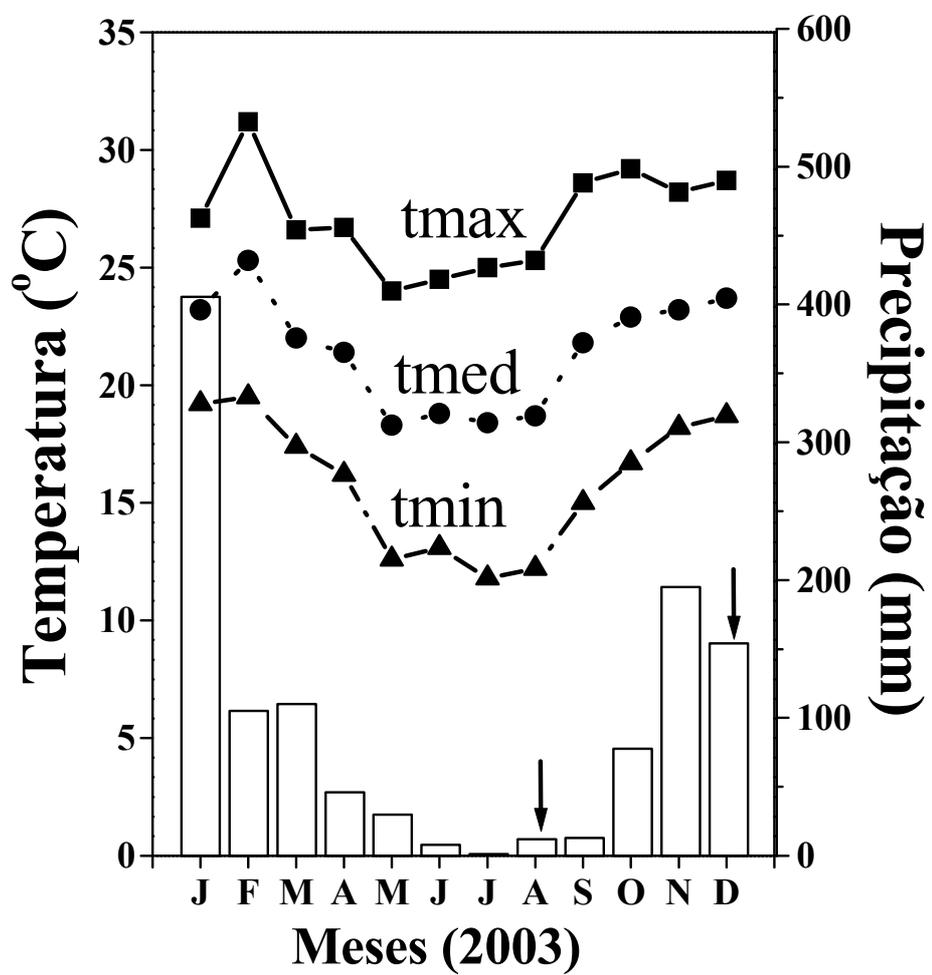


Figura 2

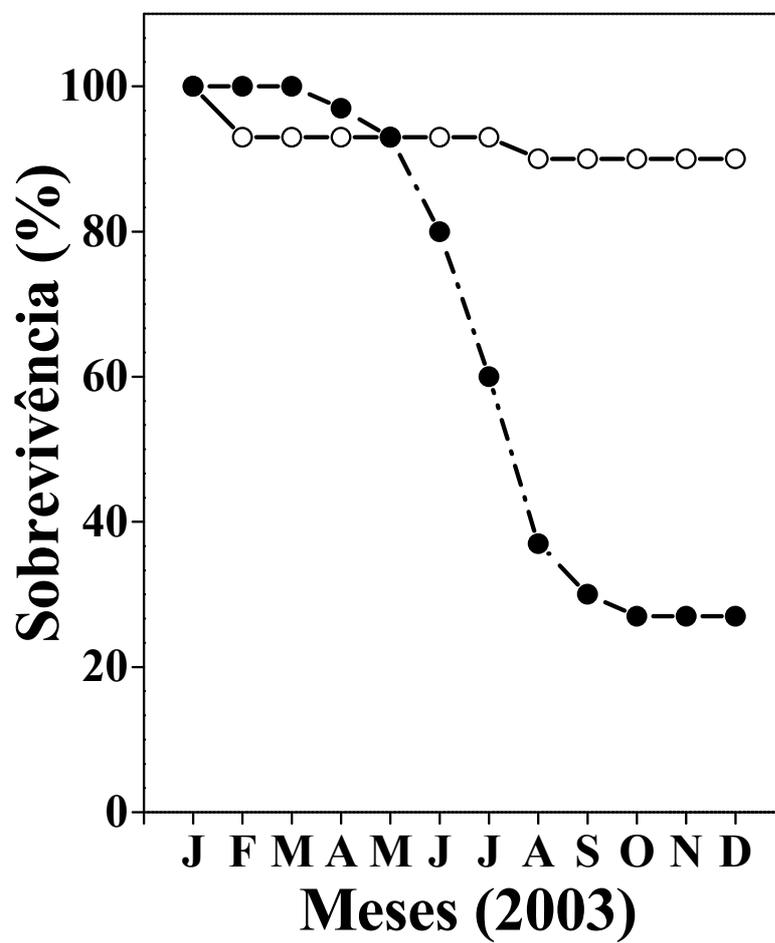
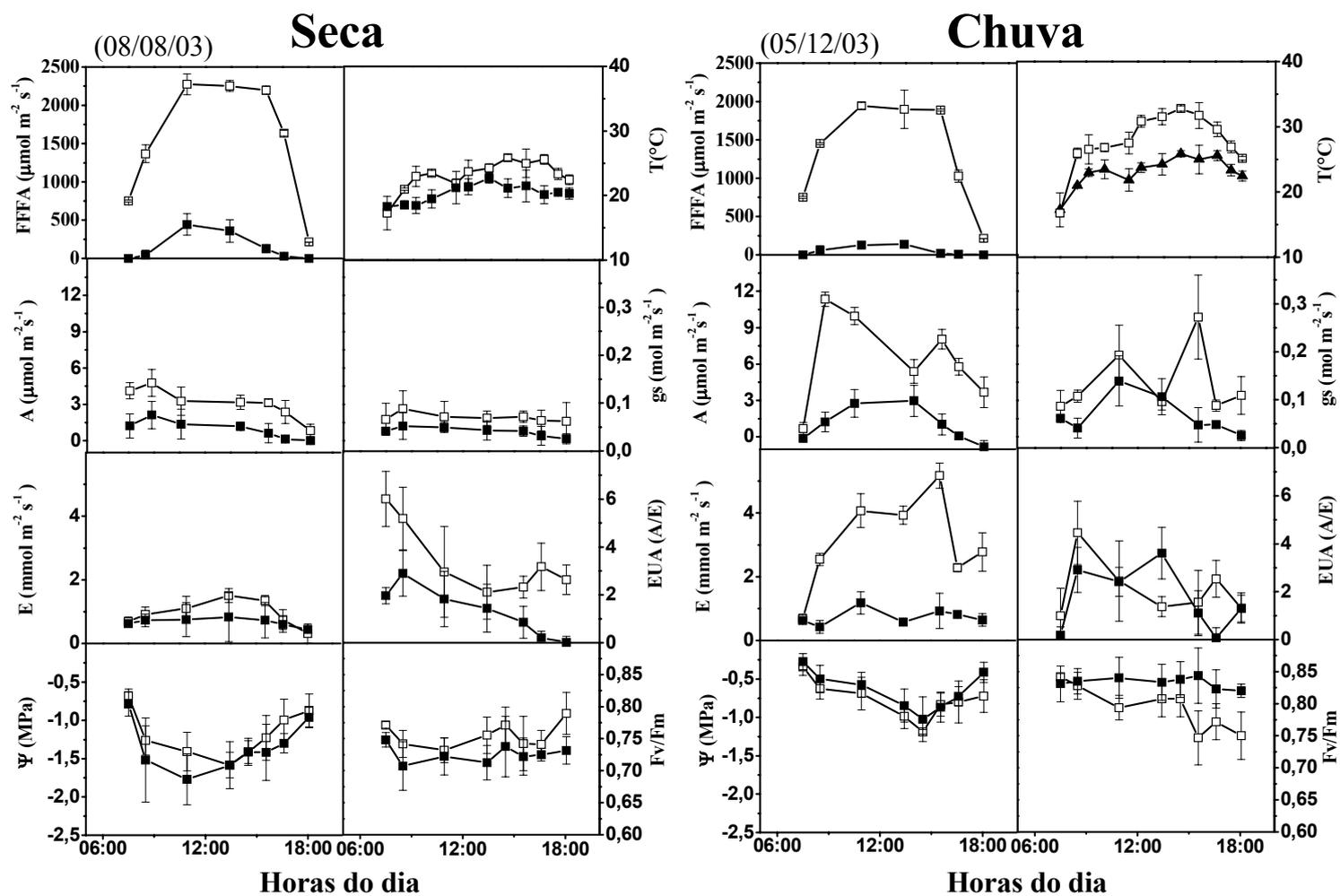


Figura 3



**Respostas de curto e longo prazo de *Copaifera*
langsdorffii Desf. (Caesalpinaceae) sob irradiâncias
contrastantes**

ABSTRACT - (Long and short-term responses to contrasting irradiances in *Copaifera langsdorffii* Desf. Caesalpinaceae). It was compared long-term responses of growth and leaf nutrient content in potted young plants of *Copaifera langsdorffii* at open and shaded areas without water stress. When young plants were transplanted to field under the same irradiance conditions the photosynthesis (A), leaf water potential (Ψ), and potential photochemical efficiency (F_v/F_m) were measured during daily courses in wet and dry seasons to point out short-term responses of carbon and water balances. The greater biomass accumulation, height, and total leaf area were linked with higher photosynthetic capacity on area basis in open area. All young plants survived in shade and it seems to be related with fast and high biomass accumulation in root. Net photosynthesis value in shade increased periodically when bunches of direct light (sunflecks) reached the leaves. The sunflecks took place in larger amount at dry period, but they were more effective for carbon assimilation in the rainy season. The ability of young plants to persist in shade could explain the wide distribution of *C. langsdorffii* in different Cerrado physiognomies.

Key words: Cerrado, chlorophyll fluorescence, leaf gas exchange, irradiance, sunflecks, survival

RESUMO - (Respostas de curto e longo prazo de *Copaifera langsdorffii* Desf. Caesalpinaceae sob irradiâncias contrastantes). Foram comparadas respostas de longo prazo (crescimento e concentração de nutrientes foliares) das plantas jovens de *Copaifera langsdorffii* em área aberta e sombreada desenvolvendo-se em recipientes livres de estresse hídrico. Posteriormente, quando transplantadas no campo nas mesmas condições de irradiância onde se desenvolveram, as respostas de curto prazo foram determinadas por meio de cursos diários da fotossíntese líquida (A), do potencial hídrico foliar (Ψ) e da eficiência fotoquímica potencial (F_v/F_m) durante as estações seca e chuvosa. Os maiores ganhos de biomassa, altura, e área foliar foram relacionados com os maiores valores da capacidade fotossintética na área aberta. Todas as plantas jovens sobreviveram na sombra o que pode estar relacionado com a rápida e maior acumulação de biomassa nas raízes. Durante o período seco houve forte redução dos valores de A e F_v/F_m . Feixes de irradiação solar que incidiram nas plantas sombreadas ocorreram em maior intensidade no período seco, porém foram mais efetivos para o ganho de carbono na estação chuvosa. A habilidade das plantas jovens persistirem por longo período sob sombra poderia explicar a ampla distribuição de *C. langsdorffii* nas distintas fisionomias do Cerrado.

Palavras chave: Cerrado, feixes de irradiação solar, fluorescência da clorofila, irradiância, sobrevivência, trocas gasosas foliares.

Introdução

O Cerrado brasileiro é a maior região de savanas neotropicais do planeta, cobrindo aproximadamente $2,0 \cdot 10^6$ km² de área no Brasil. Nesta vasta área a vegetação savânica convive com matas de galeria, buritizais e florestas semidecíduas (Ratter *et al.* 2003). A marcante sazonalidade no clima em estações seca e chuvosa, a infertilidade do solo, e o complexo padrão de irradiância em cada perfil das fisionomias do Cerrado (Franco 2002) impõem uma ampla variação de adaptações às plantas jovens.

A diferença de sombreamento contrastante nas fisionomias do Cerrado implica em uma seleção de espécies ou tipos funcionais na paisagem. Espécies tolerantes seriam características de fisionomias mais densas como o cerradão e espécies adaptadas a elevadas irradiâncias com eficientes mecanismos para tolerar os efeitos da fotoinibição predominariam em fisionomias mais abertas como o Cerrado *sensu stricto* ou campo sujo (Hoffman *et al.* 2004). Por outro lado, a enorme variação da cobertura vegetal na paisagem do Cerrado favoreceria espécies com maior potencial para aclimatação às diferentes irradiâncias, um dos aspectos que ainda depende de estudos no Cerrado (Franco 2002).

A reduzida disponibilidade de irradiância abaixo do estrato arbóreo de um cerradão pode diminuir a acumulação de biomassa no sistema radicular e limitar a tolerância das espécies a estresses ambientais tais como déficit hídrico sazonal, fogo ou herbivoria (Hoffmann & Franco 2003). É possível que sob reduzida irradiância as plantas jovens sobrevivam principalmente devido a menor taxa de respiração e a incidência de feixes de irradiação solar direta que atingem as folhas (*sunflecks*). Entretanto, os *sunflecks* podem levar a fotoinibição de folhas adaptadas à sombra especialmente quando combinado com a seca (Valladares & Pearcy 2002).

A sobrevivência e o crescimento de plantas jovens sob menor irradiância também estão associados com algumas alterações de alocação de carbono. O padrão de alocação e estoque de biomassa revela como algumas espécies respondem à disponibilidade de recursos limitados (Chapin 1991). Em

estudo comparativo de espécies lenhosas jovens de Cerrado e de mata de galeria sob distintas intensidades de irradiância, Hoffman & Franco (2003) encontraram forte investimento em biomassa radicular para espécies de Cerrado (raiz/parte aérea próximo a 2,3), enquanto espécies de mata galeria investiram mais em área foliar e caule (raiz/parte aérea próxima a 1,3). *Copaifera langsdorffii*, uma árvore neotropical com possibilidades de exploração de seu óleo, ocorre comumente em todas as fisionomias de Cerrado, incluindo matas galeria e florestas secas variando de decídua a sempre verde (Castro *et al.* 1999). A ampla gama de ambientes ocupados por esta espécie pode refletir sua capacidade de adaptação a ambientes com distintas disponibilidades de irradiância. *C. langsdorffii* deve exibir mecanismos fisiológicos e morfológicos capazes de superar as limitações ambientais do Cerrado como a variação espacial da irradiância e a sazonalidade hídrica.

Neste estudo, inicialmente foram avaliadas as respostas de longo prazo de plantas jovens de *C. langsdorffii* comparando sobrevivência, alocação de biomassa, capacidade fotossintética e conteúdo de nutrientes foliares em área aberta e sombreada livres de estresse hídrico. Posteriormente, as plantas jovens foram transplantadas diretamente no solo nas mesmas condições de irradiância onde se desenvolveram, e determinaram-se as respostas diárias da fotossíntese líquida, do potencial hídrico foliar, e da eficiência fotoquímica potencial durante a estação seca e chuvosa. Objetivou-se avaliar o impacto da disponibilidade de irradiância no balanço de carbono durante a fase jovem de *C. langsdorffii*. As respostas da fotossíntese também foram relacionadas à alocação de biomassa buscando revelar adaptações de longo prazo que assegurassem a sobrevivência de indivíduos jovens crescendo sob condições contrastantes de irradiância sem estresse hídrico. Posteriormente, quando os indivíduos desenvolviam-se sob condições naturais, nos dois tratamentos e sob a influência climática das estações seca e chuvosa, objetivou-se a obtenção de respostas diárias ou de curto prazo (fotossíntese líquida, do potencial hídrico foliar, e da eficiência fotoquímica potencial) de *C. langsdorffii* para determinar-se as respostas ecofisiológicas que possibilitam a tolerância de ocupação sob condições tão distintas de irradiância e ampla distribuição geográfica.

Materiais e métodos

Condições de crescimento

Sementes de *Copaifera langsdorffii* foram coletadas de indivíduos adultos presentes na reserva de Cerrado (área total de 86 ha e a 850 m a.n.m.) da Universidade Federal de São Carlos cidade de São Carlos (UFSCar), São Paulo, Brasil (21°58'-22°00' S e 47°51'-47°52' W), e semeadas em agosto de 2000 diretamente em recipientes plásticos com capacidade de armazenamento de 10 L de solo. Somente uma planta por recipiente foi mantida durante todo o experimento e o solo foi irrigado até atingir a capacidade de campo após a superfície se apresentar seca.

O solo utilizado foi coletado na reserva de Cerrado da UFSCar em uma área de 15 m² na profundidade de 0-20 cm. As principais características químicas desse solo (latossolo distrófico vermelho amarelo), foi determinada no laboratório de fertilidade do solo da faculdade de ciências agrárias e veterinárias de Jaboticabal (SP) da Universidade do Estado de São Paulo (UNESP): matéria orgânica = 26 g dm⁻³, pH_{CaCl2} = 3,9, P = 4 mg dm⁻³, K = 1,3 mmol_c dm⁻³, Ca = 3 mmol_c dm⁻³, Mg = 1 mmol_c dm⁻³, H + Al = 58 mmol_c dm⁻³, soma de bases = 5 mmol_c dm⁻³, capacidade de troca catiônica = 63,3 mmol_c dm⁻³ e índice de saturação por bases = 8.

O clima da região é sazonal com inverno seco (geralmente entre junho e setembro) seguido por verão úmido e, de acordo com a classificação de Koeppen, situa-se entre Aw e Cwa, apresentando médias de temperatura de 18,1°C durante o mês mais frio e 23,1°C no mês mais quente; com precipitação média mensal de 24 mm durante o mês mais seco e 286 mm durante o mês mais úmido (Tolentino 1967). Os dados meteorológicos dos anos de 2002 e 2003, quando se realizou o curso diário das trocas gasosas das plantas jovens transplantadas diretamente no solo (570 dias após a semeadura), foram coletados na estação meteorológica n^o. 83726, do Instituto Nacional de Meteorologia localizada a 1km de distância da área de estudo.

Disponibilidade de irradiância durante o crescimento

Plantas jovens de *C. langsdorffii* cresceram em área aberta de 50 m² sem sombreamento no Jardim Experimental do Departamento de Botânica da UFSCar e de um fragmento florestal (com muitas espécies de cerradão) ao lado do mesmo Jardim Experimental. Nos dias claros, as plantas jovens sombreadas receberam aproximadamente 11 e 5% da irradiância incidente na área aberta nas estações seca e chuvosa, respectivamente. Sob o dossel florestal, a penetração da irradiância durante o período seco aumentou em 100% em relação ao período chuvoso devido à queda das folhas das árvores. O curso diário da irradiância na área sombreada do fragmento florestal é equivalente à de uma área sob a copa das árvores de um cerradão (Kanegae *et al.* 2000, Prado *et al.* 2005).

Determinações de biomassa, biometria e mortalidade

Em cada condição de irradiância, foram mantidos 50 indivíduos de *C. langsdorffii*. Três amostragens aos 240, 360 e 570 dias após a semeadura (DAS) foram realizadas para determinação da biomassa (biomassa total e razão de massa seca entre a raiz e a parte aérea) e da biometria: altura, razão de área foliar (RAF, superfície foliar total pela matéria seca total) e massa foliar específica (MFE, massa foliar pela área correspondente de folha) entre agosto de 2000 e março de 2002. Dez indivíduos de cada espécie foram usados em cada tratamento e em cada idade de coleta. Para análise de biomassa, os indivíduos foram retirados dos sacos plásticos com ajuda de um jato de água trabalhando em baixa intensidade, separados em raiz, caule e folhas e no mesmo dia colocados para secar a temperatura de 80°C em estufa durante 48 horas. Após a secagem, a determinação da massa seca foi obtida em balança analítica digital METTLER modelo AE260 (Mettler Instrument AG, Greifense, Switzerland) de precisão de 1.10^{-3} g.

A altura total (cm) foi determinada com régua graduada em milímetros desde o solo até a inserção da última folha. As folhas antes da secagem em estufa tiveram suas imagens reproduzidas por um digitalizador para que as medidas de área foliar pudessem ser calculadas por meio do programa Pro-Image versão 4,0 para windows, American Media Cybernetics, Silver Spring, Maryland, Estados Unidos. Para obtenção da massa foliar específica (MFE) foram retirados dos indivíduos de *C.*

langsdorffii discos foliares de 5,0mm de diâmetro (um disco por folíolo) num total de 50 discos distribuídos em dez indivíduos de cada tratamento. Os discos e os folíolos foram secos em estufa a 80°C durante 48 horas e pesados na balança AE260. O valor médio da MFE foi obtido após a divisão da massa seca de cada disco foliar pela área correspondente do disco (Prado & Moraes 1997).

Parâmetros das trocas gasosas até 570 DAS

As curvas de fotossíntese líquida (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA, $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) foram obtidas por meio de um analisador portátil de gás por infravermelho (IRGA) da firma Inglesa Analytical Development Company (ADC, Hoddesdon, UK) modelo LCA-4 acoplado a um canhão de luz com controle de radiação (PLU-002, ADC) conectado a uma câmara foliar PLCN-4 (ADC). Durante as medições de fotossíntese, a temperatura do folíolo foi mantida entre 25–27°C por meio do sistema Peltier (ADC) de controle de temperatura acoplado abaixo da câmara PLCN-4 na altura de inserção da folha.

A variação da intensidade do FFFA no canhão PLU-002 foi obtida de duas formas. Em intensidades entre 2000 – 800 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ variou-se a diferença de voltagem aplicada no canhão de luz (0-12V) utilizando-se um controlador de voltagem entre a bateria e a fonte de FFFA. Nas intensidades entre 800 – 10 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ utilizaram-se também filtros de vidro neutro (Comar Instruments, Cambridge, UK) com variadas transmitâncias e posicionados entre a fonte de FFFA e o folíolo da planta.

As curvas de resposta de A em função de fluxo de FFFA foram obtidas a partir de um único folíolo selecionado por meio de medições prévias em três folíolos pertencentes a três indivíduos distintos aos 240, 360 e 570 DAS. O folíolo que apresentou o maior valor de A em cada data de medição foi o escolhido para a construção da curva A -FFFA. Os folíolos selecionados para obtenção da curva A -FFFA estavam completamente expandidos, anteriores aos mais jovens, sem sinais de herbivoria, infecção ou senescência. As determinações ocorreram nos horários de 07h00 e 09h00 da manhã e

com o folíolo ligado ao corpo da planta. A equação utilizada para ajustar os pares de pontos na curva A-FFFA foi a mesma descrita por Prado & Moraes (1997) em 20 espécies lenhosas do Cerrado:

$$A = A_{\max} \cdot (1 - e^{-k \cdot (\text{FFFA} - L_c)}) \quad (\text{I})$$

em que:

A = fotossíntese líquida, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

A_{\max} = fotossíntese líquida máxima, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

e = constante de Euler

k = constante de proporcionalidade

FFFA = fluxo de fótons fotossinteticamente ativos, $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

L_c = ponto de compensação ao FFFA, $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

Os valores do ponto de saturação da fotossíntese pelo FFFA (LSF, $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e da respiração no escuro (R_e , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) também foram determinados por meio da equação (I).

Para o cálculo do valor do LSF projetou-se para a fotossíntese líquida (A) o valor de 90% de A_{\max} , e para o cálculo de R_e atribuiu-se o valor zero para o FFFA.

As curvas A- CO_2 foram obtidas utilizando um diluidor de gás (GD-602, ADC, Hoddesdon, UK) e um cilindro contendo 1600ppm de CO_2 (White Martins, Sertãozinho, SP, Brasil). O cilindro contendo CO_2 foi conectado ao diluidor de gás e o GD-602 foi conectado ao IRGA. Esse conjunto foi organizado como um sistema semi-aberto. O volume de ar do diluidor foi primeiro analisado no IRGA. Esse volume alcançou a folha inserida na PLCN-4 e retornou para o IRGA onde foi analisado novamente e finalmente liberado para atmosfera. Cada curva A- CO_2 foi construída registrando-se valores de A durante cada concentração externa de CO_2 (1.600 – 20 vpm CO_2). A concentração inicial de CO_2 foi 1.600 ppm e cada diluição resultou em 90% da concentração anterior. Os valores de FFFA utilizados nas curvas A- CO_2 foram 1.800 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para os

indivíduos sob irradiância plena e $900 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para os indivíduos que cresceram sob o dossel do fragmento florestal. As curvas A-CO₂ foram ajustadas utilizando a equação (I) trocando a variável independente (FFFA) pela concentração de CO₂.

$$A = A_{\text{pot.}} (1 - e^{-k \cdot (CC - \Gamma)}) \quad (\text{II})$$

em que:

$A_{\text{pot.}}$ = capacidade fotossint\u00e9tica potencial, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

CC = concentra\u00e7\u00e3o de CO₂, vpm

Γ = ponto de compensa\u00e7\u00e3o ao CO₂, vpm

Nas curvas A-CO₂ o IRGA LCA-4 calculou os valores de concentra\u00e7\u00e3o subestom\u00e1tica de CO₂ (Ci) para cada valor de A. Desta forma foi poss\u00edvel obter curvas A-Ci, as quais foram utilizadas para o c\u00e1lculo da efici\u00eancia aparente de carboxila\u00e7\u00e3o (ε , $\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), calculados por meio da inclina\u00e7\u00e3o da reta na primeira fase linear da curva A-Ci por meio da primeira derivada da equa\u00e7\u00e3o II:

$$\varepsilon = k A_{\text{max}} e^{k \Gamma} \quad (\text{III})$$

Determina\u00e7\u00e3o do \u00edndice de conte\u00fado de clorofila total aos 570 DAS

O \u00edndice de conte\u00fado de clorofila total (CCI) foi obtido por meio do equipamento Chlorophyll Content Meter, modelo CCM-200 (Opti-Sciense, USA). Esse equipamento estima a quantidade de clorofila em amostras circulares (3/8 polegadas de di\u00e2metro) de folhas intactas atrav\u00e9s do \u00edndice discriminado CCI. As leituras do CCM-200 s\u00e3o baseadas na quantidade de luz transmitida pela folha ap\u00f3s a incid\u00eancia de dois comprimentos de onda. Um comprimento de onda \u00e9 absorvido pelas clorofilas e outro pelos carboidratos estruturais. Em janeiro de 2002, antes da \u00faltima coleta aos 570 DAS foram determinados os valores de CCI em dois pontos por fol\u00edolo em quatro fol\u00edolos de cada

uma das dez plantas jovens resultando em um total de 80 medidas de CCI em cada condição de irradiância.

Concentração de nutrientes foliares aos 240, 360 e 570 DAS

As mesmas folhas coletadas para as análises de biomassa e biometria aos 240, 360 e 570 DAS foram utilizadas para a determinação da concentração de macronutrientes (N, P, K, Ca e Mg) em cada tratamento, perfazendo um total de seis amostragens por tratamento durante todo experimento, sendo duas amostragens em cada idade. Amostras contendo 5g de folhas secas de dez diferentes indivíduos em cada condição de irradiância foram usadas para a determinação dos nutrientes foliares por meio dos métodos descritos em Silva (1999). A concentração de N foi determinada por titulação (Kjeldahl) após digestão por ácido sulfúrico. O método colorimétrico foi usado para determinação do P após digestão por ácido nitro-perclórico. A concentração de K foi determinada por espectrometria de chama, e a espectrofotometria de absorção atômica foi usada para determinações de Ca e Mg. Estas medidas foram efetuadas no laboratório de análises de solos da Universidade do Estado de Minas Gerais (Fundação de Ensino Superior de Passos), MG, Brasil.

Medidas do curso diário do potencial hídrico foliar (Ψ_f), trocas gasosas e fluorescência da clorofila em plantas jovens transplantadas

Após a última coleta (570 DAS) 20 indivíduos foram transplantados diretamente no solo nas mesmas condições de irradiância (mesma área) em que se desenvolveram para a determinação da sobrevivência e curso diário do potencial hídrico foliar, fotossíntese líquida e fluorescência da clorofila. Cinco plantas jovens na área aberta e cinco plantas jovens sob o dossel foram selecionadas para as determinações dos cursos diários. Dois folíolos completamente desenvolvidos de cada uma das cinco plantas selecionadas (total de 10 folíolos) foram utilizados em cada período em cada tratamento para a obtenção da média \pm desvio padrão dos valores de Ψ_f , fotossíntese líquida (A) e razão da fluorescência máxima (Fm) pela variável (Fv) da clorofila (Fv/Fm) como estimativa da

eficiência potencial do fotossistema II (Mattos *et al.* 2002). As medidas foram feitas em dias com céu aberto, na estação seca (17/07/2002) e na estação chuvosa (20/02/2003) em ambos tratamentos. Os valores do potencial hídrico foliar (Ψ_f , MPa), foram determinados por meio de uma câmara de pressão tipo Scholander (modelo 3005, Soil Moisture Equipment Corp., Santa Barbara, CA, USA). As medidas do Ψ_f , e de A foram determinadas sob condições naturais. Para determinação de A foi usado o analisador portátil de gás por infravermelho (IRGA) descrito anteriormente. A irradiância incidente na área aberta e sob o dossel foi determinada por meio do sensor de FFFA acoplado na parte superior da câmara PLC-N. A temperatura da câmara durante os cursos diários foi mantida igual à temperatura do ar (verificação da temperatura do ar por meio de um termômetro regular de mercúrio mantido a sombra) pelo sistema Peltier (ADC) na PLCN-4.

Imediatamente após as medidas das trocas gasosas, a emissão da fluorescência foi avaliada nos folíolos completamente expandidos com um fluorômetro portátil, modelo PAM 2000 (Heinz-Walz, Effeltrich, Alemanha) acoplado ao PC palmtop HP, modelo 200cx (HP, Corvallis, USA). Os folíolos utilizados foram escolhidos seguindo o mesmo critério adotado nas trocas gasosas, sendo os folíolos previamente adaptados à obscuridade durante 15 minutos. A pré-adaptação ao escuro foi obtida com cliques metálicos que bloquearam a penetração de irradiância. Cada folíolo foi exposto à saturação por pulso de luz de alta intensidade ($2250 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) por cinco segundos para a determinação da razão F_v/F_m .

Valores integrados do FFFA, da taxa fotossint\u00e9tica l\u00edquida, do potencial h\u00eddrico foliar e da fluoresc\u00eancia da clorofila das plantas jovens transplantadas

Os valores integrados da fotoss\u00edntese l\u00edquida (IA) durante o curso di\u00e1rio foram obtidos como descrito por Prado *et al.* (2001).

$$IA = \int f(x). d(x) \quad (IV)$$

em que:

IA = valor integrado da fotoss\u00edntese l\u00edquida ($\text{mmol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

x = intervalo de tempo durante o curso do diário

$f(x)$ = taxa de fotossíntese ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

$d(x)$ = derivada do intervalo de tempo (s)

Os valores integrados de FFFA e de Ψ_f no curso diário (dia^{-1}) foram calculados por meio da equação IV substituindo a variável A (fotossíntese líquida) pelo parâmetro correspondente: FFFA ($\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) ou Ψ_f ($\text{MPa } 10^3 \text{ dia}^{-1}$)

Determina\u00e7\u00e3o da taxa fotossint\u00e9tica líquida (A) durante *sunflecks* incidentes ap\u00f3s 570 DAS

As determina\u00e7\u00f5es dos valores de A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) durante os *sunflecks* foram realizadas nos hor\u00e1rios das 08h00, 11h00, 12h00 e 13h00 devido \u00e0 maior incid\u00eancia de irradi\u00eancia direta sob o dossel nesse per\u00edodo do dia. Os valores de A sob *sunflecks* foram determinados nos mesmos dias da realiza\u00e7\u00e3o dos cursos di\u00e1rios das trocas gasosas. *Sunfleck* pode ser definido como feixe de irradi\u00eancia que atravessa o dossel da cobertura florestal e incide diretamente em parte ou em todos os fol\u00edolos da planta sob o dossel. Para determina\u00e7\u00e3o desse par\u00e2metro foi usado o analisador port\u00e1til de g\u00e1s por infravermelho (IRGA) modelo LCA-4 descrito anteriormente. As medidas foram obtidas em um m\u00ednimo de seis fol\u00edolos de tr\u00eas indiv\u00edduos distintos sob incid\u00eancia direta da irradi\u00eancia, obtendo-se 15 valores de A para cada hor\u00e1rio.

An\u00e1lise dos dados

Os valores de massa seca total, altura, raz\u00e3o raiz/parte a\u00e9rea, \u00e1rea foliar total, massa espec\u00edfica foliar (MEF), raz\u00e3o da \u00e1rea foliar (RAF) e nutrientes foliares em cada tratamento aos 240, 360 e 570 DAS e o \u00edndice de conte\u00fado de clorofila total aos 570 DAS foram primeiramente testados para a verifica\u00e7\u00e3o de uma distribui\u00e7\u00e3o normal atrav\u00e9s do programa GraphPad InSTAT, vers\u00e3o 3,0 (GraphPad software, San Diego, USA). Ap\u00f3s a confirma\u00e7\u00e3o da distribui\u00e7\u00e3o normal desses conjuntos de dados os valores m\u00e9dios nos distintos tratamentos foram comparados por meio do teste

t de Student ao nível de 5% de probabilidade utilizando o mesmo programa GraphPad InSTAT citado anteriormente. Os valores médios e o desvio padrão de A_{maxa} , L_c , LSF , Re , A_{pot} e ϵ foram obtidos por meio dos valores das curvas da fotossíntese líquida em função do FFFA ou em função da concentração atmosférica externa (A_{pot}) e interna (ϵ) de CO_2 nos três períodos de amostragem (240, 360 e 570 DAS). Os valores de A_{maxa} , L_c e Re foram determinados por meio dos ajustes não lineares das curvas A-FFFA utilizando o software Origin versão 3,0 (Microcal Software, Northampton, USA).

Resultados e Discussão

Sobrevivência, crescimento e alocação de biomassa

Até a última coleta (570 DAS) nenhum indivíduo morreu (100% de sobrevivência) tanto na área aberta quanto na sombra. O mesmo aconteceu com as plantas jovens transplantadas diretamente no campo em ambas condições de irradiância, desde janeiro de 2002 até janeiro de 2004 (aos 1.230 DAS). Leite & Salomão (1992), estudando a estrutura populacional de plantas jovens de *C. langsdorffii* em mata galeria (ambiente mais sombreado que o cerradão) encontraram elevada taxa de sobrevivência mesmo sob intensa herbivoria. No entanto, *C. langsdorffii* crescendo em área aberta apresentou os maiores valores de altura, área foliar total e biomassa total, principalmente aos 570 DAS (Figura 1).

Sob sombra no início do desenvolvimento (até 360 DAS), as plantas jovens apresentaram valores significativamente diferentes da razão raiz/parte aérea entre os tratamentos (Figura 1). Plantas jovens que desenvolvem algumas características adaptativas para o estresse hídrico, tal como aumento da biomassa radicular em relação a biomassa da parte aérea, podem apresentar maior sucesso na ocupação sob dossel de florestas secas (Khurana & Singh 2001). Sob sombra, o comportamento de *C. langsdorffii* no estágio inicial de desenvolvimento é rapidamente acumular a maior quantidade de carbono nas raízes para poder utilizá-los quando a aquisição desse recurso torna-se mais restrita (estação seca). De acordo com Sarmiento (1984), esta é uma estratégia de

sucesso na ocupação das savanas neotropicais, pois favorece o estabelecimento inicial e permite a espécie sobreviver apesar de geralmente resultar em menor área fotossintética.

Fig 1

A partir dos 360 DAS, quando as plantas jovens não investiram mais intensamente em biomassa radicular, os valores da RAF tornaram-se maiores na sombra que na área aberta. Hoffmann & Franco (2003), comparando nove espécies jovens de Cerrado e de mata de galeria, constataram que as plantas jovens de mata investem em maior área foliar por massa de planta (maior RAF). Entretanto, esse comportamento após 360 DAS em *C. langsdorffii* não compensou a menor capacidade fotossintética nos indivíduos sombreados, pois o valor de biomassa total foi menor na sombra que na área aberta aos 570 DAS (Figura 2 e Tabela 1).

Esta alternância de comportamento na alocação de biomassa sob o dossel (antes e após 360 DAS) é importante, pois o intenso investimento em biomassa radicular durante o estágio inicial de desenvolvimento (característica típica de espécies de Cerrado) facilita o estabelecimento, e a sobrevivência durante os períodos de seca. O maior investimento na parte aérea após 360 DAS (comportamento semelhante as espécies florestais tropicais) aumenta a capacidade de competição por irradiância, e aquisição de carbono. Este comportamento (de alteração na alocação de biomassa antes e após 360 DAS) pode em parte explicar porque *C. langsdorffii* é uma das espécies mais importantes tanto no Cerrado (ocorrendo em mais de 50% de um total de 376 áreas estudadas, Ratter *et al.* 2003) como na floresta ciliar (em mais de 50% de 43 levantamentos extra-amazônicos, Rodrigues & Nave 2000).

O crescimento de *C. langsdorffii* é reduzido até que maiores valores de irradiância se tornem disponíveis. Esse fato pode ser comprovado pelo lento crescimento em altura aos dois anos após o transplante (1.230 DAS) das plantas jovens sob o dossel ($28,3\text{cm} \pm 12,7$) o que representa um acréscimo de somente 29% em relação à altura apresentada antes do transplante (570 DAS). Sob condições não limitantes de irradiância, os indivíduos transplantados em área aberta apresentaram altura de $134,8\text{cm} \pm 56,7$ após dois anos (1.230 DAS), o que representa um aumento de 435% em

relação às plantas envasadas em área aberta aos 570 DAS. Enquanto elevadas taxas de crescimento e aquisição de recursos podem ser importantes na determinação do sucesso de espécies desenvolvendo-se em áreas abertas, reduzidas taxas de crescimento e a habilidade para resistir ao ataque de patógenos e herbívoros são importantes para o sucesso de ocupação sob intenso sombreamento (Kitajima 1994). *C. langsdorffii* apresenta sucesso contra patógenos e herbívoros possuindo defesa baseada em compostos de carbono, tal como os taninos (Langenheim *et al.* 1986).

Fig 2

Parâmetros das trocas gasosas e índice de conteúdo de clorofila total

Houve pronunciado efeito das distintas irradiâncias sobre as curvas A - FFFA para as plantas jovens de *C. langsdorffii* (Figura 2). Quando as medidas foram realizadas nas folhas desenvolvidas em área aberta as plantas jovens exibiram clara superioridade de A_{\max} em relação às plantas sob sombra (Tabela 1) e isso permitiu um maior ganho de carbono, proporcionando maior massa seca total (Figura 1).

A minimização do custo/benefício da produção da folha sob sombra resultou em menores valores do L_c , LSF e, principalmente, Re (Tabela 1). Fica claro o maior investimento no sistema antena das plantas sob sombra, as quais apresentaram maiores valores ($P < 0,05$) do conteúdo total de clorofila ($57,2 \pm 6,4$) em relação à área aberta ($41,3 \pm 8,2$). A maior quantidade de clorofila presente nas plantas sob sombreamento é considerado um ajuste fisiológico que aumenta a eficiência da captura de irradiância. O sombreamento severo pode causar decréscimo na concentração de clorofila (Kozlowski & Pallardy 1996), o que não ocorreu, indicando que o sombreamento imposto pelo fragmento florestal não é suficiente para limitar alguns ajustes fisiológicos foliares dos indivíduos jovens de *C. langsdorffii*.

Elevadas concentrações momentâneas de CO_2 resultaram em valores de fotossíntese líquida cerca de duas vezes maiores (Figura 2) em ambas condições de irradiância nos três períodos de avaliação (240, 360 e 570 DAS). Os menores valores da eficiência aparente de carboxilação (ϵ) para os

indivíduos cultivados sob dossel refletem provavelmente as menores concentrações foliares de Rubisco nestas condições (Kozlowski & Pallardy 1996).

Tab 1

Concentração de nutrientes foliares

Os valores dos nutrientes foliares de *C. langsdorffii* nos dois tratamentos mostraram que somente o P e o S estão em concentrações inferiores a necessidade média das plantas terrestres (Tabela 2). Isto mostra que o P, um dos principais nutrientes limitantes da produtividade de espécies lenhosas no Cerrado (Furley 1999) limita o desenvolvimento desta e outras espécies tanto em áreas abertas quanto sob o dossel de fisionomias mais fechadas. Os valores dos macronutrientes expressos em massa de folíolo foram semelhantes tanto na sombra como em área aberta (Tabela 2). Apesar da não ocorrência de diferenças estatísticas nos valores das concentrações de macronutrientes foliares em g kg^{-1} nos dois tratamentos isso não refletiu em valores semelhantes ou mais elevados de A_{maxa} sob sombra. A semelhança nas concentrações de macronutrientes foliares sob dossel e área aberta seria somente um reflexo dos menores valores da MEF sob sombra. O maior índice de conteúdo de clorofila na folha sob sombra relacionou-se positivamente com a maior concentração de N foliar das plantas jovens desenvolvendo-se sob o dossel florestal. Essa correlação é atribuída, principalmente, ao fato de que 50 a 70% do N total das folhas serem integrantes de enzimas que estão associadas aos cloroplastos (Evans 1989).

Tab 2

Curso diário da fotossíntese líquida, potencial hídrico foliar e fluorescência da clorofila das plantas jovens transplantadas

Na Figura 3 pode ser notada a sazonalidade hídrica típica das regiões do Cerrado. Em 2002 não houve precipitação durante os meses de abril e junho e em 2003 somente no mês de julho ocorreu ausência total de precipitação. No ano de 2002 a estiagem foi tão rigorosa quanto na região do

planalto central do Brasil (Brasília – DF, área *core* do Cerrado) onde a estação seca é geralmente mais intensa, apresentando de dois a três meses sem precipitação (Franco 2002). No planalto central somente nos meses em que não há precipitação (geralmente entre julho a setembro) há um decréscimo dos valores de potencial hídrico do solo (Ψ_s), com $\Psi_s < -1,5$ MPa nas camadas acima de 0,85m (Franco 2002). Veranicos não ocorreram durante estação chuvosa de 2002 e 2003. Na estação seca registraram-se os menores valores de temperatura. (Figura 3).

Fig 3

Quando a precipitação diminuiu ao longo da estação seca, a penetração da irradiância no interior do dossel aumentou devido à abscisão das folhas das árvores adultas (Figura 4). De todas fisionomias densas que ocorrem no Cerrado o cerradão e a mata semidecídua apresentam maior incidência de irradiância no seu interior na época seca devido a deciduidade parcial das folhas (Ressel *et al.* 2004). Os valores integrados do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (IFFFA, mol fótons m^{-2} dia^{-1}) abaixo do dossel, mostraram um decréscimo de 49% da irradiância no período chuvoso em relação à época seca (Tabela 3).

Fig 4

O efeito combinado da maior disponibilidade de irradiância, e dos maiores valores da fotossíntese líquida (Figura 4) foram responsáveis pela maior assimilação no curso do dia na área aberta (Tabela 3). Sob sombra, as plantas jovens apresentaram maiores valores de IA durante o período chuvoso que na estação seca, apesar da maior incidência de irradiância no período seco (Tabela 3). Os valores mais negativos de $I\Psi_f$ contribuíram para a maior restrição de IA na sombra durante o período seco (Tabela 3).

Tab 3

Os valores integrados do potencial hídrico foliar ($I\Psi_f$, MPa 10^3 dia⁻¹) na estação seca foram mais negativos (Tabela 3). Porém, a plena sobrevivência das plantas jovens de durante o período seco reflete a elevada resistência desta espécie ao estresse hídrico. Prado *et al.* (1994) avaliaram a resposta das trocas gasosas foliares de plantas jovens de *C. langsdorffii* sob estresse induzido e obtiveram reduzidos valores de Ψ_f (-3,5 MPa, similar às plantas esclerófilas de clima mediterrâneo) para A e gs igual a zero. Os mesmos autores concluíram ainda que a habilidade de plantas jovens de *C. langsdorffii* em tolerar reduzidos valores de Ψ_f e conseguir recuperar o estado hídrico foliar durante a noite capacita a sobrevivência desta espécie durante um extenso período de seca.

A razão FV/Fm tem sido o parâmetro mais utilizado para a detecção da fotoinibição da fotossíntese, e valores máximos em plantas não submetidas a estresses ambientais estão por volta de 0,83 (Mattos *et al.* 2002). Esta condição somente ocorreu nos folíolos das plantas jovens desenvolvendo-se sob sombra no período chuvoso (Figura 3). Portanto, mesmo sob sombra ocorreu fotoinibição durante o período seco. Sob sombra os menores valores de Fv/Fm para *C. langsdorffii* durante o período seco refletem a maior intensidade do FFFA associado ao maior estresse hídrico (Figura 4).

A Figura 5 mostra a taxa fotossintética (A) das plantas jovens de *C. langsdorffii* durante os *sunflecks* no interior do fragmento florestal nos horários de 08h00, 11h00, 12h00 e 13h00 no curso do dia nos períodos seco e chuvoso. Durante os *sunflecks* os maiores valores de A ocorreram no período chuvoso apesar da menor incidência de feixes de irradiação solar em relação ao período seco (Figura 5). No período chuvoso os valores menos negativos do $I\Psi_f$ (Tabela 4) e maiores valores da razão Fv/Fm em relação ao período seco é que propiciaram os maiores valores de A durante os cursos diários (Figura 4). Portanto, os feixes de irradiação solar que incidiram nas plantas sombreadas ocorreram em maior intensidade no período seco, porém foram mais efetivos para o ganho de carbono durante a estação chuvosa.

Fig 5

Agradecimentos

Esse trabalho teve o apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, bolsa Doutorado a CCR), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq-PRONEX) e Fundo Nacional do Meio Ambiente (FNMA).

Referências Bibliográficas

- CASTRO, A.A.J.F., MARTINS, F.R., TAMASHIRO, J.Y. & SHEPERD, G.J. 1999. How rich is the flora of Brazilian Cerrados? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86:192–224.
- CHAPIN, F.S. III. 1991. Integrated responses of plants to stress. *Bioscience* 41:29-36.
- HOFFMANN, W.A., ORTHEN, B. & FRANCO, A.C. 2004. Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia* 140:252-260.
- HOFFMANN, W.A. & FRANCO, A.C. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology* 91:475-484.
- FRANCO, A.C. 2002. Ecophysiology of woody plants. *In* The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, eds.). Columbia University Press, Irvington, p. 178-197.
- FURLEY, P.A. 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian Cerrados. *Global Ecology & Biogeography* 8:223-241.
- KANEGAE, M.F., BRAZ, V.S. & FRANCO, A.C. 2000. Efeitos da disponibilidade sazonal de água e luz na sobrevivência de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos Cerrados do Brasil Central. *Brazilian Journal of Botany* 23:459-468.
- KITAJIMA, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 8:419-428.
- KOZLOWSKI, T.T. & PALLARDY, S.G. 1996. *Physiology of wood plants*. San Diego, Academic Press, pp 411.

- KHURANA, E. & SINGH, J.S. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28:39–52.
- LANGENHEIN, J.H., MACEDO, C.A., ROSS, M.K. & STUBBLEBINE, W.H. 1986. Leaf development in the tropical leguminous tree *Copaifera* in relation to microlepidopteran herbivory. *Biochemical Systematics and Ecology* 14:51-59.
- LARCHER, W. *Ecofisiologia Vegetal*. 2000. São Carlos, Rima, pp 531.
- LEITE, A.M.C & SALOMÃO, A.N. 1992. Estrutura populacional de regenerantes de Copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf.) em mata ciliar do Distrito Federal. *Acta Botânica Brasileira* 6:123-133.
- MATTOS, E.A., LOBO, P.C. & JOLY, C.A. 2002. Overnight rainfall inducing rapid changes in photosynthetic behaviour in a Cerrado woody species during a dry spell amidst the rainy season. *Australian Journal of Botany* 50:241-246.
- PRADO, C.H.B.A., MORAES, J.A.P.V. & MATTOS, E.A. de. 1994. Gas exchange and leaf water status in potted plants of *Copaifera langsdorffii*. 1. Responses to water stress. *Photosynthetica* 30:207-213.
- PRADO, C.H.B.A. & MORAES, J.A.P.V. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33:103-112.
- PRADO, C.H.B.A., PASSOS, E.E.M. & MORAES, J.A.P.V. 2001. Photosynthesis and water relations of six tall genotypes of *Cocos nucifera* in wet and dry seasons. *South African Journal of Botany* 67:169-176.
- PRADO, C.H.B.A., RONQUIM, C.C.R. & PERON, M.C.C. (prelo). Balanço de carbono em duas espécies lenhosas jovens de Cerrado cultivadas sob irradiação solar plena e sombreadas. *In* BIODIVERSIDADE, Ecologia e Conservação do Cerrado (A. Scariot, J.C. Sousa-Silva & J.C. Felfili, eds.).

- RATTER, J.A., BRIDGEWATER, S. & RIBEIRO, J.F. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany* 60:57–109.
- RESSEL, K., GUILHERME, F.A.G, SCHIAVINI, I. & OLIVEIRA, P.E. 2004. Ecologia morfofuncional de plântulas de espécies arbóreas da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. *Revista Brasileira de Botânica* 27:311-323.
- RODRIGUES, R.R. & NAVE A.G. 2000. Heterogeneidade florística de matas ciliares. *In* Matas ciliares: conservação e recuperação (RODRIGUES, R.R. & LEITÃO FILHO, H.F. eds). EDUSP: FAPESP, São Paulo, p. 45-72.
- SARMIENTO, G. 1984. The ecology of neotropical savannas. Harvard University Press, Cambridge, USA.
- SILVA, F.C. 1999. Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes. EMBRAPA, p. 370.
- TOLENTINO, M. 1967. Estudo crítico sobre o clima da região de São Carlos. Prefeitura Municipal de São Carlos, pp 67.
- VALLADARES, F. & PEARCY, R.W. 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment* 25:749–759.

Tabelas

Tabela 1. Média \pm desvio padrão dos valores máximos de fotossíntese expressa em área (capacidade fotossintética, A_{\max}), ponto de compensação à luz (Lc), luz que satura a fotossíntese líquida (LSF), respiração no escuro (Re), fotossíntese máxima expressa em área em função da concentração saturante de CO_2 (capacidade fotossintética potencial, A_{pot}) e eficiência aparente de carboxilação (ϵ) em folíolos totalmente expandidos de *Copaifera langsdorffii* cultivadas em área aberta (sol) e em área sombreada (sombra) aos 240, 360 e 570 dias após a semeadura (DAS).

Parâmetros aos 240, 360 e 570 DAS (n=3)	Sol	Sombra
A_{\max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$9,9 \pm 1,1$	$5,6 \pm 1,4$
Lc ($\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$59,0 \pm 20,8$	$45,7 \pm 18,2$
LSF ($\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	1318 ± 259	961 ± 237
Re ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$1,1 \pm 0,1$	$0,6 \pm 0,1$
A_{pot} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$21,9 \pm 0,8$	$12,5 \pm 3,5$
ϵ ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$0,077 \pm 0,02$	$0,029 \pm 0,01$

Tabela 2. Valores médios \pm desvio padrão da concentração de macronutrientes nos folíolos expressa em massa (g kg^{-1}) de plantas jovens de *Copaifera langsdorffii* cultivadas em área aberta (sol) e sombreada (sombra). A terceira coluna representa a necessidade média dos elementos minerais na fitomassa de plantas terrestres em g kg^{-1} , segundo Larcher (2000), baseado em vários autores. Valores médios seguidos pela mesma letra para cada nutriente entre as condições de irradiância não diferem entre si a 5% de probabilidade pelo teste t de Student.

Concentração dos Nutrientes foliares aos 240, 360, e 570 DAS (n=6)	Sol	Sombra	Necessidade média das plantas terrestres
nitrogênio (N)	19,4 \pm 0,6 a	22,6 \pm 0,8 a	15-25
fósforo (P)	1,0 \pm 0,2 a	1,1 \pm 0,2 a	1,5-3
potássio (K)	7,9 \pm 2,2 a	9,2 \pm 1,2 a	5-20
cálcio (Ca)	6,6 \pm 2,9 a	6,8 \pm 1,6 a	3-15
magnésio (Mg)	1,5 \pm 0,9 a	1,7 \pm 0,3 a	1-3

Tabela 3 – Valores integrados (dia^{-1}) do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (IFFFA), fotossíntese líquida (IA) e potencial hídrico foliar ($I\Psi_f$) durante o curso diário das trocas gasosas de plantas jovens de *Copaifera langsdorffii* crescendo em área aberta (sol) e sombreada (sombra) nas estações seca (17/07/2002) e chuvosa (20/02/2003).

Parâmetros	Seca		Chuva	
	Sol	Sombra	Sol	Sombra
IFFFA ($\text{mol fótons m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$)	50,98	5,49	58,74	2,77
IA ($\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$)	101,56	36,12	285,40	62,43
$I\Psi_f$ ($\text{MPa } 10^3 \text{ dia}^{-1}$)	-42,98	-52,62	-29,80	-25,30

Legendas das Figuras

Figura 1 - Valores médios (colunas) e desvio padrão (linhas acima das colunas) da biomassa total, altura, razão raiz/parte aérea, razão da área foliar (RAF), massa específica foliar (MEF) e área foliar total de *Copaifera langsdorffii* cultivada em área aberta (colunas claras) e sob sombra (colunas escuras) aos 240, 360 e 570 dias após a semeadura (DAS). Valores médios seguidos pela mesma letra para cada variável na mesma idade (DAS) entre as condições de irradiância não diferem entre si a 5% de probabilidade pelo teste de t de Student. n=10

Figura 2 – Fotossíntese líquida (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA, $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e da concentração interna de CO_2 (C_i). Esses valores foram obtidos em folíolos completamente expandidos de *Copaifera langsdorffii* em área aberta (símbolos abertos) e em sombra (símbolos sólidos) aos 240, 360 e 570 dias após a semeadura (DAS).

Figura 3 - Valores mensais da precipitação (barras) e das médias máxima (Tmax), média (Tmed) e mínima (Tmin) da temperatura do ar durante os anos de medições das trocas gasosas dos cursos diários das plantas jovens transplantadas. As setas sobre as barras indicam os meses que os cursos diários da fotossíntese líquida, potencial hídrico foliar e fluorescência da clorofila foram obtidos.

Figura 4 - Valores médios (símbolos) \pm desvio padrão (barras acima e abaixo dos símbolos) do curso diário do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA), fotossíntese líquida (A), eficiência fotoquímica potencial (F_v/F_m) e potencial hídrico foliar (Ψ_f) determinados em folhas de plantas jovens de *Copaifera langsdorffii* crescendo em área aberta (símbolos abertos) ou sob sombra (símbolos sólidos) durante as estações seca e chuvosa.

Figura 5 - Taxa fotossintética líquida (A) sob feixes diretos fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA), medidos no curso do dia (08h00, 11h00, 12h00 e 13h00) em plantas jovens de *Copaifera langsdorffii* sob dossel florestal. Os valores foram obtidos na estação seca (17/07/2002, 690 dias após a semeadura, DAS) e úmida (20/02/2003, 800 dias após a semeadura, DAS).

Figura 1

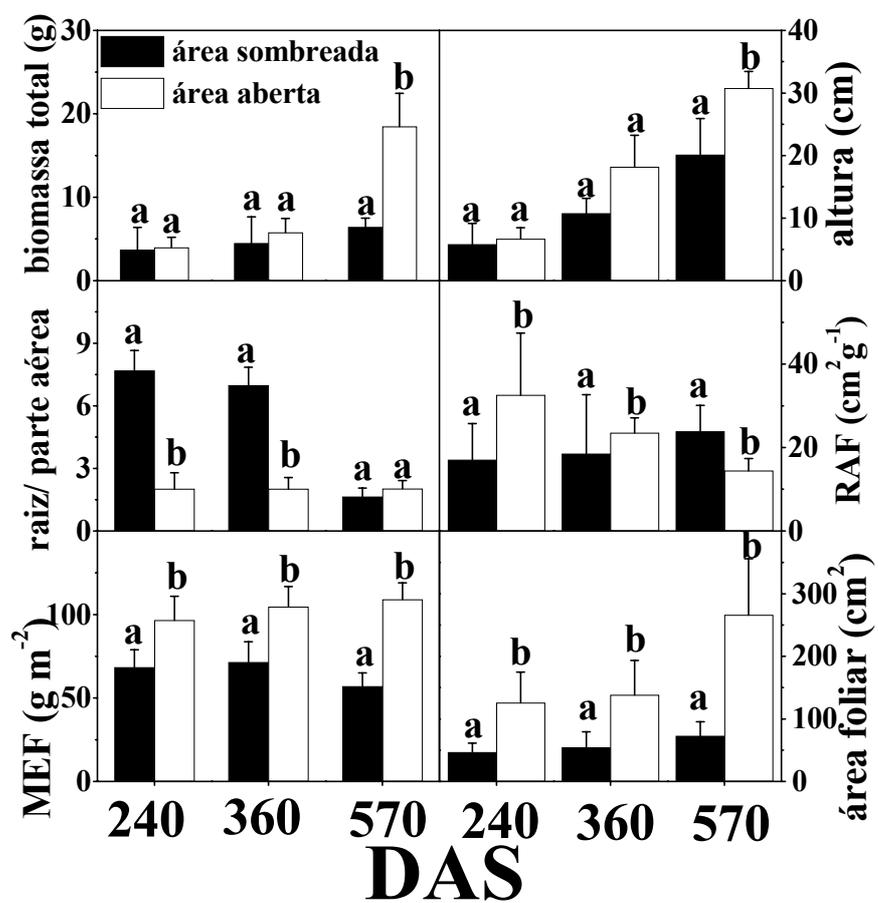


Figura 2

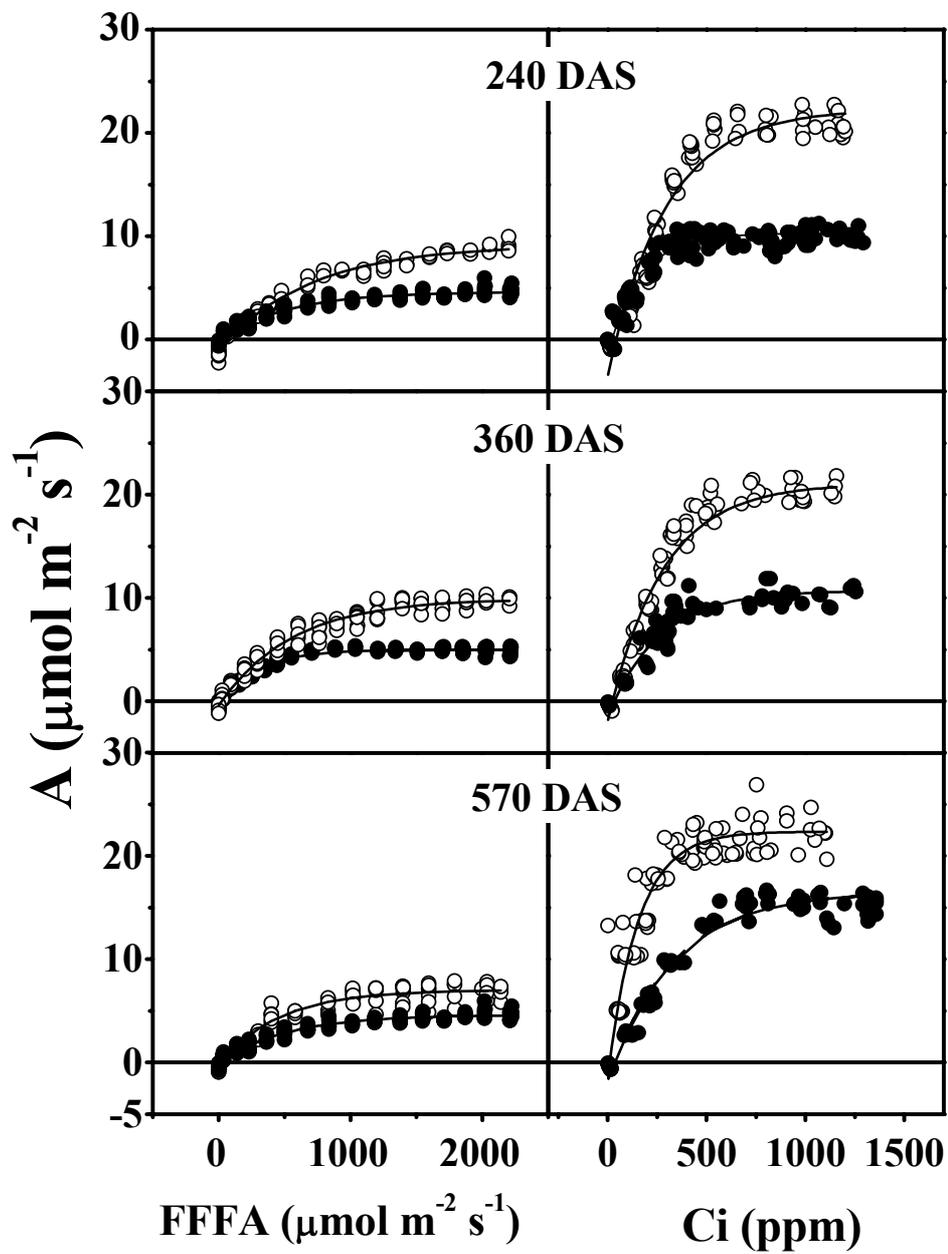


Figura 3

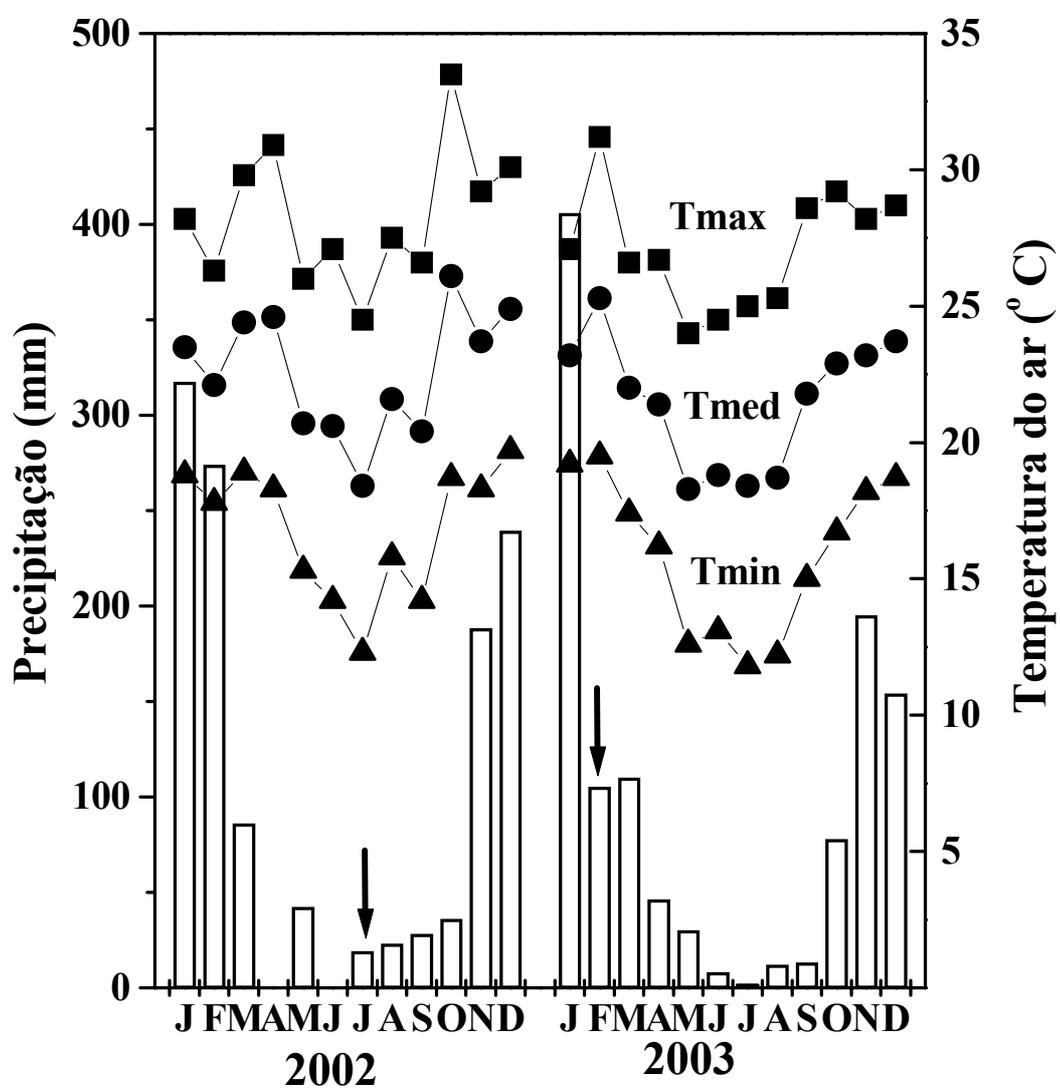


Figura 4

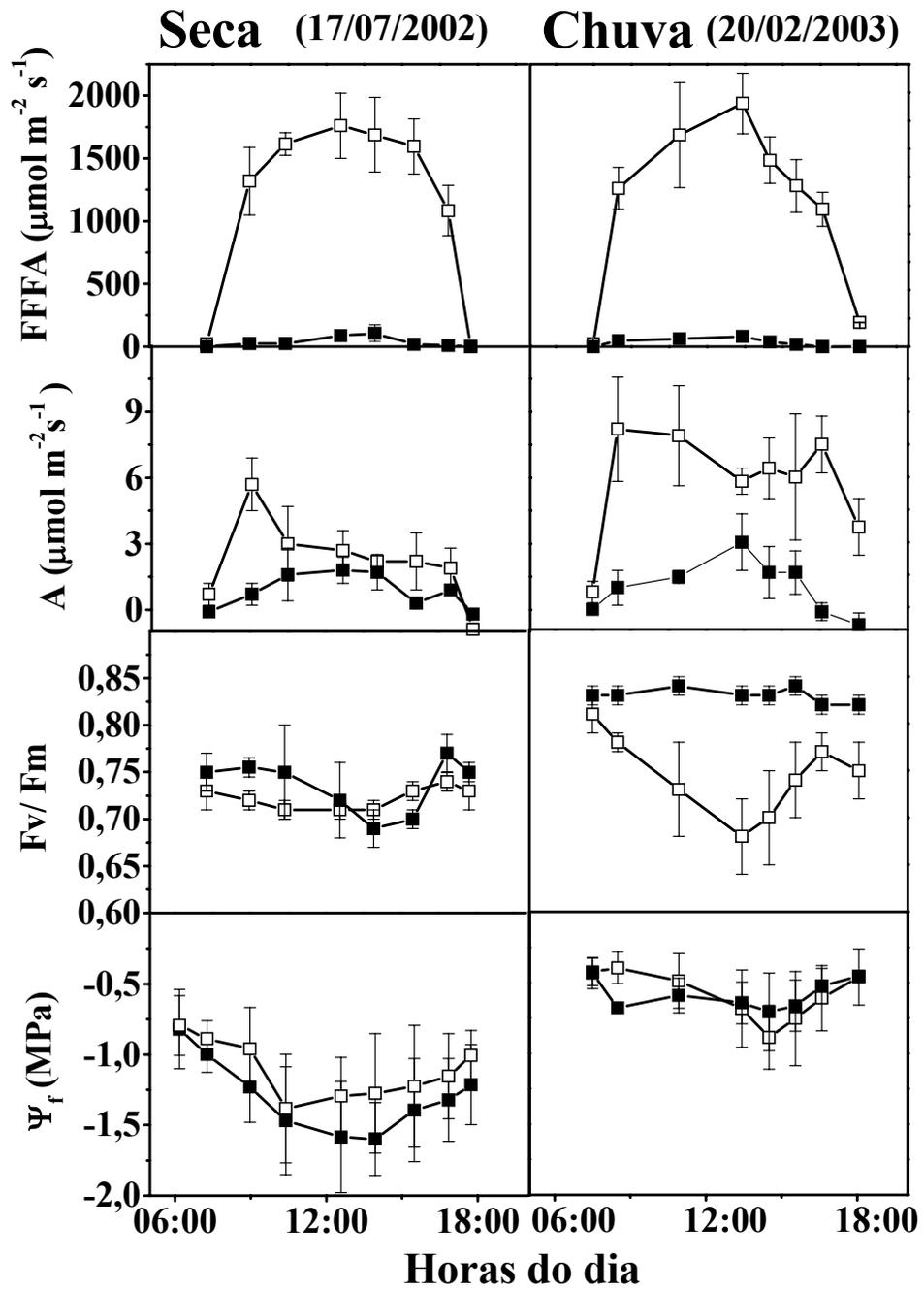
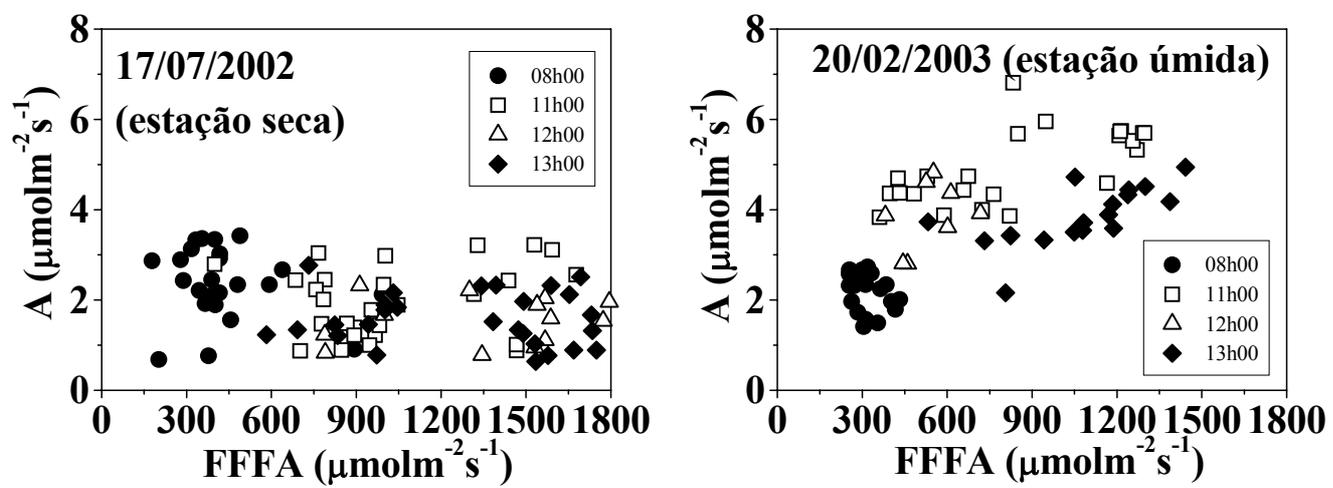


Figura 5



Conclusões Gerais

Para todas espécies houve efeito positivo e efetivo sob elevadas irradiâncias: maiores valores de A_{\max} , biométricos e de biomassa.

Ocorreram ajustes fisiológicos (menores valores de R_e , L_c , LSF e Fr) e morfológicos (menores valores da MEF e maiores valores da RAF) sob sombreamento.

O maior comprimento radicular dos indivíduos em área aberta permitiu explorar maior volume de solo.

Houve efeito positivo de elevadas concentrações momentâneas de CO_2 proporcionando maiores valores de A_{\max} e $A_{\max m}$.

O período seco limitou fortemente o balanço hídrico e de carbono e provocou maior mortalidade das plantas jovens (*V. tucanorum* e *S. adstringens*).

Os valores de F_v/F_m durante o período seco foram mais restritivos para o ganho de carbono na sombra que na área aberta.

As menores concentrações de alguns macronutrientes foliares expresso em massa na sombra em relação a área aberta ocorreu em função dos menores valores da MEF sob sombra.

Os maiores valores do índice de conteúdo de clorofila foliar ocorreram sob sombra (maior investimento no sistema antena).

Feixes de irradiação solar que incidiram nas plantas sombreadas ocorreram em maior intensidade no período seco, porém foram mais efetivos para o ganho de carbono na estação chuvosa.