

Estabelecimento e crescimento de plantas jovens de *Vochysia tucanorum* Mart. (Vochysiaceae) em área aberta e sombreada sob dossel florestal

Establishment and growth of young plants of *Vochysia tucanorum* Mart. (Vochysiaceae) in open and shaded area under forest canopy

Carlos Cesar Ronquim¹, Carlos Henrique Britto de Assis Prado² e João Paulo Souza³

Resumo

O estabelecimento de plantas jovens de espécies lenhosas apresenta-se como um estágio crítico no seu ciclo de vida, principalmente quando as plantas estão sujeitas a variados tipos de estresses. O objetivo desse estudo foi avaliar o estabelecimento de *Vochysia tucanorum* crescendo sob sombra e sol pleno em condições de campo por meio das trocas gasosas, da concentração de nutrientes foliares, da fluorescência e do conteúdo de clorofila "a". As trocas gasosas foliares, a fluorescência da clorofila "a" e o potencial hídrico foram determinados durante cursos diários nas estações seca e chuvosa, obtendo as respostas do balanço de carbono e hídrico nos distintos ambientes. O potencial hídrico foliar e o ganho de carbono foram fortemente reduzidos nos indivíduos sob sombra na estação seca. A competição por água no solo provocou efeito negativo na sobrevivência e no crescimento, principalmente sob sombra. Os indivíduos sob sombreamento apresentaram maior valor do conteúdo de clorofila e área foliar específica. No período seco a condutância estomática e a fotossíntese líquida diminuíram tanto nos indivíduos jovens sob sol pleno quanto nos indivíduos sob sombra. A eficiência fotoquímica potencial do fotossistema II durante a estação chuvosa foi superior em plantas sombreadas, mas essa maior eficiência praticamente desapareceu durante a estação seca. As alterações nos valores de potencial hídrico foliar e condutância estomática indicam que os indivíduos jovens sombreados estão sujeitos a maior estresse hídrico durante o período seco que os indivíduos crescidos sob sol pleno. O maior comprimento radicular e maior biomassa dos indivíduos em área aberta permitiu explorar maior volume de solo. Portanto, a estação seca pode ser mais crítica para plantas jovens de espécies lenhosas de cerrado sob sombra, limitando significativamente o balanço hídrico, de carbono e o estabelecimento.

Palavras-chave: biomassa; comprimento radicular; fluorescência da clorofila "a"; irradiância; sobrevivência; trocas gasosas foliares

Abstract

The establishment of young woody plants is a critical stage in their life cycle, particularly when the plants are subjected to stresses. The objective of this study was to evaluate the establishment of *Vochysia tucanorum* growing in shade or under full solar irradiance under field conditions by means of leaf gas exchange, nutrient concentration, fluorescence of chlorophyll a and concentration of chlorophyll. The leaf gas exchange, fluorescence of a chlorophyll and water potential were determined along the daily courses in dry and wet seasons to obtain the responses of carbon and water balances in both environments. The competition for water in soil provoked a significant negative effect in the survivorship and growth of *V. tucanorum*, mainly in shade. On the other hand the seedlings showed a high specific leaf area and chlorophyll content in shade. In the dry season the stomata conductance and net photosynthesis decrease both in young plants under full solar irradiance and in shade. The water potential and carbon gain were strongly reduced in individuals in shade in the dry season. Potential photochemical efficiency of photosystem II was higher in shade plants than under full sun during the rainy season, but these differences almost disappeared in the dry season. The changes in water potential and in stomata conductance values indicated that shaded plants are subjected to more intense water stress in the dry season. The high values of biomass and length of root system in sun-grown individuals allowed high soil volume exploitation. Thus, the dry season is more critical to cerrado young woody shade plants, significantly limiting water and carbon balance, as well as seedling establishment.

Keywords: biomass; "a" chlorophyll fluorescence; irradiance; leaf gas exchange; root length; survivorship

¹Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. EMBRAPA - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Monitoramento por Satélite, Campinas, SP, Brasil, CEP 13088-300 – E-mail: carlos.ronquim@cnpm.embrapa.br

²Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. UFSCar - Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Botânica, São Carlos, SP, Brasil, CEP 13565-905 – E-mail: prado_chba@yahoo.com.br

³Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. UFV - Universidade Federal de Viçosa, Campus Florestal, Florestal, MG, Brasil, CEP 35690-000 – E-mail: joaopaulobio@hotmail.com

INTRODUÇÃO

Um mosaico de fitofisionomias forma o complexo vegetacional do cerrado, com ampla variação da densidade de espécies lenhosas. Existem diferenças marcantes entre o padrão de irradiância e da disponibilidade de água entre a vegetação aberta onde predominam espécies herbáceas de reduzida estatura, e a vegetação densa com predomínio de espécies lenhosas. Em fitofisionomias mais abertas, como o campo limpo, predomina o estrato herbáceo onde a incidência luminosa não é um fator limitante e as espécies herbáceas (principalmente de gramíneas) apresentam sistemas radiculares mais superficiais. Por outro lado, no cerradão a vegetação lenhosa apresenta sistemas radiculares mais profundos e a incidência luminosa nos estratos inferiores da vegetação é muito limitada devido à formação de um dossel contínuo (NAVES-BARBIEIRO *et al.*, 2000; SCHOLZ *et al.*, 2002).

Além da limitação da disponibilidade luminosa as plântulas de espécies lenhosas que se desenvolvem sob o dossel de um cerradão podem sofrer um estresse hídrico adicional devido à variação sazonal hídrica anual e competição por água com plantas lenhosas adultas. A proteção contra a elevada irradiância solar no cerradão durante a estação seca é acompanhada por uma menor produtividade em função da reduzida disponibilidade de energia para assimilação de carbono (FRANCO, 2005; KANEGAE *et al.*, 2000; PRADO *et al.*, 2005; RONQUIM *et al.*, 2009; RONQUIM *et al.*, 2003). Por outro lado, plântulas de espécies lenhosas do cerrado crescendo em área aberta podem apresentar fotoinibição (FRANCO, 2002). A fotoinibição em plantas de cerrado pode ser mais severa se elevados valores de irradiância solar forem combinados com o déficit hídrico no período seco (LEMOS-FILHO, 2000; MATTOS *et al.*, 2002).

Hoffmann; Franco (2003) em estudo com nove espécies de plântulas lenhosas de cerrado desenvolvendo-se em distintas intensidades luminosas constataram que o sombreamento restringe o acúmulo de biomassa e provoca uma acentuada diminuição na alocação de matéria seca para as raízes. Portanto, o sombreamento pode diminuir a resistência dessas espécies aos estresses hídricos sazonais ou aos veranicos durante a estação chuvosa, devido às limitações na exploração por água no solo e armazenamento de carboidratos no sistema radicular.

Dessa maneira, quando o acesso à água é li-

mitado durante o período seco, um histórico de sombreamento intenso resultará na diminuição da sobrevivência das plantas jovens. Para testar essa hipótese foi avaliado o desempenho inicial de plantas jovens de *V. tucanorum* crescendo em área sob sol pleno e em área sombreada de um dossel florestal durante as estações seca e chuvosa. Para isso foi medido o crescimento, a sobrevivência, a concentração de nutrientes foliares e o conteúdo de clorofila em plantas jovens de *V. tucanorum* crescendo sob sombra e sol pleno. Em adição, foram avaliadas as trocas gasosas foliares, o potencial hídrico foliar e a fluorescência da clorofila "a" durante o curso diurno nas estações seca e chuvosa. As avaliações durante o crescimento das plantas jovens podem indicar ajustamentos morfofisiológicos de *V. tucanorum* devido às condições de estresse hídrico e de sombreamento. A capacidade de se desenvolver em condições de estresse hídrico e sombreamento pode estar fortemente relacionada ao sucesso de estabelecimento de plantas jovens nas diferentes fitofisionomias de cerrado.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécie estudada e área de estudo

Vochysia tucanorum é uma espécie acumuladora de alumínio (HARIDASAN, 1982) da família Vochysiaceae com ampla distribuição em áreas de cerrado (DURIGAN *et al.*, 2003; RATTER *et al.*, 2003) e também em formações florestais fora da vegetação de cerrado (CASTRO *et al.*, 1999).

O clima da região é sazonal com inverno seco (entre Abril e Setembro) seguido por verão úmido (entre Outubro e Março) e, de acordo com a classificação climática de Köppen, situa-se entre Aw e Cwa (Figura 1). Os dados meteorológicos dos anos de 2002 e 2003, quando foi realizado o curso diário das trocas gasosas das mudas plantadas em campo, foram coletados na estação meteorológica n.º. 83726, do Instituto Nacional de Meteorologia, localizada a 1 km de distância da área de estudo. Os dados da intensidade luminosa na área sob sol pleno (canteiro) e sob o dossel do fragmento florestal são apresentados na Tabela 1.

Delineamento experimental

Para o experimento foram obtidas mudas jovens de *V. tucanorum*, com quatro meses de idade plantadas em solo de cerrado contidos em sacos de polietileno com capacidade de armazenamento de 1000 cm³ de solo e com altura média

de 30 cm. Em janeiro de 2003, 60 mudas de *V. tucanorum* foram plantadas em campo, divididas em dois grupos em cada um dos dois seguintes ambientes: 1) 30 indivíduos foram plantados em canteiros sem nenhum sombreamento, no Jardim Experimental do Departamento de Botânica da Universidade Federal de São Carlos (DB-UFSCar, 21° 58' e 22° 00' S - 47° 51' e 47° 52' O) e 2) 30 indivíduos sob o dossel de um fragmento de vegetação natural, com presença de espécies e fisionomia de cerradão, situado a 70 m de distância do Jardim Experimental do DB-UFSCar. O fragmento de vegetação natural apresentava condições ambientais semelhantes às encontradas em cerradão, com reduzida disponibilidade de luz para as espécies sob o dossel (PRADO *et al.*, 2005; RONQUIM *et al.*, 2009). As mudas de *V. tucanorum* foram plantadas em espaços regulares de 1,5 m, em covas de 50x50x50 cm. Cada área experimental (canteiro sob sol pleno e subosque do fragmento) onde as mudas foram plantadas ocupava aproximadamente 80 m².

As características químicas do solo da área sob sol pleno (sol) e sob o dossel (sombra) onde as mudas foram transplantadas e se desenvolveram por 12 meses foram determinadas no laboratório de fertilidade de solo da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal (SP), da Universidade do Estado de São Paulo (UNESP) e são apresentadas na Tabela 2.

De acordo com a Tabela 2, pode-se notar que as características químicas dos solos dos dois ambientes onde as mudas de *V. tucanorum* foram plantadas são similares. As duas áreas ex-

Tabela 1. Porcentagem de irradiância em dias claros sobre plântulas de *Vochysia tucanorum* nos períodos seco e chuvoso em área aberta (sol pleno) e sob dossel (sombra) do fragmento florestal.

Table 1. Irradiance percentage in sunny days on *Vochysia tucanorum* seedlings in dry and rainy seasons in open (sunny) area and in understory (shaded).

Estação seca		Estação chuvosa	
Área aberta	Dossel florestal	Área aberta	Dossel florestal
100%	11%	100%	5%

Tabela 2. Análise química do solo da área aberta (sol) e do subosque (sombra). pH=valor determinado em solução de CaCl₂; P=fósforo; MO=materia orgânica total; K=potássio; Ca=cálcio; Mg=magnésio; CTC=capacidade de troca catiônica; H+Al=acidez potencial; Al=alumínio; SB=soma de bases; V=saturação de bases.

Table 2. Soil chemical traits in open (sunny) area and in understory (shaded). pH=value determined in CaCl₂ solution; P= phosphorus; MO=total organic matter; K=potassium; Ca=calcium; Mg=magnesium; CTC=cation exchange capacity; H+Al=potential acidity; SB=sum of bases; V=bases saturation.

Solo	pH	P	MO	K+	Ca ²⁺	Mg ²⁺	CTC	H+Al	Al	SB	V
		(mg dm ⁻³)	(g dm ⁻³)								
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

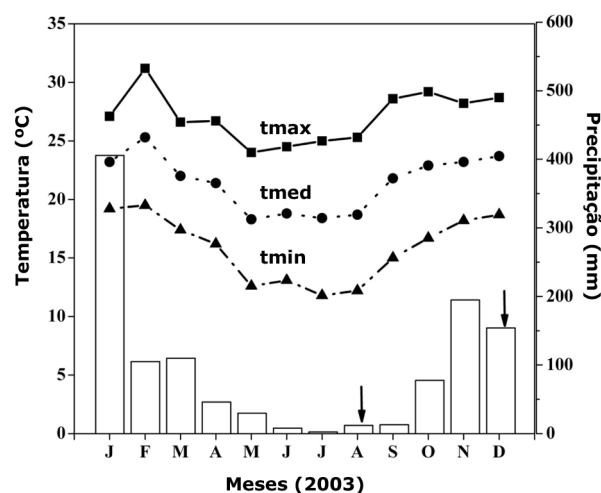


Figura 1. Valores mensais da precipitação (barras) e das médias máxima (Tmax), média (Tmed) e mínima (Tmin) da temperatura do ar durante o tempo de duração do experimento. As setas sobre as barras indicam os meses que os cursos diários das trocas gasosas, potencial hídrico foliar e fluorescência da clorofila "a" foram obtidos.

Figure 1. Monthly values of precipitation (bars) and mean values of maximum (Tmax), mean (Tmed) and minimum (Tmin) air temperature during experimental period. The arrows on bars indicated the months in which the daily courses of gas exchange, leaf water potential and a chlorophyll fluorescence measurements were acquired.

perimentais apresentam relevo semelhante, com topografia plana. Como este estudo pretende investigar o efeito da sombra sobre o estabelecimento e crescimento de mudas de *V. tucanorum* a homogeneidade dos ambientes sob o sol pleno e sombreado em relação às características químicas do solo e topografia facilitam a comparação dos resultados.

Determinação da mortalidade, biometria e conteúdo de clorofila total

A mortalidade das plantas foi determinada mensalmente, durante os 12 meses (Janeiro a Dezembro de 2003) subsequentes ao transplante das mudas nas áreas de estudo no ano de 2003. Após 12 meses do transplante oito indivíduos de cada tratamento foram utilizados para as determinações biométricas em dezembro de

2003 (POORTER; GARNIER, 1996). O número de folíolos de cada planta jovem de *V. tucanorum* foi contado e a altura total (cm) foi determinada desde a base até a inserção da última folha com auxílio de uma régua graduada em milímetros, nos oitos indivíduos de cada tratamento marcados previamente. O diâmetro do caule das plantas jovens (mm) foi determinado com um paquímetro digital (Mitutyo Inc., Japão) a 20 mm distante do solo. O comprimento total da raiz principal (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. Uma vala foi aberta no solo ao lado onde cada indivíduo estava plantado para facilitar a exposição radicular. Com um jato de água de baixa intensidade separou-se cuidadosamente o sistema radicular do solo.

As folhas tiveram suas imagens reproduzidas por um digitalizador antes da secagem em estufa por meio do programa Image-Pro, versão 4,0 (American Media Cybernetics, Silver Spring, Maryland, Estados Unidos). Para obtenção da área foliar específica (AFE), foram retirados discos foliares de 5,0 mm de diâmetro (um disco por folíolo expandido) num total de 32 discos distribuídos em oito indivíduos (mesmos indivíduos utilizados nas medidas biométricas) em cada tratamento. A coleta dos discos foliares para determinação da AFE foi realizada após 12 meses do plantio dos indivíduos de *V. tucanorum* nos dois experimentos. 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, Greifensee, Switzerland). O valor médio da AFE ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) foi obtido após a divisão da área do disco foliar (cm^2) pela massa seca (g) de cada disco.

O índice de conteúdo de clorofila total (CCI) foi obtido por meio do equipamento Chlorophyll Content Meter, modelo CCM-200 (Opti-Science, USA). Em dezembro foram determinados os valores CCI em dois pontos por folíolo expandido distribuídos em quatro folíolos diferentes por indivíduo em 10 indivíduos distintos daqueles utilizados para as medidas biométricas resultando em total de 80 medidas de CCI em casa condição de iluminação..

Concentração de nutrientes foliares

As mesmas folhas coletadas para as análises da AFE aos 12 meses após o plantio foram utilizadas para a determinação da concentração de macro (N, P, K, Ca e Mg) e micronutrientes (Al, B, Cu, Fe, Mn e Zn) em cada tratamento (sol e

sombra). Amostras contendo 5 g de folhas secas de dez indivíduos em cada condição de luz 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. A espectrofotometria de absorção atômica foi usada para determinação do Al e dos micronutrientes (B, Cu, Fe, Mn e Zn). Em cada tratamento foram realizadas quatro amostragens aos 12 meses de idade. As análises químicas dos nutrientes foliares 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, trocas gasosas e fluorescência da clorofila a

Para a determinação do curso diário (06h00min às 18h00min) do potencial hídrico foliar, fotossíntese líquida e fluorescência da clorofila "a", outro grupo de cinco indivíduos (mesmos indivíduos utilizados para a determinação dos valores de CCI) foi utilizado nos dois ambientes experimentais. As medidas foram feitas em dias com céu claro, sem nuvens, na estação seca (08/08/2003) e chuvosa (05/12/2003) em ambos os tratamentos (sol pleno e sombra), figura 1.

Para a determinação do potencial hídrico foliar (MPa) foram selecionados dois folíolos em cinco indivíduos em cada ambiente de crescimento. Os valores do potencial hídrico foliar foram determinados por meio de uma câmara de pressão tipo Scholander (modelo 3005, Soil Moisture Equipment Corp., Santa Barbara, CA, USA).

Para determinação da fotossíntese líquida (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) foram selecionados outros dois folíolos diferentes dos utilizados para determinação do potencial hídrico foliar nos cinco indivíduos sob sol pleno ($n=10$ folíolos) e sob sombra ($n=10$ folíolos). Um analisador de gases por infravermelho (IRGA, ADC, Hoddesdon, UK) modelo LCA-4 acoplado a um canhão de luz com controle de iluminação (PLU-002, ADC) conectado a uma câmara foliar PLCN-4 (ADC) foi utilizado para determinação dos valores de fotossíntese líquida. Durante as medições da fotossíntese líquida, 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. A irradiância na área sob sol pleno e na área sombreada foi determinada por meio do sensor da densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) acoplado na parte superior da câmara PLCN. Além dos valores da fotossíntese líquida foram obtidos os valores da transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A eficiência do uso da água (EUA) foi calculada pela divisão dos valores de fotossíntese líquida pela transpiração ($A/E - \mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$).

A emissão da fluorescência da clorofila "a" foi avaliada nos mesmos folíolos utilizados para a determinação dos valores de fotossíntese líquida com um fluorômetro portátil, modelo PAM 2000 (Heinz-Walz, Effeltrich, Alemanha) acoplado ao PC palmtop HP, modelo 200cx (HP, Corvallis, USA). Os folíolos foram previamente adaptados ao escuro durante 15 minutos com auxílio de cliques metálicos que bloquearam a penetração da luminosidade. Cada folíolo foi exposto à saturação por pulso de luz de alta intensidade ($2.250 \mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) por cinco segundos para a determinação da razão F_v/F_m .

Análise dos dados – Os valores médios da altura, diâmetro do caule, área foliar total por planta, número de folíolos, comprimento total da raiz principal, área foliar específica (AFE), índice de clorofila foliar total e concentração de nutrientes foliares aos 12 meses após o plantio foram calculados. Os valores médios das variáveis citadas foram comparados entre os dois tratamentos (sol e sombra) por meio do teste t de Student ao nível de 5% de diferença significativa utilizando o programa GraphPad InSTAT, versão 3,0 (GraphPad software, San Diego, USA).

RESULTADOS

Os solos, tanto da área sob sol pleno como da área sombreada, apresentaram-se predominantemente ácidos (Tabela 2). No solo sob o dossel florestal (área sombreada), a acidez foi provocada principalmente por íons H^+ e pela maior concentração de matéria orgânica (MO), que foi duas vezes maior do que na área sob sol pleno. No solo sob sol pleno a menor soma de bases (SB) e a menor capacidade de troca de cátions (CTC) indicaram que a MO foi a principal responsável pelas cargas negativas do solo.

V. tucanorum apresentou sobrevivência de 90 e 30% sob pleno sol e sob sombra respectivamente (Figura 2). O maior número de folíolos nas plântulas em área aberta foi responsável pela

maior área foliar total por planta nessa condição de irradiância ao final dos 12 meses após o plantio em janeiro de 2003 (Tabela 3). Os maiores valores (média \pm SD) do comprimento da raiz principal, diâmetro do caule e altura também foram obtidos em plantas jovens na sob sol pleno (Tabela 3). Por outro lado, maiores valores da área foliar específica (AFE) e do índice de conteúdo de clorofila foliar total ($p < 0,05$) ocorreram nas plantas crescendo na sombra (Tabela 3).

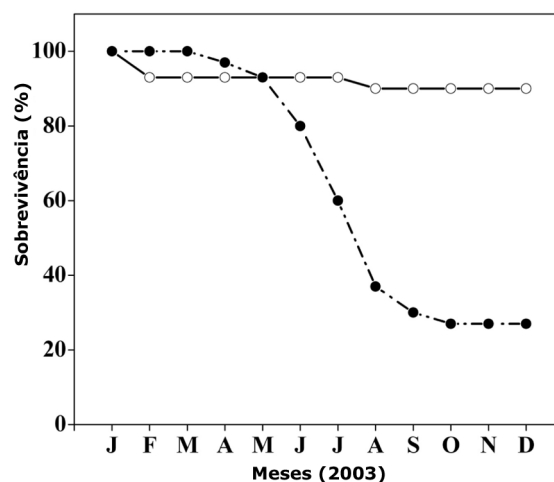


Figura 2. Sobrevivência (%) de plantas jovens de *Vochysia tucanorum* crescendo em área ensolarada (○) e área sombreada (●) durante o ano de 2003. As plantas foram transplantadas diretamente no solo no mês de janeiro. Trinta indivíduos (100%) foram transplantados em cada condição de irradiância.

Figure 2. Plant survivorship (%) of *Vochysia tucanorum* seedlings growing in sunny (○) and shaded (●) areas along year (2003). The plants were transplanted directly on soil in January. Thirty individuals (100%) were transplanted in each irradiance condition.

As concentrações de fósforo, potássio, cálcio e magnésio foram reduzidas em ambos os solos, o que refletiu na reduzida concentração de nutrientes foliares das plantas jovens nos dois ambientes (Tabela 4). Os valores de $\text{pH} < 5,0$ provocaram elevada disponibilidade de Al no solo e alta concentração de Al nas folhas (Tabela 4). O acúmulo de mais de 1.000 mg kg^{-1} de Al nas plantas dos dois tratamentos (sol e sombra) confirma nessa espécie a característica de acumular alumínio. As concentrações dos nutrientes foliares P, K, Ca, B, Cu, Zn e Al expressas em massa de folha foram semelhantes nos dois tratamentos (Tabela 4). Somente as concentrações foliares de N e Mg (macronutrientes) e Fe e Mn (micronutrientes) foram significativamente maiores nas plantas sob sombra do que sob sol pleno (Tabela 4). Houve diferença significativa ($p < 0,05$) na relação N:P entre plantas crescendo na sombra (22) e na área sob sol pleno (16).

Tabela 3. Valores médios \pm desvio padrão da altura, diâmetro do caule, área foliar total por planta, número de folíolos, comprimento da raiz principal, área foliar específica (AFE) e índice de clorofila foliar em plântulas de *Vochysia tucanorum* com 12 meses e crescimento em área ensolarada (sol) e sombreada (sombra). Diferentes letras nas mesmas linhas indicam diferenças significativas ($p < 0,05$ teste t de Student) entre as condições de irradiância. Para o índice de clorofila foliar (CCI) $n=10$ plantas por tratamento e para as demais características $n=8$ plantas por tratamento.

Table 3. Mean values \pm standard deviation of height, stem diameter, plant total leaf area, number of leaflets, root length, specific leaf area (SLA), and leaf chlorophyll index in young plants of *Vochysia tucanorum* with 12 months-old in sunny (sun) and shaded areas (shade). Different lower cases in line indicated significant differences ($p < 0.05$, Student t test) between contrasting irradiances. Leaf chlorophyll index had $n=10$ plants per treatment and other traits had $n=8$ plants per treatment.

Atributos	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 principal (cm)	44,9 \pm 22,1 a	23,6 \pm 12,9 b
AFE (cm ² g ⁻¹)	79,5 \pm 24,5 b	139,7 \pm 42,3 a
Índice de clorofila foliar total	27,7 \pm 3,6 b	48,1 \pm 8,2 a

Tabela 4. Valores médios \pm desvio padrão da concentração de nutrientes foliares expressa em massa (g kg⁻¹) em folíolos totalmente expandidos de plantas jovens de *Vochysia tucanorum* com 12 meses e cultivadas em área ensolarada (sol) e sombreada (sombra). Diferentes letras nas linhas indicam significantes diferenças ($p < 0,05$, Student t test) dos nutrientes foliares entre as distintas condições de irradiância.

Table 4. Mean values \pm standard deviation of leaf nutrient concentration in mass basis (g kg⁻¹) in totally expanded leaflets of young plants of *Vochysia tucanorum* with 12 months-old in sunny (sun) and shaded areas (shade). Different letters in line indicate significant differences ($p < 0.05$, Student t test) in each leaf nutrient between contrasting levels of irradiance.

Concentração dos nutrientes foliares aos 12 meses (n=4)	Sol	Sombra
Macronutrientes (g kg⁻¹)		
N	13,3 \pm 0,8 b	18,1 \pm 2,2 a
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 b	5,9 \pm 0,8 a
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 b	272,0 \pm 65,8 a
Mn	106,0 \pm 25,5 b	159,8 \pm 20,6 a
Zn	42,3 \pm 10,9 a	38,5 \pm 7,3 a
Al	5987 \pm 1010 a	7396 \pm 1423 a

Os valores do curso diário do potencial hídrico foliar, trocas gasosas e fluorescência da clorofila "a" determinados aos oito meses após o plantio (08/08/2003) foram obtidos sob condição de déficit hídrico (somente 2,6 e 12,0 mm de precipitação nos meses de julho e agosto, respectivamente, Figura 1). A partir do mês de novembro, em que a precipitação foi de 195 mm, provavelmente houve recuperação do estado hídrico do perfil do solo, influenciando os dados obti-

dos durante o segundo curso diário que foi realizado aos 12 meses após o plantio (05/12/2003). Veranicos não ocorreram nesse estudo durante a estação chuvosa (Janeiro a Março de 2003). Durante a estação seca registraram-se também os menores valores de temperatura (Figura 1).

Quando a precipitação diminuiu ao longo da estação seca a penetração da luz no interior do dossel aumentou devido à abscisão das folhas das árvores adultas (Figura 3). Pela manhã, os valores do potencial hídrico foliar nos dois tratamentos permaneceram entre -0,2 e -0,4 MPa na estação chuvosa e entre -0,6 e -0,8 MPa na estação seca (Figura 3). O menor valor do potencial hídrico foliar (-1,9 \pm 0,33 MPa) ocorreu para as plantas desenvolvendo-se na sombra durante a estação seca (Figura 3). A maior assimilação de carbono no curso do dia ocorreu na área sob sol pleno em relação à sombra, devido à maior disponibilidade de irradiância. Durante as estações seca e chuvosa os valores máximos de fotossíntese líquida (A) foram encontrados nas primeiras horas da manhã na área sob sol pleno, enquanto os maiores valores de fotossíntese líquida sob sombra ocorreram ao meio dia, quando as folhas das plantas jovens foram expostas às maiores irradiancias (principalmente na estação chuvosa, Figura 3). Durante a estação chuvosa os valores de fotossíntese líquida ao meio dia foram mais reduzidos na área sob sol pleno. Apesar da ocorrência de maiores valores da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) durante o período seco em relação ao período chuvoso (Figura 3) os valores de fotossíntese líquida diminuíram durante a seca, tanto na área sob sol pleno como na sombra. Os menores valores de condutância estomática (gs) e transpiração (E) ocorreram sob sombra (Figura 3).

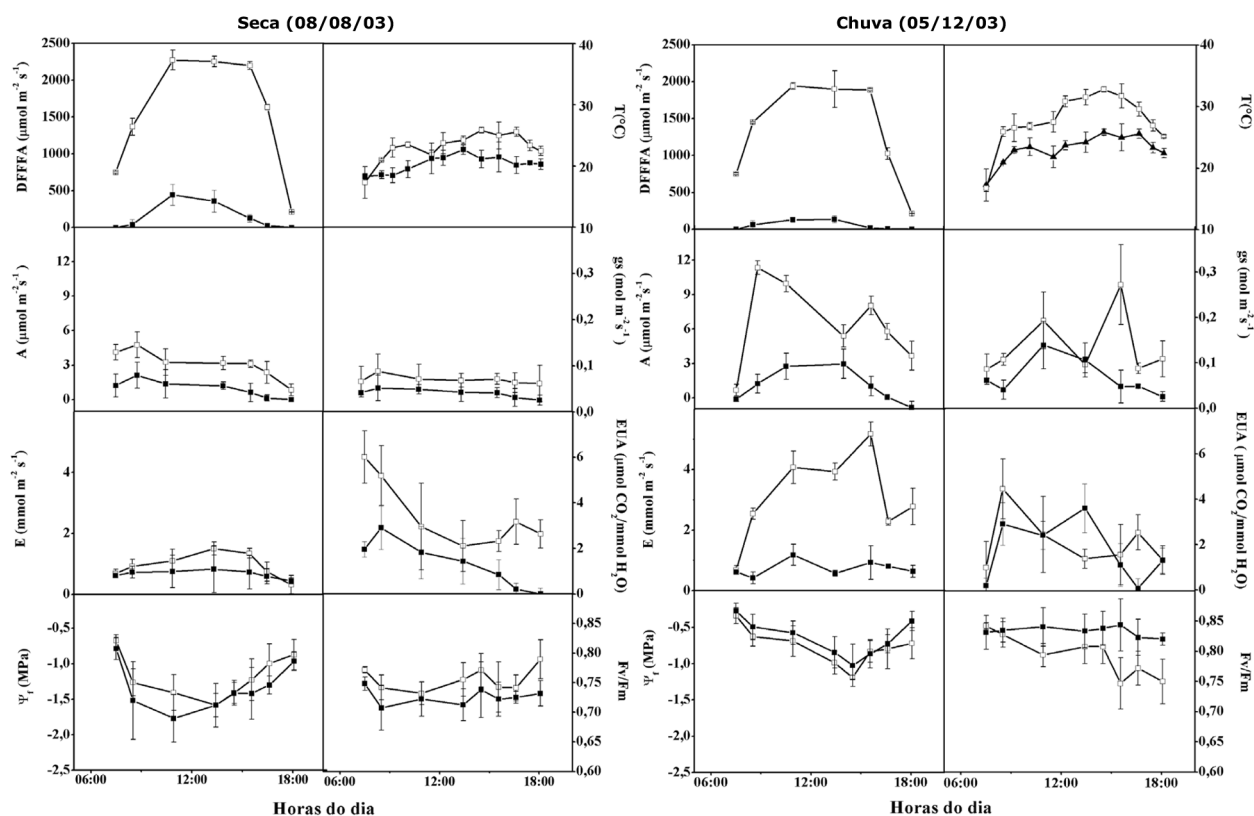


Figura 3. Valores médios (símbolos) \pm desvio padrão (barras acima e abaixo dos símbolos) do curso diário da densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), temperatura da folha (T °C), fotossíntese líquida (A), condutância estomática (gs), transpiração (E), eficiência do uso da água (EUA, A/E), potencial hídrico foliar (Ψ_l) e eficiência fotoquímica potencial (F_v/F_m) determinados em folíolos de plantas jovens de *Vochysia tucanorum* crescendo em área ensolarada (\circ) e sob sombra (\bullet) durante a estação seca e chuvosa.

Figure 3. Mean values (symbols) \pm standard deviation (bars above and below symbols) of daily courses of photosynthetic photon flux density (PPFD), leaf temperature (T °C), net photosynthesis (A), stomatal conductance (gs), transpiration (E), water use efficiency (WUE, A/E), leaf water potential (Ψ_l) and potential photochemical efficiency (F_v/F_m) measured in leaves from young plants of *Vochysia tucanorum* growing in sunny (\circ) and shaded (\bullet) areas during dry and rainy season.

Na estação chuvosa, os valores médios da eficiência fotoquímica (F_v/F_m) potencial foram maiores na sombra (0,83) do que na área sob sol pleno (0,79). No período seco a situação dos valores médios de F_v/F_m foi invertida (evento semelhante ao que ocorreu para os valores de potencial hídrico foliar) sendo 0,76 na área sob sol pleno e 0,73 na sombra (Figura 3).

DISCUSSÃO

Apesar de o sombreamento restringir o crescimento de plantas jovens de cerrado (FRANCO, 2002; RONQUIM *et al.*, 2009; RONQUIM *et al.*, 2003), relativamente poucos estudos (HOFFMANN, 1996; KANEGAE *et al.*, 2000; NARDOTO *et al.*, 1998; RONQUIM *et al.*, 2009) têm verificado se espécies lenhosas jovens de cerrado transplantadas sob sombra e em área sob sol pleno diferem quanto à mortalidade durante os períodos seco e chuvoso. Em florestas semidecíduas, a mortalidade de plantas jovens também ocorre principalmente em fun-

ção do estresse hídrico durante a estação seca (KHURANA; SINGH, 2001; LUGO *et al.*, 1978). Para plantas jovens de cerrado a reduzida disponibilidade hídrica é um importante fator de mortalidade na sombra (HOFFMANN, 1996; KANEGAE *et al.*, 2000; NARDOTO *et al.*, 1998). A maior mortalidade dos indivíduos de *V. tucanorum* na sombra em condições de estresse hídrico indica que o estresse hídrico é o fator determinante na mortalidade das plantas. Importante ressaltar que subsequente aos meses do período seco, a mortalidade de *V. tucanorum* sob sombra foi reduzida. Em adição, houve menor acúmulo de biomassa nas plântulas de *V. tucanorum* crescendo sob sombra. Na estação seca o valor do potencial hídrico foliar obtido foi menor na sombra que na área sob sol pleno, o que indica que as plantas sob sombra estavam sob maior estresse hídrico. O sinergismo entre estresses (disponibilidade reduzida de água e irradiância solar), tende a aumentar a mortalidade das plantas jovens, como ocorreu com *V. tucanorum* nesse estudo

A menor área foliar produzida sob sombra e a menor assimilação de carbono por área de folha nessa condição de luminosidade tiveram 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 ajustamentos objetivando maior absorção de luminosidade e assimilação de carbono. A produção de clorofila nas folhas torna-se maior em plantas crescendo em ambientes sombreados. Com isso, existe maior captação de luz direcionando-a para realização da fotossíntese. Respostas semelhantes da área foliar específica 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 em condições de reduzida irradiância (KHURANA; SINGH, 2001). Entretanto, essas alterações não foram suficientes para resultar em um balanço de carbono mais favorável sob sombra em longo prazo em *V. tucanorum*. A menor disponibilidade de luz em conjunto com o estresse hídrico afetou significativamente a capacidade de estabelecimento das plântulas de *V. tucanorum* no ambiente sombreado.

O maior índice de conteúdo de clorofila total na folha das plantas de *V. tucanorum* sob sombra relacionou-se positivamente com a maior concentração de N e Mg foliar nessa mesma condição de irradiância. Essa relação 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 desse elemento na sombra se deve à 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 N é o nutriente limitante para a acumulação de biomassa (KOERSELMAN; MEULEMAN, 1996). Desta forma, como o valor da relação N:P para plantas de *V. tucanorum* na área sob sol pleno foi menor do que 17, sugere-se que o desempenho sob sol pleno foi limitada por N. Por outro lado, as plantas sob sombra apresentaram valor da relação N:P superior a 17, de modo que P foi o fator limitante na condição de sombra. As plantas de *V. tucanorum* mostraram-se acumuladoras de Al (quantidade maior que 1.000 mg kg⁻¹, HA-

RIDASAN, 1982). Essa característica é comum em espécies da família Vochysiaceae. Entretanto, o significado fisiológico da acumulação de Al para as plantas de cerrado ainda é desconhecido (FRANCO, 2002). A acumulação de Al nas folhas de *V. tucanorum* não foi associada com a menor concentração foliar dos demais nutrientes foliares. Resultado semelhante foi obtido por Haridasan (1982), que encontrou que a acumulação de Al não interfere na absorção de nutrientes mineirais.

A competição por água afeta significativamente o desempenho das plantas jovens de cerrado sob o dossel do cerradão (FRANCO, 2002). No cerrado a maior exploração de água superficial do solo ocorre pelas raízes das plantas adultas, pois 70% da biomassa radicular de árvores e arbustos do cerrado estão no primeiro 1,0 m de profundidade (FRANCO *et al.*, 1996).

Em geral, plantas crescendo em ambientes sombreados aumentam a alocação de biomassa para a parte aérea em detrimento do sistema radicular (GIVNISH, 1988). A menor alocação de biomassa para o sistema radicular nos indivíduos de *V. tucanorum* crescendo sob sombra e estresse hídrico demonstra que o sinergismo entre estresses diminuiu significativamente a capacidade de aclimação de *V. tucanorum*.

A redução da condutância estomática durante o período seco implicou em diminuição na assimilação de CO₂ nos dois ambientes de iluminação. No entanto, os valores mais reduzidos de trocas gasosas, de eficiência fotoquímica, e do potencial hídrico foliar sob sombra na estação seca indicam que o sombreamento tem efeito ainda mais negativo no balanço de carbono nas plantas jovens de *V. tucanorum*. O sombreamento e o déficit hídrico atuam conjuntamente e impõem limitações que se somam, pois os mecanismos de absorção de luz, tais como maior investimento em área foliar, restringem a alocação de recursos em raízes para absorção de água (RONQUIM *et al.* 2009; VALLADARES; PEARCY, 2002).

AGRADECIMENTOS

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

REFERÊNCIAS

- CASTRO, A.A.J.F.; MARTINS, F.R.; TAMASHIRO, J.Y.; SHEPERD, G.J. How rich is the flora of Brazilian cerrados? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, Missouri, v.86, n.1, p.192-224, 1999.
- DURIGAN, G.; SIQUEIRA, M.F.; FRANCO, G.A.D.C.; BRIDGEWATER, S.; RATTER, J.A. The vegetation of priority areas for cerrado conservation in São Paulo state, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*, Cambridge, v.60, n.2, p.217-241, 2003.
- EVANS, J.R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*, Berlin, v.78, n.1, p.9-19, 1989.
- FRANCO, A.C. Biodiversidade de forma e função: implicações ecofisiológicas das estratégias de utilização de água e luz em plantas lenhosas de Cerrado. In: SCARIOT, A.; SOUZA-SILVA, J.C.; FELFILI, J.M. (Orgs). *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005. p.179-196.
- FRANCO, A.C. Ecophysiology of woody plants. In: OLIVEIRA, P.S.; MARQUIS, R. (Eds.) *The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna*. Irvington: Columbia University Press, Irvington, 2002. p.178-197.
- FRANCO, A.C.; NARDOTI, G.B.; SOUZA, M.P. Patterns of soil water potential and seedling survival in the cerrados of Central Brazil. In: PEREIRA, R.C.; NASSER, L.C.B. (Eds.) *SIMPÓSIO SOBRE CERRADO: BIODIVERSIDADE E PRODUÇÃO SUSTENTÁVEL DE ALIMENTOS E FIBRAS NOS CERRADOS*, 8., INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON TROPICAL SAVANNAS: BIODIVERSITY AND SUSTAINABLE PRODUCTION OF FOOD AND FIBERS IN THE TROPICAL SAVANNAS, 1., 1996, Planaltina. *Proceedings...* Planaltina: EMBRAPA-CPAC, 1996. p.277-280.
- FURLEY, P.A. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology & Biogeography*, Oxford, v.8, n.3/4, p.223-241, 1999.
- GIVNISH, T.J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, Stuttgart, v.15, p.63-92, 1988.
- HARIDASAN, M. Aluminum accumulation by some cerrado native species of central Brazil. *Plant Soil*, Dordrecht, v.65, n.2, p.265-273, 1982.
- HOFFMANN, W.A. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology*, Oxford, v.84, n.3, p.383-393, 1996.
- HOFFMANN, W.A.; FRANCO, A.C. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, Oxford, v.91, n.3, p.475-484, 2003.
- KANEGAE, M.F.; BRAZ, V.S.; FRANCO, A.C. 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*, São Paulo, v.23, n.4, p.459-468, 2000.
- KHURANA, E.; SINGH, J.S. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation*, Lausanne, v.28, n.1, p.39-52, 2001.
- KOERSELMAN, W.; MEULEMAN, A.F.M. The vegetation N:P ratio a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, Oxford, v.33, n.6, p.1441-1450, 1996.
- LARCHER, W. *Ecofisiologia Vegetal*. São Carlos: Rima, 2000. 531p.
- LEMOS-FILHO, J.P. Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v.23, n.1, p.45-50, 2000.
- LUGO, A.E; GONZALEZ-LIBOY, J.A.; CINTRON, B.; DUGGER, K. Structure, productivity and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica*, Lawrence; v.10, n.4, p.278-291, 1978.
- MATTOS, E.A.; LOBO, P.C.; JOLY, C.A. 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*, Queensland, v.50, n.2, p.241-246, 2002.
- NARDOTO, G.B.; SOUZA M.P.; FRANCO, A.C. 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*, São Paulo, v.21, n.3, p.313-319, 1998.

- NAVES-BARBIEIRO, C.C.; FRANCO, A.C.; BUCCI, S.J.; GOLDSTEIN, G. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Campinas, v.12, n.2, p.119-134, 2000.
- POORTER, H.; GARNIER, E. Plant growth analysis: an evaluation of experimental design and computational methods. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.47, n.9, p.343-1351, 1996.
- PRADO, C.H.B.A.; ROMQUIM, C.C.; PERON, M.C.C. Balanço de carbono em duas espécies lenhosas de Cerrado cultivadas sob irradiação solar plena e sombreadas. In: SCARIOT, A.; SOUZA-SILVA, J.C.; FELFILL, J.M. (Orgs). **Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005. p.197-215.
- RATTER, J.A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J.F. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. **Edinburgh Journal of Botany**, Cambridge, v.60, n.1, p.57-109, 2003.
- RONQUIM, C.C.; PRADO, C.H.B.A.; DE PAULA, N.F. Growth and photosynthetic capacity in two woody species of cerrado vegetation under different radiation availability. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v.46, n.2, p.243-252, 2003.
- RONQUIM, C.C.; PRADO, C.H.B.A.; SOUZA, J.P. Growth, photosynthesis and leaf water potential in young plants of *Copaifera langsdorffii* Defs. (Caesalpiniaceae) under contrasting irradiances. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Campos dos Goytacazes, v.21, n.3, p.197-208, 2009.
- SCHOLZ, F.G.; BUCCI, S.I.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; FRANCO, A.C. Hydraulic distribution of soil water by neotropical savanna trees. **Tree Physiology**, Oxford, v.22, n.9, p.603-612, 2002.
- SILVA, F.C. **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 1999. 370p.

Recebido em 29/05/2012
Aceito para publicação em 20/12/2012