



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

EFEITOS DA FERTILIZAÇÃO A LONGO PRAZO NO METABOLISMO
FOTOSSINTÉTICO, NAS CARACTERÍSTICAS FOLIARES E NO
CRESCIMENTO EM ÁRVORES DO CERRADO

Mariana Inés Saraceno

Dissertação apresentada ao Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília como
requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Brasília, 2006

Trabalho realizado junto ao Departamento de Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, sob a orientação do Professor Augusto César Franco, com suporte financeiro da National Science Foundation como parte do projeto “Biocomplexity of Hydrologically Controlled Vegetation Dynamics: Quantitative-Comparative analysis of Everglades and Cerrado Ecosystems under Soil Moisture and Nutrient Spatial-Temporal Dynamics”.

Comissão examinadora:

Prof. Dr. Augusto César Franco (UnB)
Orientador

Prof. Dr. Fábio R. Scarano (UFRJ)
Membro externo da Banca Examinadora

Dra. Alessandra R. Kozovits (UnB)
Membro externo da Banca Examinadora

A Tomás, por ter sempre acreditado em mim e acompanhado em todo momento, fazendo esta experiência muito melhor.

Agradecimentos

Agradeço a Augusto C. Franco pelo apoio e orientação no trabalho de tese em todas as suas etapas.

À National Science Foundation e a toda a equipe do projeto “Biocomplexity” pelo financiamento, amizade, conselhos e ajuda nos momentos em que foi preciso. Em especial agradeço Guillermo Goldstein e Fernando Mirelles por ter me dado esta oportunidade. À Sandra Bucci pelos conselhos, Fabián Scholz pelo apoio técnico, e a Randol Villalobos e Anita Salazar pelo compartilhamento do trabalho e das coisas lindas da vida.

Ao professor Mudayatan Haridasan pelas análises de solo e pelos conselhos durante toda a dissertação.

Ao Professor Dr. Lucio José Vivaldi pela ajuda na análise estatística dos dados.

Ao Sílvio, Ieda, Paloma, Sérgio e aos colegas de Laboratório de Fisiologia Vegetal pelos indispensáveis conselhos gramaticais de Português, companheirismo e ajuda nos momentos que precisei.

À direção e a todo o pessoal da RECOR pela infra-estrutura e amizade ao longo destes dois anos.

À minha turma da pós e do curso de campo, pela amizade, apoio e carinho ao longo deste período.

À Meyr pela amizade e carinho por cima de tudo.

Aos meus amigos argentinos César e Carolina, José e Lourdes, Corina, Daniel e a colombiana Adelaida por fazer me sentir mais perto de casa e compartilhar *mate*, *torta frita* e *asado*.

Ao Alexandre e Lacê, pelo sempre lindo reencontro.

Aos companheiros de Tomas do IICA pela amizade e carinho.

A minha família e amigos da vida por estarem perto apesar da distancia.

Ao Tomás e Violeta pelo amor.

Sumário

Lista de Tabelas e Figuras	vii
Resumo	xi
Abstract	xii
1. Introdução	1
2. Materiais e Métodos	6
2.1. Área de estudo e tratamentos de fertilização	6
2.2 Espécies.....	8
2.3 Análise de nutrientes do solo.....	9
2.4 Trocas gasosas e eficiência intrínseca de uso de água.....	9
2.5 Concentração de Clorofila	10
2.6 Área foliar, Área Foliar Específica, Análise foliar de nutrientes e Eficiência fotossintética do uso de Nutrientes.....	11
2.7 Eficiência de carboxilação (EC)	12
2.8 Padrões de produção e queda de folhas (tempo médio de duração da copa)	13
2.9 Crescimento	14
2.10 Análise estatística.....	15
3. Resultados	16
3.1 Efeitos da fertilização na concentração de nutrientes no solo, nas características foliares e no metabolismo fotossintético	
3.1.1 Concentração de nutrientes no solo.....	16
3.1.2 Características foliares.....	17
3.1.3 Metabolismo fotossintético.....	21
3.2 Efeitos da fertilização nos padrões de produção e queda de folhas e no crescimento em circunferência do caule	
3.2.1 Produção e queda de folhas.....	27
3.2.2 Crescimento.....	29

4.Discussão	33
4.1 Efeitos da Fertilização.....	33
4.2 Dinâmica temporal do crescimento.....	37
4.3 Considerações finais.....	40
5. Referencias bibliográficas	41
6. Apêndice	49
i- Curvas de luz.....	49
ii- Curvas de calibração para determinação da concentração de clorofila total.....	50
iii- Concentração de nutrientes do solo.....	51
iv- Concentração de nutrientes nas folhas.....	53
v- Foto de dendrômetro de banda.....	54

Lista de Tabelas e Figuras

Tabelas

- Tabela 1.** Tipo e quantidade de fertilizante aplicado anualmente às parcelas nos diferentes tratamentos de fertilização desde 1998.7
- Tabela 2.** Diâmetro inicial do caule (cm) e altura (m) das árvores selecionadas, nos tratamentos de fertilização e no controle. C = controle; N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.9
- Tabela 3.** Taxa de diminuição, em porcentagem, da capacidade fotossintética máxima (A_{max}) e da condutância estomática (g_s) entre os valores determinados em folhas maduras durante a estação chuvosa e os valores determinados em folhas pré-senescentes no início da estação seca para as quatro espécies estudadas nos tratamentos de fertilização e no controle. (N) = nitrogênio; (P) = fósforo; (N+P) = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$).23

Figuras

- Figura 1.** Precipitação mensal (mm) registrada na Reserva Ecológica do IBGE de janeiro de 2004 até agosto de 2005.6
- Figura 2.** Concentração de (a) fósforo, (b) nitrogênio total, (c) pH (KCl) e (d) cálcio para o intervalo de 0 a 100 cm de profundidade do solo nos tratamentos de fertilização e no controle em fevereiro de 2005. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão ($n=4$). Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$).16
- Figura 3.** Área (a) e área foliar específica (b) de folhas maduras de *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e no controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. A área da folha em *C. brasiliense* corresponde à área do folíolo. O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.17
- Figura 4.** Área foliar total da copa (m^2) determinada durante fevereiro de 2005 nos indivíduos de *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.18

- Figura 5.** Concentração de nitrogênio (a) e fósforo (b) em folhas maduras de *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.19
- Figura 6.** Relação entre a concentração foliar de nitrogênio e fósforo (N:P) nas folhas maduras de *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.20
- Figura 7.** Concentração de clorofila total (a+b) nas folhas maduras de *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.20
- Figura 8.** Valores da eficiência de carboxilação determinada a partir da pendente inicial das curvas A-Ci em *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.21
- Figura 9.** Capacidade fotossintética máxima (A_{max}), condutância estomática (g_s) e eficiência intrínseca no uso da água (WUE) de folhas maduras durante a estação chuvosa (janeiro/fevereiro de 2005) (a, b, c) e de folhas pré-senescentes no início da estação seca (maio de 2005) (d, e, f) em *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e no controle. C = controle; N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.22

- Figura 10.** Relação entre a capacidade fotossintética máxima (A_{max}) e a condutância estomática (g_s) em folhas maduras durante a estação chuvosa (●) e em folhas pré-senescentes no início da estação seca (○) de 2005 para as quatro espécies estudadas. Cada ponto representa a média dos valores determinados em 9 folhas por indivíduo. As linhas sólidas são as funções lineares resultantes do ajuste de todos os valores, enquanto a linha tracejada em *Q. parviflora* é a função ajustada unicamente para a estação seca. A significância da regressão assim como o r^2 são apresentados na parte inferior de cada painel.24
- Figura 11.** Eficiência fotossintética instantânea do uso do nitrogênio (PNUE) em (a) folhas maduras, (b) folhas pré-senescentes e (c) integrada ao longo do tempo de vida da folha, e eficiência fotossintética instantânea do uso do fósforo (PPUE) em (d) folhas maduras, (e) folhas pré-senescentes e (f) integrada ao longo do tempo de vida da folha, em *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e no controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.26
- Figura 12.** Porcentagem de cobertura da copa desde o início da emissão foliar em 2004 até o fim da senescência em 2005, em *B. salicifolius*, *C. brasiliense* e *Q. parviflora* nos tratamentos de fertilização e controle. C = controle; N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. As curvas representam a média das parcelas por tratamento. Os números na figura são o tempo médio de duração da copa (estimado como o número de dias transcorridos entre o momento em que 50% da copa apresentava folhas novas e o momento em que o 50% da copa apresentava folhas senescentes) e seu erro padrão entre parêntesis. Asteriscos indicam diferenças significativas entre a média das parcelas por tratamento e o controle: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.28
- Figura 13.** Crescimento total em circunferência do caule (24/09/04-15/09/05) (a) e taxa de crescimento relativo (RGR) para o mesmo intervalo de tempo (b) em *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e no controle. (N) = nitrogênio; (P) = fósforo; (N+P) = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.29
- Figura 14.** Curvas de crescimento acumulado do caule, expressos como porcentagem da circunferência inicial de cada indivíduo durante setembro de 2004 a setembro de 2005 em (a) *B. salicifolius*, (b) *C. brasiliense*, (c) *Q. parviflora* e (d) *O. hexasperma* nos tratamentos de fertilização e controle. C = controle, N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Cada curva representa a média das parcelas por tratamento. A barra preta indica o período de chuva. Os painéis a-b apresentam uma escala diferente (0 a 12) que os painéis c-d (0 a 6).31

Figura 15. Taxa de crescimento relativo (RGR) calculada a cada intervalo de tempo entre as leituras dos dendrômetros de banda durante setembro de 2004 a setembro de 2005 em *B. salicifolius* (a), *C. brasiliense* (b), *Q. parviflora* (c) e *O. hexasperma* (d) nos tratamentos de fertilização e no controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os quadrados conectados com linha pontilhada representam à soma da precipitação no mesmo intervalo de tempo. Cada ponto da curva de RGR representa a média das parcelas por tratamento. Na parte superior direita de cada painel se apresentam os resultados da correlação de Pearson (r) para cada tratamento entre os valores de RGR e a precipitação ao longo do período de estudo. A significância da correlação encontra-se entre parênteses.32

Apêndice

- i)** Curvas de luz obtidas em campo em dois indivíduos por espécie em *B. salicifolius*, *Q. parviflora* e *C. brasiliense* para determinação do nível de luz saturante a ser usado nas medições de intercâmbio gasoso.49
- ii)** Relação entre o índice de absorvância, obtido com a utilização de um aparelho medidor de índice de clorofila (CCM-200, Opti-Science), e a concentração de clorofila total (a + b) ($\mu\text{g cm}^{-2}$), obtidas com o extrator DMF (N, Ndimetilformamida) a partir dos mesmos locais de folhas de *Blepharocalyx salicifolius*, *Caryocar brasiliense*, *Ouratea hexasperma* e *Qualea parviflora*. As equações que representam as relações entre essas variáveis e o r^2 estão expostos nos gráficos.50
- iii)** Concentração de nutrientes no solo a 5,10, 25, 50 e 100 cm de profundidade em fevereiro de 2005 em um cerrado s.s. submetido à adubação desde 1998 nos tratamentos de fertilização e o controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média de quatro parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas no tempo médio de duração da copa entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$).51
- iv)** Concentração de nutrientes em folhas maduras de *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) durante janeiro de 2005 nos tratamentos de fertilização e o controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão.53
- v)** Foto de um dendrômetro de banda instalado no caule de um indivíduo de *Q. parviflora* no começo do estudo.54

Resumo

Neste estudo foram avaliados os efeitos de seis anos de fertilização periódica com nitrogênio (N), fósforo (P), e adição conjunta de nitrogênio e fósforo (N+P), no metabolismo fotossintético e sua relação com características foliares, tempo de duração da copa e crescimento em circunferência do caule em espécies lenhosas numa área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE (Brasília-DF). Quatro espécies foram selecionadas para o estudo: *Qualea parviflora* (decídua); *Blepharocalyx salicifolius* e *Caryocar brasiliense* (brevi-decíduas) e *Ouratea hexasperma* (sempre-verde). A fertilização não alterou a área foliar específica nem a área foliar total das espécies. A concentração foliar de N e P aumentou na maioria das espécies e tratamentos, enquanto a concentração de clorofila total aumentou apenas no tratamento N. Entretanto, não houve um aumento da eficiência de carboxilação nem da capacidade fotossintética máxima (A_{max}). Em geral, A_{max} diminuiu na maioria dos tratamentos de fertilização, fato atribuído principalmente à menor condutância estomática (g_s) nos tratamentos N e N+P, e à menor eficiência de carboxilação no tratamento P. Desta maneira, a fertilização teve um efeito negativo no metabolismo fotossintético das espécies, que levou a uma diminuição significativa na eficiência fotossintética de uso dos nutrientes. Estes resultados sugerem que a limitação estomática da capacidade fotossintética nos tratamentos N e N+P foi devida à desbalanços hídricos causados por possíveis mudanças no padrão de alocação de biomassa, enquanto toxicidade ou mudanças nas concentrações ideais de outros nutrientes essenciais restringiram A_{max} no tratamento P. Por outro lado, a fertilização com N e N+P aumentou o crescimento total em circunferência do caule em três das quatro espécies estudadas, enquanto a adição de fósforo aumentou o crescimento unicamente em *B. salicifolius*. Uma extensão do período de crescimento foi também observada como consequência da fertilização em *B. salicifolius* e *C. brasiliense*.

As quatro espécies apresentaram um padrão sazonal de crescimento em circunferência do caule, restrito principalmente à estação chuvosa. Entretanto, houve diferenças na dinâmica de crescimento entre as espécies que perdem todas as folhas por um determinado período de tempo (decíduas e brevi-decíduas) e a sempre-verde *O. hexasperma*. A alta correlação entre a precipitação e a taxa de crescimento relativo encontrada em *O. hexasperma* na estação chuvosa sugere que o crescimento em circunferência nesta espécie encontra-se limitado principalmente pela disponibilidade de água do solo nos horizontes mais superficiais.

Palavras-chave: Atributos foliares; Eficiência de Carboxilação; Eficiência fotossintética de uso de nutrientes; Fotossíntese; Limitação nutricional; Savana; Taxa de crescimento relativo.

Abstract

In this study, aspects of the photosynthetic metabolism and its relationships with leaf traits, crown life span and stem growth, were evaluated after six years of periodic fertilization with nitrogen (N), phosphorous (P) and nitrogen + phosphorous (N+P). Fertilization effects were evaluated in woody species in a cerrado *sensu stricto* area at the “Reserva Ecológica do IBGE” (Brasilia-DF). Four species were selected for measurements: *Qualea parviflora* (deciduous); *Blepharocalix salicifolius*, *Caryocar brasiliense* (brevi-deciduous) and *Ouratea hexasperma* (evergreen). Specific leaf area and crown leaf area were not affected by fertilization. Foliar nitrogen and phosphorous concentration increased in the majority of species and treatments while total chlorophyll concentration increased only in the N treatment. However, neither carboxylation efficiency nor maximum photosynthetic capacity (A_{max}) increased as a result of fertilization. Indeed A_{max} decreased in response to fertilization, probably as a consequence of a lower stomatal conductance (g_s) in the N and N+P treatments and lower carboxylation efficiency in the P treatment. Thus, fertilization had a negative effect on photosynthetic metabolism resulting in a significant decrease of photosynthetic nutrient use efficiency. Our results suggest that the stomatal limitation of A_{max} in the N and N+P treatments are possibly due to water imbalance caused by shifts in biomass allocation patterns, while toxicity or changes in the ideal concentration of other essential nutrients restricted A_{max} in the P treatment. On the other hand, N and N+P fertilization increased the radial growth of the stem in three out of the four species studied, while phosphorous amendments enhance growth only in *B. salicifolius*. Also, an increased growth period was observed as a result of fertilization in *B. salicifolius* and *C. brasiliense*.

The four species showed a seasonal pattern of stem growth, where most of the growth was restricted to the wet season. Differences in the temporal dynamic of stem growth between species that lose all their leaves for a window of time (deciduous and brevi-deciduous) and the evergreen species were also found. The high correlation between precipitation and the relative growth rate of the evergreen *O. hexasperma* suggests that growth of this species during the wet season is limited mainly by soil water availability in the shallow layers.

Keywords: Carboxylation efficiency; Leaf traits; Nutrient limitation; Photosynthetic nutrient use efficiency; Relative growth rate; Savanna.

1. Introdução

O conceito de *nutrientes limitantes* foi desenvolvido na agricultura ao se referir à limitação da produtividade em plantas individuais ou plantações monoespecíficas devido à insuficiência de um nutriente essencial no solo (Chapin *et al.* 1986). Deficiências nutricionais são geralmente determinadas empiricamente avaliando a resposta das plantas em termos de crescimento, esforço reprodutivo ou ganho de carbono a adições do nutriente que é considerado limitante (Kimmins 1997) e, portanto, é possível determiná-las apenas experimentalmente (Tanner *et al.* 1998). Entre os nutrientes essenciais, o nitrogênio e o fósforo são considerados em geral os principais limitantes ao crescimento das plantas (Vitousek & Howarth 1991; Knecht & Göransson 2004), enquanto limitações por outros nutrientes são menos comuns.

O aumento da produtividade em resposta à fertilização, com nitrogênio aplicado isoladamente ou acompanhado de outros elementos, é consistente na maioria dos estudos, porém os mecanismos responsáveis por este incremento não estão bem estabelecidos (Gough *et al.* 2004). Assim, o incremento da produtividade em áreas fertilizadas pode ser consequência de um ou mais fatores, sendo os mais citados o aumento da área foliar (Teskey *et al.* 1994; Stoneman *et al.* 1996; Cordell *et al.* 2001b; Tang *et al.* 2004), o aumento na eficiência fotossintética (Sheriff *et al.* 1986; Paquin *et al.* 2000; Cordell *et al.* 2001a; Tang *et al.* 2004), e a redução na alocação de carbono em biomassa subterrânea (Axelsson & Axelsson 1986; Haynes & Gower 1995; Gebauer, Reynolds & Strain 1996; Wu *et al.* 2004).

Os efeitos positivos da fertilização no crescimento das árvores podem ser limitados por eventos de seca, dado que déficits hídricos podem limitar a produtividade e a fixação de carbono de forma significativa (Tang *et al.* 2004). A fertilização pode levar a mudanças nas características hidráulicas do xilema e na condutância estomática, que afetam a magnitude do crescimento e sua resposta ao déficit hídrico (Clearwater & Meinzer 2001; Amponsah *et al.* 2004). Assim sendo, é esperado que em ambientes onde a disponibilidade de água e nutrientes sejam determinantes da estrutura da vegetação, como no caso das savanas (Sarmiento *et al.* 1985), a resposta das plantas à fertilização seja uma combinação entre a manutenção de um balanço hídrico favorável e um ganho ótimo de carbono.

A maioria dos estudos que avaliam as respostas de árvores à fertilização encontra-se restrita a plantações agrícolas, sendo relativamente poucos os estudos que avaliam os efeitos da

fertilização em vegetação arbórea nativa ocorrente em sítios de baixa fertilidade natural, como no caso de regiões tropicais. Nestes ambientes, as limitações por nutrientes são comuns (Vitousek & Howarth 1991). No entanto, as plantas apresentam na sua maioria menores taxas de crescimento máximo potencial e respondem menos à adição de nutrientes que plantas em solos mais férteis (Chapin *et al.* 1986; Grime 2001). Portanto, estas, precisariam provavelmente de tratamentos de fertilização de vários anos para avaliar o efeito da remoção da limitação nutricional no seu desenvolvimento.

Entre as adaptações ao nível foliar em resposta à baixa disponibilidade de nutrientes em ecossistemas naturais destacam-se o desenvolvimento de folhas de maior longevidade e de baixos valores de área foliar específica (i.e., altos valores de massa por área foliar), além de uma baixa concentração de nutrientes e capacidade fotossintética (Reich *et al.* 1992; Prior *et al.* 2003). Numerosos trabalhos relacionam estes parâmetros com a disponibilidade de nutrientes no solo (Wright *et al.* 2002). Assumindo que as plantas sejam suficientemente plásticas a ponto de responder a mudanças no seu ambiente, é esperado que a fertilização mude as estratégias ao nível de folhas e do indivíduo, de forma a otimizar o ganho de carbono. Algumas premissas geralmente aceitas são, por exemplo, que um aumento na disponibilidade de nutrientes levaria a uma diminuição na longevidade das folhas e um aumento na área foliar específica (Reich *et al.* 1997; Wright *et al.* 2002). Desta maneira, é esperado que uma maior disponibilidade de nutrientes cause um aumento da capacidade fotossintética, como resultado de uma maior superfície de captura de luz, uma maior concentração de N (Field & Mooney 1986; Wright *et al.* 2001) e uma diminuição na espessura foliar, reduzindo a resistência do mesófilo ao CO₂. No entanto, como vários fatores estão sendo simultaneamente modificados pela fertilização, poderia haver uma compensação entre eles, como por exemplo, a diminuição da longevidade das folhas com o aumento da área foliar específica, restringindo a capacidade de maximizar a aquisição de carbono em resposta a um aumento na disponibilidade de nutrientes.

O cerrado ou savana estacional úmida ocorre no planalto central do Brasil, com uma área original de 2×10^6 km², que está sendo rapidamente convertida a usos agrícolas (Klink *et al.* 1993). A altíssima biodiversidade que caracteriza este bioma comparado a outras savanas – mais de 500 espécies de árvores e arbustos grandes – (Ratter *et al.* 1996), assim como a complexidade de formas e fisionomias e a rápida perda de habitats que vem sofrendo, levou a sua inclusão entre um dos 25 “hotspots” no mundo como prioridade para conservação (Myers *et al.* 2000). Assim

como outras savanas, o cerrado é caracterizado por uma forte estacionalidade da precipitação, uma alta demanda evaporativa ao longo do ano, um baixo conteúdo de nutrientes no solo e queimadas periódicas. Em particular, N, P, K, Mg e Ca aparecem como prováveis elementos mais limitantes (Furley & Ratter 1988; Felipe & Dale 1990; Silva 1990), sendo que os níveis de P no solo são particularmente baixos nestes ecossistemas (Haridasan 2000, 2001). A baixa fertilidade do solo é refletida nas baixas concentrações de nutrientes nas folhas das espécies nativas (Araújo & Haridasan 1988; Haridasan 1992) e as plantas geralmente apresentam taxas reduzidas de crescimento (Paulilo *et al.* 1993; Sasaki *et al.* 1996), maior eficiência no uso destes recursos e produção de folhas escleromórficas (Goodland & Ferri 1979).

Apesar das fortes restrições ambientais, plantas do cerrado apresentam taxas máximas de assimilação de CO₂ entre 7 e 20 $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, valores maiores que os encontrados para outras espécies escleromórficas de ambientes sazonais (Larcher 1995; Prado & Moraes 1997). Valores de assimilação máxima expressos em unidades de massa foram positivamente correlacionados com a concentração de N e P das folhas, assim como com a área foliar específica (Franco *et al.* 2005). Por outro lado, o alto investimento em estruturas subterrâneas, característico de espécies lenhosas do cerrado, afeta o balanço de carbono, representando possivelmente um dreno importante dos produtos fotossintéticos que poderia ser investido em desenvolvimento da parte aérea (Franco 2004). Além disso, dependendo principalmente da demanda evaporativa da atmosfera, a grande maioria das espécies lenhosas restringe consideravelmente a abertura estomática durante a estação seca (Franco 1998, Moraes & Prado 1998, Meinzer *et al.* 1999; Bucci *et al.* 2005; Franco *et al.* 2005). O fechamento estomático junto com a perda total ou parcial das folhas seriam os prováveis fatores que estariam limitando o crescimento das plantas neste período do ano (Franco 1998; Simpson 2002).

Estudos de fertilização nos ecossistemas naturais do cerrado são particularmente importantes não só para discernir os fatores que estariam limitando e determinando a estrutura e funcionamento da vegetação, como também para entender e prever as respostas deste bioma às mudanças globais. Deposições atmosféricas de nutrientes têm aumentado nos últimos anos em todo o mundo como consequência das atividades antropogênicas alterando dramaticamente o ciclo do carbono e outros nutrientes essenciais (Singh & Tripathi 2000).

O fato de várias espécies do cerrado tolerarem a baixa fertilidade, não elimina a possibilidade de respostas à fertilização. Entre os resultados encontrados em experimentos de

fertilização no cerrado, encontra-se uma redução na taxa de retranslocação de nutrientes (Garofalo 2001), uma maior produção de biomassa aérea em espécies herbáceas (Luedemann 2001), um aumento da taxa de crescimento de árvores (Simpson 2002) e plântulas (Melo 1999), e uma diminuição do potencial hídrico foliar mínimo em árvores (Bucci *et al.* 2006). No entanto, apesar da sua importância, a maioria destes estudos não avaliou o efeito da fertilização no longo prazo assim como as interrelações entre características foliares, processos de assimilação de carbono e crescimento.

O presente estudo tem como objetivos avaliar o efeito da fertilização após seis anos de adição periódica de nutrientes, sobre o crescimento, as características foliares (concentração de nutrientes e clorofila, área foliar, área foliar específica, tempo de duração da copa), o metabolismo fotossintético e as eficiências de uso de nutrientes e de água, em espécies lenhosas de um cerrado *sensu stricto*.

As hipóteses gerais do estudo foram:

1. A fertilização aumenta a fixação total de carbono e conseqüentemente o crescimento em circunferência das árvores.

A fixação total de carbono ao nível de indivíduo pode aumentar como conseqüência de um aumento da concentração foliar de nutrientes (aumentando a capacidade e/ou a eficiência de carboxilação), assim como por um aumento da área foliar da copa. O incremento da taxa de crescimento do caule pode, no entanto, ser conseqüência tanto do aumento da fixação total de carbono quanto de um menor investimento em biomassa subterrânea.

2. A eficiência de uso de nutrientes diminui com a fertilização, enquanto a eficiência no uso de água aumenta.

Medidas de crescimento ou assimilação de CO₂ em relação à quantidade de nutrientes alocados nas folhas deveriam refletir a eficiência com que as plantas utilizam os nutrientes disponíveis. Em geral, plantas em ambientes oligotróficos apresentam uma alta eficiência no uso de nutrientes (carbono assimilado pela concentração foliar de nutriente) a expensas de uma menor eficiência no uso da água (carbono assimilado por quantidade de água transpirada). Portanto, a eficiência de uso de nutrientes deveria diminuir com o aumento da sua disponibilidade (Vitousek 1982), enquanto a eficiência de uso de água deveria aumentar.

2. Materiais e Métodos

2.1. Área de estudo e tratamentos de fertilização

O estudo foi conduzido de março de 2004 até setembro de 2005 na Reserva Ecológica do Roncador do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (RECOR/IBGE), localizada a 35 km ao sul da cidade de Brasília-DF, nas coordenadas 15°56' S e 47°53' W, a uma altitude média de 1.100 m. A RECOR conta com uma área protegida de 1.375,5 ha. de cerrado, que correspondem a 13,5 % da Área de Proteção Ambiental Gama-Cabeça de Veado.

O clima da região é tropical, classificado como Aw, com alternância de um período chuvoso de outubro a abril, e um período seco de maio a setembro, sendo em geral, janeiro e julho os meses de máxima e mínima pluviosidade respectivamente. Registros da estação meteorológica do IBGE indicam valores aproximados de temperatura e precipitação média anual de 22°C e 1.400 mm. O padrão sazonal das precipitações, assim como os valores mensais obtidos por uma torre de micrometeorologia instalada nas proximidades da área experimental durante o período de estudo podem ser visualizados na Figura 1.

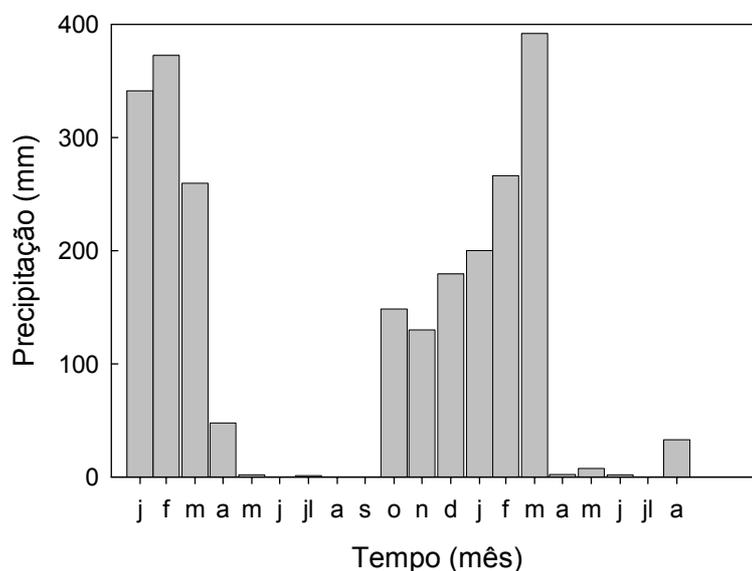


Figura 1. Precipitação mensal (mm) registrada na Reserva Ecológica do IBGE de janeiro de 2004 até agosto de 2005.

A vegetação da área de estudo corresponde a um cerrado *sensu stricto* (cerrado s.s.), fitofisionomia que caracteriza o cerrado no Brasil Central ocupando aproximadamente 43% da região (Eiten 1972; Ribeiro & Walter 1998). O cerrado s.s. apresenta árvores e arbustos baixos, com menos de 12 metros de altura (geralmente entre 3 e 6 metros) e cobertura lenhosa entre 10 e 30%. A área de estudo não era queimada desde 1994, e apresentava no início do experimento uma densidade de árvores acima de 1 m de altura e 4 cm de diâmetro basal, de 1.550 indivíduos ha^{-1} . O solo é classificado como Latossolo Vermelho-Escuro (fonte: www.recor.org.br), caracterizado por ser plano, profundo, bem drenado, ácido, distrófico, de baixa capacidade de troca catiônica e alto conteúdo de Al (Eiten 1972; Lopes & Cox 1977; Reatto *et al.* 1998).

O local pertence a um experimento de fertilização de longo prazo iniciado em agosto de 1998 como parte do projeto “Estudo dos Efeitos das Mudanças Globais que determinam a Estrutura e o Funcionamento de ecossistemas de Cerrado” (IAI-PRONEX). Nesse projeto foram delimitadas em forma aleatória 16 parcelas de 15 × 15 metros, com uma área tampão mínima de 10 metros entre parcelas. No começo do experimento as parcelas eram homogêneas em relação à cobertura da vegetação e análise química do solo (Garofalo 2001).

Para o experimento, utilizou-se um delineamento experimental completamente casualizado, com quatro tratamentos de fertilização e quatro repetições por tratamento. Os fertilizantes aplicados (tratamentos) assim como as quantidades utilizadas encontram-se na Tabela 1.

Tabela 1: Tipo e quantidade de fertilizante aplicado anualmente às parcelas nos diferentes tratamentos de fertilização desde 1998.

Tratamento	Fertilizante aplicado	Dosagem
N (adição de nitrogênio)	Sulfato de Amônio $[(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4]$	100 kg de N $\text{ha}^{-1} \text{ano}^{-1}$
P (adição de fósforo)	Superfosfato Simples 20% $[\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 + \text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}]$	100 kg de P $\text{ha}^{-1} \text{ano}^{-1}$
N+P (adição conjunta de nitrogênio e fósforo)	Sulfato de Amônio e Superfosfato simples 20%	100 kg de P e 100 kg de N $\text{ha}^{-1} \text{ano}^{-1}$
C (controle)	Sem aplicação de fertilizante	

Os fertilizantes foram lançados manualmente sobre a camada de serapilheira, duas vezes por ano, no início (setembro-outubro) e final (março-abril) da estação chuvosa de 1998 até 2005. As épocas do ano foram selecionadas para permitir a incorporação dos nutrientes no solo sem ocasionar uma perda excessiva dos mesmos do sistema.

2.2 Espécies

As seguintes espécies arbóreas foram selecionadas pela sua abundância e representatividade nas parcelas: *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg (Myrtaceae); *Caryocar brasiliense* Cambess. (Caryocaraceae); *Qualea parviflora* Mart. (Vochisiaceae) e *Ouratea hexasperma* (A. St.-Hil.) Baill. (Ochnaceae). Entre estas, as duas primeiras são consideradas espécies brevi-decíduas, que perdem todas as folhas por no máximo três semanas durante a estação seca, *Q. parviflora*, decídua, que perde todas as folhas por mais do que três semanas na estação seca, enquanto *O. hexasperma* é considerada uma espécie sempre-verde, que perde folhas velhas e produz folhas novas concomitantemente (“leaf-exchanger”; Franco *et al.* 2005). Outras características destas espécies podem ser encontradas em Almeida *et al.* (1998) e Silva Júnior *et al.* (2005).

Para cada espécie foi selecionado um total de cinco indivíduos por tratamento, procurando sempre que possível pelo menos um indivíduo de cada espécie por parcela. Além disso, para a seleção dos indivíduos dentro de cada espécie foram consideradas outras características como homogeneidade no tamanho das árvores, distância dos limites da parcela, estado fitossanitário e acessibilidade das folhas. Estes dados foram obtidos a partir de um levantamento de campo inicial de todas as árvores das espécies selecionadas presentes nas parcelas. A altura média (m) e diâmetro do caule (cm) a 20 cm do solo das árvores selecionadas nos diferentes tratamentos de fertilização, encontram-se na Tabela 2. O diâmetro inicial das árvores não diferiu entre os tratamentos e o controle, com exceção de um menor diâmetro em *B. salicifolius* no tratamento N+P.

Tabela 2 Diâmetro inicial do caule (cm) e altura (m) das árvores selecionadas, nos tratamentos de fertilização e no controle. C = controle; N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. O número de parcelas (n) variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.

Tratamento	<i>B. salicifolius</i>		<i>C. brasiliense</i>		<i>O. hexasperma</i>		<i>Q. parviflora</i>	
	Diâmetro	Altura	Diâmetro	Altura	Diâmetro	Altura	Diâmetro	Altura
C	15,2 ($\pm 0,6$)	5,6 ($\pm 0,5$)	10,6 ($\pm 0,9$)	2,7 ($\pm 0,4$)	7,1 ($\pm 0,1$)	1,6 ($\pm 0,0$)	4,5 ($\pm 0,6$)	1,8 ($\pm 0,1$)
N	15,6 ($\pm 0,7$)	6,8 ($\pm 0,3$)	8,3 ($\pm 0,4$)	2,9 ($\pm 0,6$)	7,9 ($\pm 0,7$)	1,6 ($\pm 0,1$)	5,6 ($\pm 0,6$)	1,9 ($\pm 0,1$)
P	12,4 ($\pm 1,3$)	5,8 ($\pm 0,8$)	9,1 ($\pm 0,1$)	3,4 ($\pm 0,8$)	7,9 ($\pm 0,9$)	1,7 ($\pm 0,1$)	3,9 ($\pm 0,2$)	1,8 ($\pm 0,2$)
N+P	12,1 ($\pm 0,7$)	6,1 ($\pm 0,4$)	9,6 ($\pm 2,1$)	4,2 ($\pm 0,6$)	6,2 ($\pm 0,4$)	1,6 ($\pm 0,1$)	5,5 ($\pm 0,1$)	2,5 ($\pm 0,3$)

2.3 Análise de nutrientes do solo.

Para conhecer os valores atuais na concentração de nutrientes no solo após 7 anos de fertilização, foi coletada em fevereiro de 2005 uma amostra composta de solo por parcela a 5, 10, 25, 50 e 100 cm de profundidade, utilizando-se um trado holandês. As amostras foram secas ao ar e passadas por uma peneira com malha de 2 mm. O pH foi medido em KCl, 1M. Os teores de Ca^{2+} , Mg^{2+} e Al^{3+} trocáveis foram determinados no extrato de KCl, 1M e os outros nutrientes (P, K^{1+} , Fe^{3+} , Mn^{2+} , Zn^{2+} e Cu^{2+}) no extrato de Mehlich I (H_2SO_4 , 0,0125M + HCl 0,05M) (Allen 1974). O Al foi obtido por titulação com NaOH, 0,025M. O teor de P foi determinado por colorimetria, utilizando-se o molibdato de amônia, a 660 nm. Os teores dos demais elementos foram medidos em espectrofotometria de absorção atômica ou emissão de chama.

2.4 Trocas gasosas e eficiência intrínseca de uso de água (WUE)

A capacidade fotossintética máxima (A_{max} - $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e a condutância estomática (g_s - $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) das folhas foram determinadas simultaneamente com o uso de um sistema portátil de medição de fotossíntese (Li-COR 6400, Li-Cor. Inc., Lincoln, NE). Uma fonte de luz portátil (6400-02B LED Light Source, Li-Cor, Inc., Lincoln, NE) foi utilizada para assegurar a

manutenção de níveis saturantes de irradiação durante as medições. Os mesmos foram determinados experimentalmente para *B. salicifolius*, *C. brasiliense* e *Q. parviflora* a partir da realização de duas curvas de luz por espécie, e para *O. hexasperma* a partir de curvas já existentes para essa espécie (Franco & Lüttge 2002), resultando em valores de densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (PPFD – photosynthetic photon flux density) de $1.500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para as espécies *B. salicifolius* e *Q. parviflora* e $1.250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para as espécies *O. hexasperma* e *C. brasiliense* (apêndice i). Além disso, foram mantidas constantes a valores próximos ao ambiente, a temperatura da folha (28°C) e a concentração de referência de CO_2 ($370 \mu\text{mol mol}^{-1}$), enquanto o déficit de pressão de vapor nas folhas variou entre 1,2 e 1,75 kPa. O registro das variáveis medidas foi efetuado no momento em que o sistema atingia a estabilidade. Todas as medições foram realizadas das 8:00 às 14:00 horas num total de nove folhas por indivíduo (três folhas por indivíduo por dia, em três dias diferentes), tanto em folhas maduras durante a estação chuvosa (janeiro-fevereiro de 2005), quanto em folhas pré-senescentes no começo da estação seca (maio de 2005). Em ambos os períodos foram utilizadas folhas completamente expandidas, expostas ao sol e de idade semelhante. Para a estimativa da idade, um mínimo de 50 folhas por árvore foi marcado com arames de cores no momento da sua expansão. A marcação foi repetida a cada 15 dias até o final do período de produção das folhas. No entanto, devido à impossibilidade de medir todos os indivíduos num único dia, aleatorizou-se o dia e horário em que os indivíduos dentro de cada parcela foram medidos. A partir dos dados de intercâmbio de gases, foi calculada a Eficiência Intrínseca no Uso da Água (WUE - water use efficiency), como a razão entre a capacidade fotossintética máxima e a condutância estomática ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mol H}_2\text{O}^{-1}$).

2.5 Concentração de Clorofila

Os índices de conteúdo de clorofila (ICC - chlorophyll content index) foram registrados no campo com um medidor portátil de clorofila (CCM-200, Opti-Sciences) durante os dias 28 de fevereiro e 2 de março de 2005 nas mesmas 9 folhas por indivíduo que foram usadas para as primeiras medições de trocas gasosas. Cada medição foi repetida duas vezes na folha, sempre se padronizando o local do limbo onde era efetuada e evitando a nervura central da folha além de áreas danificadas por herbívoros.

Os valores dos índices foram transformados a valores de concentração de clorofila total na folha (a+b) ($\mu\text{g cm}^{-2}$) com o uso de equações de regressão. Para a obtenção das equações das

curvas de regressão, foram escolhidas no mínimo 60 folhas de cada espécie de idades e tonalidades diferentes¹, de forma a se obter dados com uma ampla faixa de variação na concentração de clorofila. Uma vez escolhida a folha, foi medida por cinco vezes a absorvância em um mesmo local do limbo com o medidor portátil de clorofila. Em seguida, com um cortador foliar, retirou-se desse local um disco de 0,2 cm de diâmetro o qual era colocado em um tubo de microcentrífuga (Eppendorffe®) âmbar contendo 2 ml de DMF (N, N-dimetilformamida - HCON (CH₃)₂ - da Vetec). O tubo foi envolvido em papel alumínio e colocado em uma caixa de isopor contendo gelo. Depois de coletada a última amostra, as mesmas foram encaminhadas ao Laboratório de Fisiologia Vegetal da UnB, onde o material permaneceu a 4°C por 42 horas em uma geladeira elétrica. Ao término desse tempo leu-se a absorvância das amostras nos comprimentos de onda luminosa de 663,8 646,8 e 480 nm, utilizando-se um espectrofotômetro Genesys 2, da Thermo Spectronic. Em todos os casos os dados entre os valores obtidos com o CCM 200 e os valores determinados em laboratório com o espectrofotômetro foram ajustados a uma curva do tipo potencial, sendo que todas apresentaram valores de r^2 maiores do que 0,9. As curvas e as equações utilizadas encontram-se no apêndice (ii).

2.6 Área foliar, Área Foliar Específica, Análise foliar de nutrientes e Eficiência fotossintética do uso de Nutrientes.

Após a conclusão das medições de trocas gasosas e clorofila, as folhas (folíolo no caso de *C. brasiliense*), foram coletadas e levadas em sacos hermeticamente fechados ao laboratório para determinação da área foliar, área foliar específica (SLA - specific leaf area) e conteúdo de nutrientes. A área foliar específica (m² kg⁻¹) foi calculada como a razão entre a área da folha medida com escaneador e a massa seca obtida após secagem das folhas em estufa a 70°C por 72 horas e pesagem em balança de precisão (\pm 0,001 g). A área média das nove folhas de cada indivíduo foi posteriormente multiplicada pelo seu número de folhas para se obter a área foliar total das árvores. O número de folhas foi determinado durante a estação chuvosa (fevereiro de

¹. Com exceção de *O. hexasperma*, nas outras três espécies só foram adicionadas 15 medidas a dados já existentes para essas espécies, nas quais foi seguida a mesma metodologia descrita anteriormente (Macedo 2005).

2005), a partir da contagem das folhas nos casos onde foi possível, ou por extrapolação do número de folhas presente numa porção do indivíduo.

O teor de N nas folhas foi determinado utilizando-se o método de Kjeldahl (Allen 1974). Para se obter o teor de P, K, Ca, Mg, Mn, Zn, Cu e Al as amostras de folhas foram digeridas, utilizando-se mistura triácida (ácidos nítrico, sulfúrico e perclórico), na proporção de 10:1:2 (Allen 1974). O teor de P no extrato de folhas foi determinado por colorimetria, a 410 nm, utilizando-se vanadomolibdato de amônia. As concentrações dos demais nutrientes foram obtidas por espectrofotometria de absorção atômica ou emissão de chama (Allen 1974). As análises químicas para determinação de nutrientes de folhas e solo foram realizadas no Laboratório de Ecologia da Universidade de Brasília. Nos resultados são apresentados os dados referentes às análises do nitrogênio, fósforo, pH e cálcio no solo, e nitrogênio e fósforo nas folhas. Entretanto, a análise completa de todos os nutrientes, tanto de solo quanto das folhas, podem ser observados nos apêndices (iii) e (iv).

Os resultados da análise de nutrientes das folhas, assim como os de A_{\max} nos dois períodos de medição, foram utilizados para o cálculo das eficiências fotossintéticas instantâneas e integradas de uso de nutrientes. A eficiência fotossintética instantânea de uso do nitrogênio (PNUE - photosynthetic nitrogen use efficiency) e do fósforo (PPUE - photosynthetic phosphorous use efficiency) foi determinada para cada período de medição, como a razão entre A_{\max} e a concentração de N e P das folhas ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ mol}^{-1}$ nutriente). No entanto, em forma integrada, a assimilação total de carbono é relacionada ao investimento total de nutrientes da folha ao longo do seu tempo de vida, e foi estimada como a média entre as eficiências instantâneas das folhas maduras e pré-senescentes multiplicada pelo tempo médio de duração da copa (ver fenologia). Porém, cabe ressaltar que por causa de um incêndio acontecido acidentalmente em setembro de 2005 na área experimental, faltou a medição relativa de folhas recentemente expandidas, que geralmente atingem os maiores valores de A_{\max} e conteúdo de nutrientes (Franco *et al.* 2005). Desta maneira, os valores obtidos subestimam de forma geral as eficiências integradas de uso de nutrientes para todas as espécies.

2.7 Eficiência de carboxilação (curvas $A-C_i$)

A capacidade fotossintética máxima (A_{\max}) foi medida em função da concentração interna de CO_2 da folha (C_i). A eficiência de carboxilação (EC) foi avaliada mediante a análise da

inclinação inicial das curvas de resposta ao CO₂ ($A-C_i$) na faixa em que a assimilação encontra-se limitada pela atividade da Rubisco (Farquhar & von Caemmerer 1982). As curvas foram realizadas de forma automática durante o período da manhã em uma folha madura por indivíduo durante os meses de março e abril de 2005 com o Licor-6400, em condições controladas de temperatura foliar (28 °C), umidade (mantendo-a nos valores presentes no começo da medição), e PFD (nos mesmos níveis de luz considerados nas medidas de A_{max} para cada espécie) variando somente a concentração de CO₂ da câmara nos seguintes níveis: 400, 200, 175, 150, 125, 100, 75 e 50 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. O protocolo foi seguido de acordo com o manual do Li-cor 6400. Os dados eram registrados automaticamente quando o sistema atingia a estabilidade ($CV < 1\%$) com um tempo mínimo de espera de 1 minuto e um tempo máximo de 5 minutos por medição. Para o cálculo da eficiência de carboxilação, em cada curva ($A-C_i$) plotada, foi realizada uma regressão linear usando unicamente os valores entre 200 e 50 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO₂ sendo que em todos os casos, o r^2 foi maior do que 0,95.

2.8 Padrões de produção e queda de folhas (tempo médio de duração da copa)

Além das variáveis medidas nas folhas dos indivíduos, foi feita uma estimativa periódica ao longo do ano (julho de 2004 a setembro de 2005) da porcentagem de folhas presentes na copa de cada indivíduo. A porcentagem total de cobertura da copa foi estimada em forma qualitativa e foi subdividida em porcentagem de folhas novas, maduras e velhas. As variações na cor das folhas (verde claro, verde escuro, amarelo/vermelho dependendo da espécie) foram os principais indicadores da categoria de idade. O tempo médio de duração da copa foi obtido para cada árvore, por extrapolação das curvas (% de cobertura da copa \times tempo), como sendo o número de dias transcorridos entre o momento em que 50% da copa apresentava folhas novas (período de produção de folhas) e o momento em que 50% da copa apresentava folhas senescentes (período de mortalidade). Devido à presença de ramos que permaneceram sem folhas ao longo do ano, em alguns casos os valores máximos de % de cobertura da copa não atingiram o valor de 100%.

Para as espécies brevi-decíduas que apresentam um comportamento bem definido no tempo de produção e queda de folhas, foi considerado o tempo médio de duração da copa como equivalente ao tempo médio de duração das folhas. Este valor foi usado para o cálculo da eficiência integrada de uso de nutrientes. No entanto, esta equivalência não foi considerada válida no caso de *O. hexasperma*, que apesar de ter uma maior produção de folhas durante o final da

estação seca, produz e perde folhas continuamente ao longo do ano, não sendo possível com a metodologia utilizada estimar o tempo de duração das folhas. Portanto, para esta espécie não foi possível o cálculo da eficiência integrada de uso de nutrientes.

2.9 Crescimento

A dinâmica de crescimento em circunferência do caule das árvores ao longo do tempo foi obtida mediante leituras periódicas de dendrômetros de banda (Series 5 Manual Band Dendrometers-AEC) (foto 1, apêndice v). Estes dendrômetros são apropriados para detectar pequenas variações de crescimento, registrando incrementos de circunferência com um erro de $\pm 0,025\text{mm}$. As leituras foram realizadas durante o período da manhã a cada 20 dias aproximadamente, com um mínimo de duas semanas e um tempo máximo de um mês entre medições, de setembro de 2004 até setembro de 2005. Os dendrômetros foram instalados dois meses antes do começo das leituras na base do tronco principal de cada indivíduo a uma altura do solo que variou entre 20 cm e 1 metro de acordo com as características do caule de cada indivíduo. No momento da colocação foi retirada a casca morta para minimizar possíveis erros devidos à irregularidade do caule e ao descascamento. Todos os dados das curvas de crescimento acumulado foram padronizados (divididos) pela circunferência inicial das árvores.

Além das variações sazonais na dinâmica de crescimento do caule determinadas a partir das curvas de crescimento acumulado, avaliaram-se os efeitos da fertilização no crescimento total em circunferência das espécies. Para essa análise foi usada a diferença dos valores obtidos com os dendrômetros entre a primeira e a última medição (24/09/04 – 15/09/05) assim como a diferença na taxa de crescimento relativo calculada para o mesmo intervalo de tempo. A taxa de crescimento relativo (RGR - relative growth rate) foi calculada a partir do modelo clássico de crescimento, usando medidas de área transversal no lugar de massa como:

$$\text{RGR} = \frac{\ln(\text{área } t_2) - \ln(\text{área } t_1)}{t_2 - t_1}$$

ln = logaritmo neperiano; t = tempo

Para se determinar a dinâmica da taxa de crescimento relativo ao longo do ano calculou-se o RGR para cada intervalo de tempo existente entre as leituras dos dendrômetros. Neste caso, utilizaram-se os valores de circunferência no lugar de área para calcular RGR. Os valores de RGR foram posteriormente correlacionados com a soma da precipitação determinada a partir dos mesmos intervalos de tempo, para se obter a relação entre precipitação e crescimento.

2.10 Análise estatística

A normalidade dos dados foi testada com o teste de Shapiro-Wilk, apropriado para tamanho amostrais pequenos. Para determinar os efeitos dos tratamentos de fertilização nas variáveis fisiológicas medidas dentro de cada espécie em cada período de medição (folhas maduras e pré-senescentes), foi usada uma análise da variância de modelo misto (mixed-ANOVA) com sub-amostragem, não balanceada. Esta análise foi decidida de acordo com o tipo de desenho experimental implementado (completamente casualizado) e aos dados disponíveis, já que não foi possível encontrar indivíduos das espécies estudadas em todas as parcelas (não balanceado). Como a unidade experimental considerada é a parcela, o número de repetições (n), variou entre 4 e 2 dependendo da espécie e tratamento. As diferenças entre os tratamentos e o controle foram avaliadas através de um teste t de Student *aproximado*, que considera uma média corrigida pelo não balanceamento dos dados. Por outro lado, as análises de nutrientes do solo foram comparadas para cada profundidade com o controle através do teste de comparação de médias de Dunnett, uma vez que neste caso as amostras estavam balanceadas. As diferenças entre as médias foram consideradas significativas com uma probabilidade menor ou igual a 10% e altamente significativas com uma probabilidade menor ou igual a 5%. Do total das árvores amostradas, três indivíduos foram descartados de todas as análises devido à morte ou doença, e outros cinco indivíduos foram desconsiderados apenas das análises de crescimento por falha dos dendrômetros.

As análises estatísticas foram feitas no programa estatístico SAS (SAS® Institute Inc.V8) (Stokes *et al.* 2000) e as figuras, assim como as suas regressões e correlações, foram efetuadas com o programa Sigma Plot 9.0 para Windows.

3. Resultados

3.1 Efeitos da fertilização na concentração de nutrientes no solo, nas características foliares e no metabolismo fotossintético.

3.1.1 Concentração de nutrientes no solo

As análises químicas de solo evidenciaram em geral uma distribuição concentrada de todos os nutrientes nas camadas superficiais, com uma marcada diminuição com o aumento da profundidade (Fig. 2; apêndice iii).

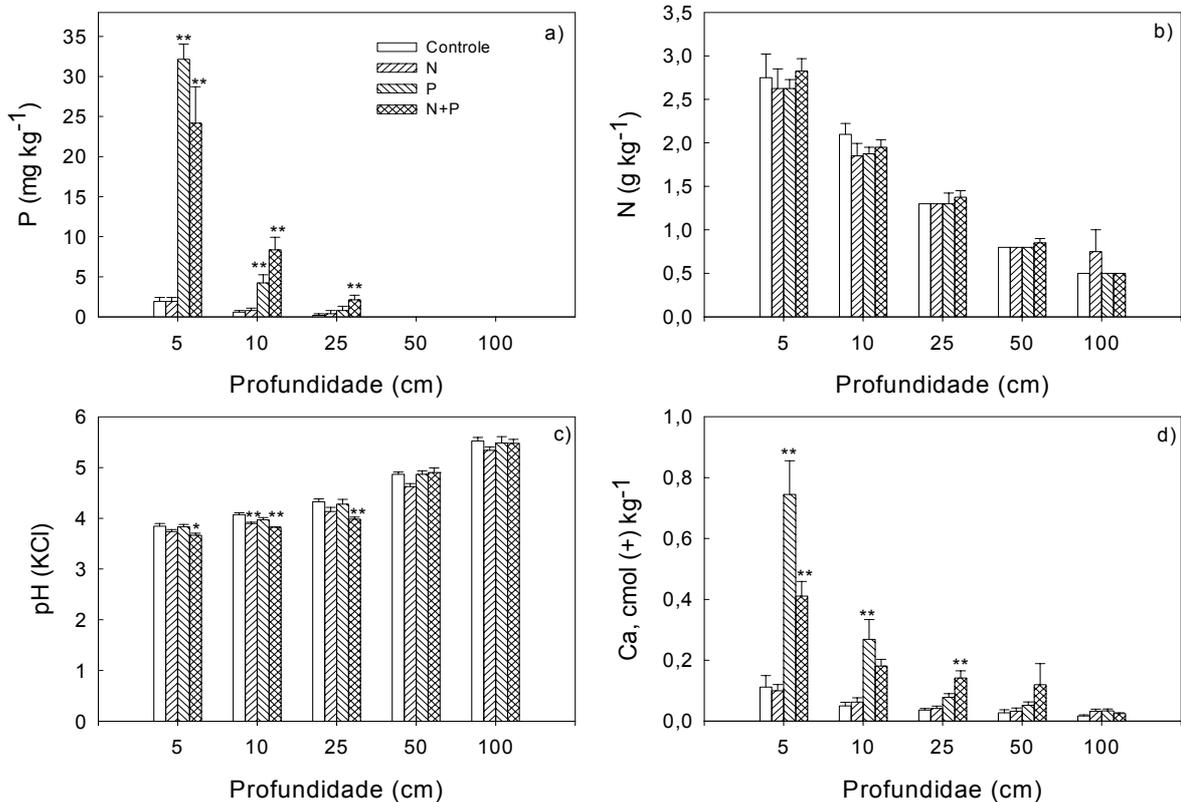


Figura 2. Concentração de (a) fósforo, (b) nitrogênio total, (c) pH (KCl) e (d) cálcio para o intervalo de 0 a 100 cm de profundidade do solo nos tratamentos de fertilização e no controle em fevereiro de 2005. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão ($n=4$). Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p<0,1$) ** ($p<0,05$).

A concentração de fósforo no solo aumentou significativamente ($p < 0,05$) nos primeiros 10 cm de profundidade no tratamento P e no intervalo 0-25 cm no tratamento N+P (Fig. 2-a), enquanto a concentração de nitrogênio total não apresentou diferenças significativas em relação ao controle em nenhum tratamento e profundidade (Fig. 2-b). Por outro lado, observou-se um aumento geral da acidez do solo até os 25 cm de profundidade nos tratamentos N e N+P, (Fig. 2-c) assim como um aumento significativo ($p < 0,05$) da concentração de cálcio nos primeiros 25 cm de solo nos tratamentos P e N+P (Fig. 2-d).

3.1.2 Características foliares

Das variáveis morfológicas foliares, tanto a área foliar (cm^2) quanto à área foliar específica (SLA, $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) foram muito homogêneas, e não apresentaram diferenças significativas em nenhum dos tratamentos em resposta à fertilização. Sem diferenciar entre tratamentos, os valores médios de área foliar em folhas maduras mantiveram-se entre 90,8–105,0 cm^2 (área do folíolo) para *C. brasiliense*; 37,3–44,3 cm^2 para *O. hexasperma*; 19,0–21,0 cm^2 para *Q. parviflora* e 15,8–17,7 cm^2 para *B. salicifolius* (Fig. 3a). Por outro lado, os valores médios de SLA ficaram entre 10,27–10,61 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ para *B. salicifolius*; 9,19–10,18 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ para *Q. parviflora*; 7,39–8,39 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ para *C. brasiliense* e 7,87–8,24 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ para *O. hexasperma* (Fig. 3b).

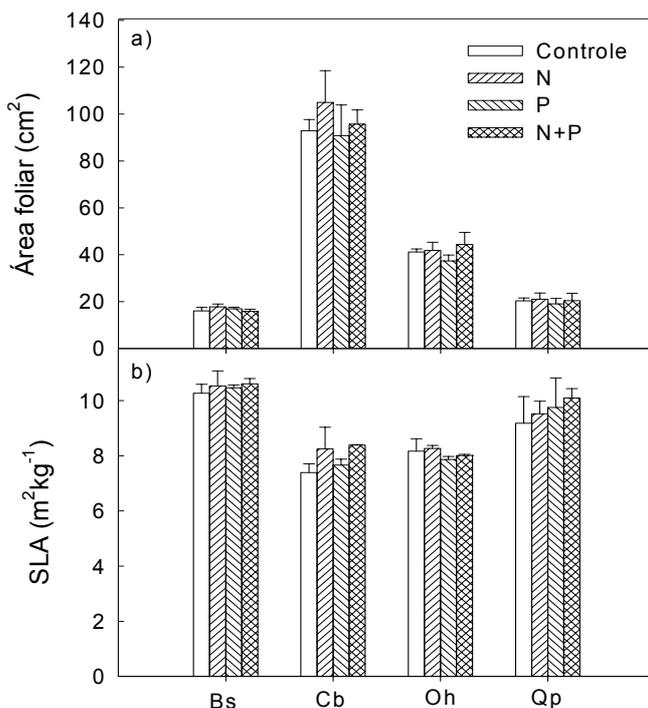


Figura 3. Área (a) e área foliar específica (b) de folhas maduras de *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e no controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. A área da folha em *C. brasiliense* corresponde à área do folíolo. O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.

A área foliar total (m^2) dos indivíduos não apresentou diferenças significativas em relação ao controle em nenhum tratamento, no entanto houve uma tendência a uma menor área foliar no tratamento P em relação aos tratamentos N e N+P em três das espécies (Fig. 4).

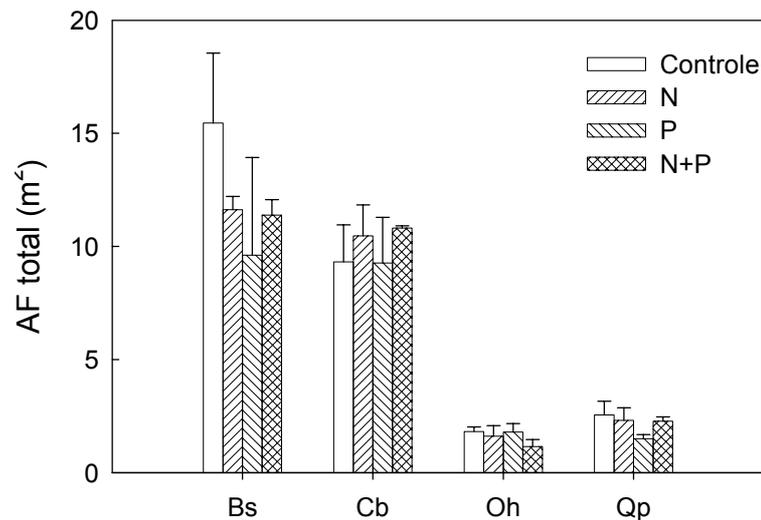


Figura 4. Área foliar total da copa (m^2) determinada durante fevereiro de 2005 nos indivíduos de *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.

Quando analisadas as concentrações de nitrogênio e fósforo nas folhas maduras dos indivíduos, houve uma tendência geral de todas as espécies em apresentar um aumento em resposta aos tratamentos de fertilização. A concentração média de nitrogênio aumentou entre 13 e 27% em relação ao controle, sendo que as diferenças foram significativas em *B. salicifolius* ($p < 0,05$) e *Q. parviflora* ($p < 0,1$) no tratamento N (Fig. 5-a). Por outro lado, a concentração foliar de fósforo aumentou significativamente em *B. salicifolius* nos tratamentos P e N+P, em *Q. parviflora* nos tratamentos N, P, e N+P, e em *C. brasiliense* no tratamento N+P. A espécie que mais aumentou a concentração foliar deste elemento foi *B. salicifolius*, variando de $0,51 \pm 0,02 \text{ g kg}^{-1}$ no controle a $1,7 \pm 0,14 \text{ g kg}^{-1}$ no tratamento P (Fig. 5-b).

Como não houve alterações significativas na área foliar específica e área da folha com os tratamentos, as concentrações de nutrientes por área foliar (g m^{-2} e mg folha^{-1}) das quatro

espécies estudadas mostraram, em termos gerais, o mesmo padrão encontrado para a concentração de nutrientes expressa por massa seca foliar (g kg^{-1}) (resultados não apresentados).

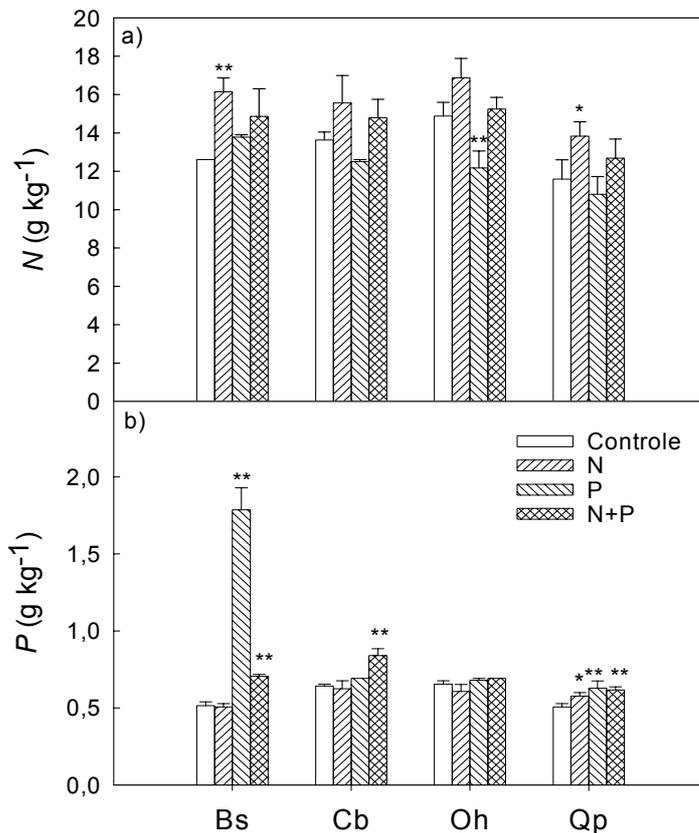


Figura 5. Concentração de nitrogênio (a) e fósforo (b) em folhas maduras de *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.

Por outro lado, a fertilização modificou a relação N:P das folhas, com uma diminuição significativa ($P < 0,05$) no tratamento P em todas as espécies, e um aumento no tratamento N em três das quatro espécies (Fig. 6). Em geral, a exceção de *C. brasiliense* que diminuiu no tratamento N+P, a adição conjunta de nitrogênio e fósforo manteve a relação N:P similar aos valores encontrados no controle.

A tendência ao aumento da concentração foliar de N com a adição de sulfato de amônia foi refletida num padrão de aumento similar da concentração de clorofila (Fig. 7). Em todos os casos, foi obtida uma correlação significativa ($p < 0,05$) entre ambas variáveis, com um r de 0,62 para *C. brasiliense*; 0,69 para as espécies *Q. parviflora* e *B. salicifolius* e 0,79 para *O. hexasperma*.

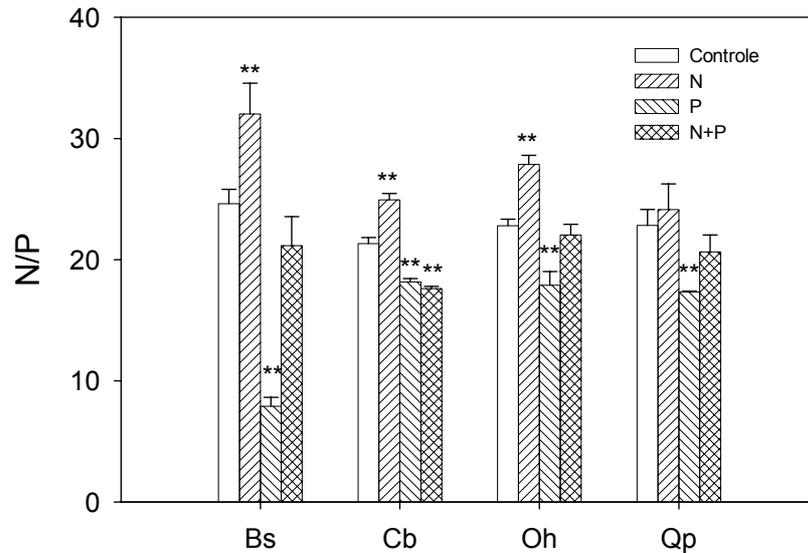


Figura 6. Relação entre a concentração foliar de nitrogênio e fósforo (N:P) nas folhas maduras de *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.

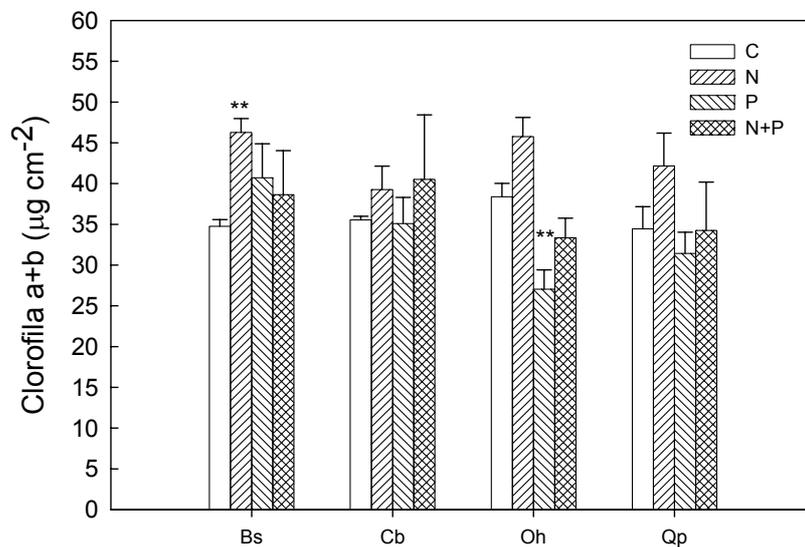


Figura 7. Concentração de clorofila total (a+b) nas folhas maduras de *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.

3.1.3 Metabolismo fotossintético

Apesar da tendência de aumento observada na concentração foliar de nitrogênio e fósforo, não houve um aumento da eficiência de carboxilação e da capacidade fotossintética máxima (A_{max}) em nenhuma das espécies e tratamentos (Figs. 8 e 9). Entretanto, foi observada uma diminuição da eficiência de carboxilação no tratamento P em todas as espécies, sendo que foi significativa nos tratamentos P e N+P em *C. brasiliense* e no tratamento P em *O. hexasperma* (Fig. 8).

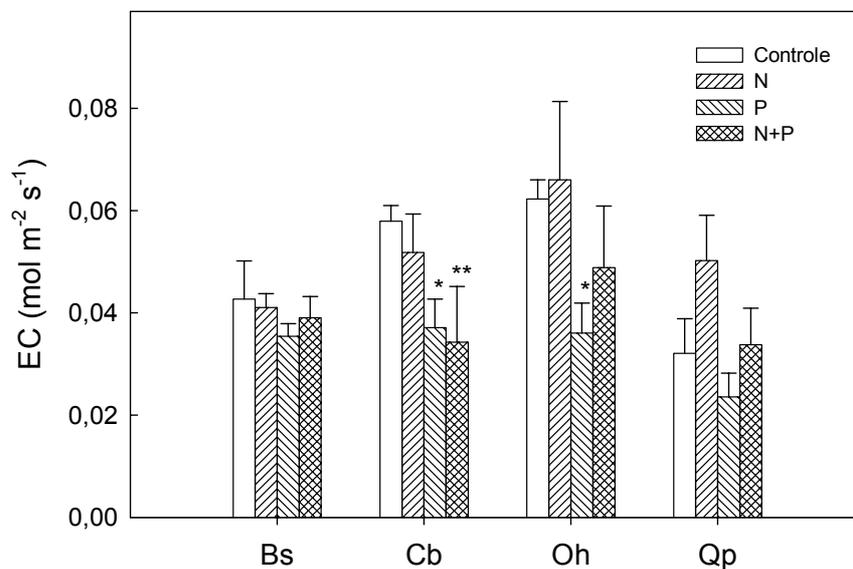


Figura 8. Valores da eficiência de carboxilação determinada a partir da pendente inicial das curvas $A-C_i$ em *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.

Durante a estação chuvosa foi observada uma redução significativa da fotossíntese máxima expressa em unidades de área foliar (A_{max}) para os tratamentos N e N+P em *B. salicifolius*; N, P e N+P em *C. brasiliense*, e N e P em *O. hexasperma* (Fig. 9-a). A diminuição de A_{max} manteve-se em todos os casos entre 15 e 22% e, à exceção de *B. salicifolius*, foi mais acentuada no tratamento P que nos demais tratamentos.

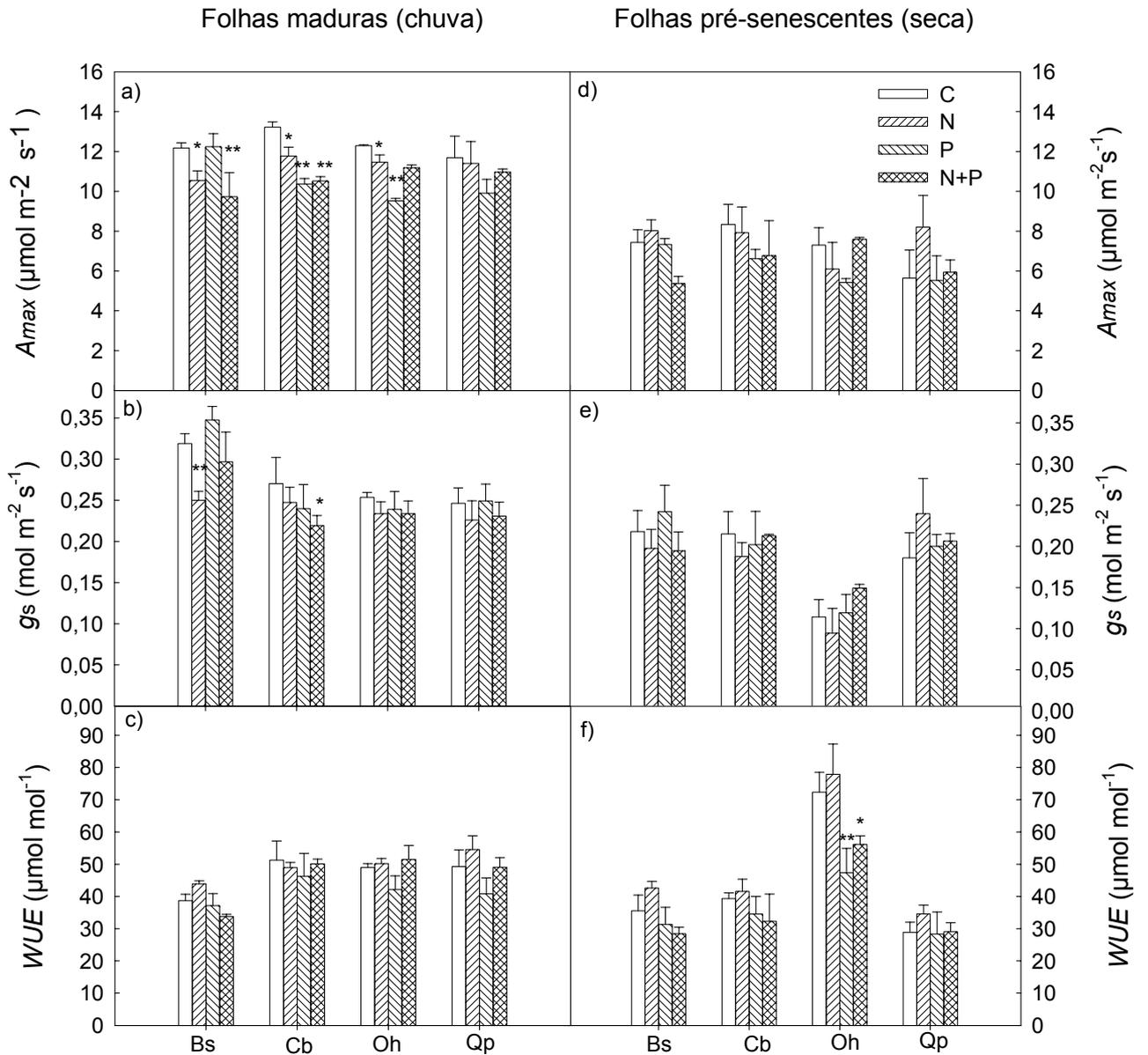


Figura 9. Capacidade fotossintética máxima (A_{max}), condutância estomática (g_s) e eficiência intrínseca no uso da água (WUE) de folhas maduras durante a estação chuvosa (janeiro/fevereiro de 2005) (a, b, c) e de folhas pré-senescentes no início da estação seca (maio de 2005) (d, e, f), em *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e no controle. C = controle; N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.

Similarmente, houve uma tendência à diminuição da condutância estomática (g_s) com os tratamentos de fertilização. Em geral, g_s diminuiu principalmente nos tratamentos N e N+P, sendo

que as diferenças em relação ao controle foram significativas no tratamento N em *B. salicifolius* e no tratamento N+P em *C. brasiliense* (Fig. 9-b). Por outro lado, a eficiência intrínseca de uso da água (WUE) não apresentou diferenças significativas entre os tratamentos, evidenciando somente uma leve tendência à diminuição desta variável no tratamento P em três das espécies (Fig. 9-c).

Em geral, as medições realizadas em folhas pré-senescentes no começo da estação seca, apresentaram resultados semelhantes aos obtidos em folhas maduras durante a estação chuvosa (Fig. 9 d-e-f). No entanto, o aumento do erro padrão, assim como uma menor taxa de diminuição de A_{max} registrado em duas das espécies no tratamento N (Tabela 3), fizeram com que as diferenças entre os tratamentos e o controle nesta estação, deixassem de ser significativas. A Tabela 3 mostra que A_{max} diminuiu entre 23,7 e 53,2 %, (valores registrados no tratamento N em *B. salicifolius* e no controle em *Q. parviflora*) entre a estação chuvosa e o início da estação seca. Enquanto isso, a taxa de diminuição da g_s foi mais variável entre as espécies, sendo nula em *Q. parviflora* e máxima (55%) em *O. hexasperma*. Em termos gerais, houve uma menor variação entre as estações na eficiência no uso da água, com uma diminuição entre 8 e 15% em *B. salicifolius*, 15 e 35% em *C. brasiliense*, 30 e 52% em *Q. parviflora* e um aumento entre 9 e 47 % em *O. hexasperma*.

Tabela 3. Taxa de diminuição, em porcentagem, da capacidade fotossintética máxima (A_{max}) e da condutância estomática (g_s) entre os valores determinados em folhas maduras durante a estação chuvosa e os valores determinados em folhas pré-senescentes no início da estação seca nos tratamentos de fertilização e no controle. (N) = nitrogênio; (P) = fósforo; (N+P) = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$).

Tratamento	Variável	<i>B. salicifolius</i>	<i>C. brasiliense</i>	<i>O. hexasperma</i>	<i>Q. parviflora</i>
C		38,8 \pm 4,9	37,0 \pm 7,0	40,8 \pm 7,4	53,2 \pm 8,5
N	ΔA_{max} (%)	23,7 \pm 5,8 *	31,3 \pm 13,2	44,3 \pm 13,1	28,9 \pm 7,2 *
P		40,1 \pm 0,8	36,3 \pm 4,8	43,3 \pm 1,6	45,0 \pm 20,2
N+P		43,4 \pm 10,9	36,0 \pm 15,1	32,0 \pm 1,7	45,8 \pm 5,7
C			30,9 \pm 10,4	19,2 \pm 9,7	55,1 \pm 9,3
N	Δg_s (%)	20,8 \pm 8,2	21,3 \pm 12,4	54,4 \pm 15,5	-8,5 \pm 9,4
P		30,1 \pm 5,7	10,5 \pm 0,2	48,7 \pm 4,9	18,1 \pm 10,3
N+P		32,5 \pm 16,0	1,3 \pm 6,1	35,7 \pm 3,3	8,3 \pm 10,4

Ao combinar os dados de A_{\max} e g_s de ambos os períodos, foi possível verificar para todas as espécies, uma relação positiva entre ambas variáveis (Fig. 10).

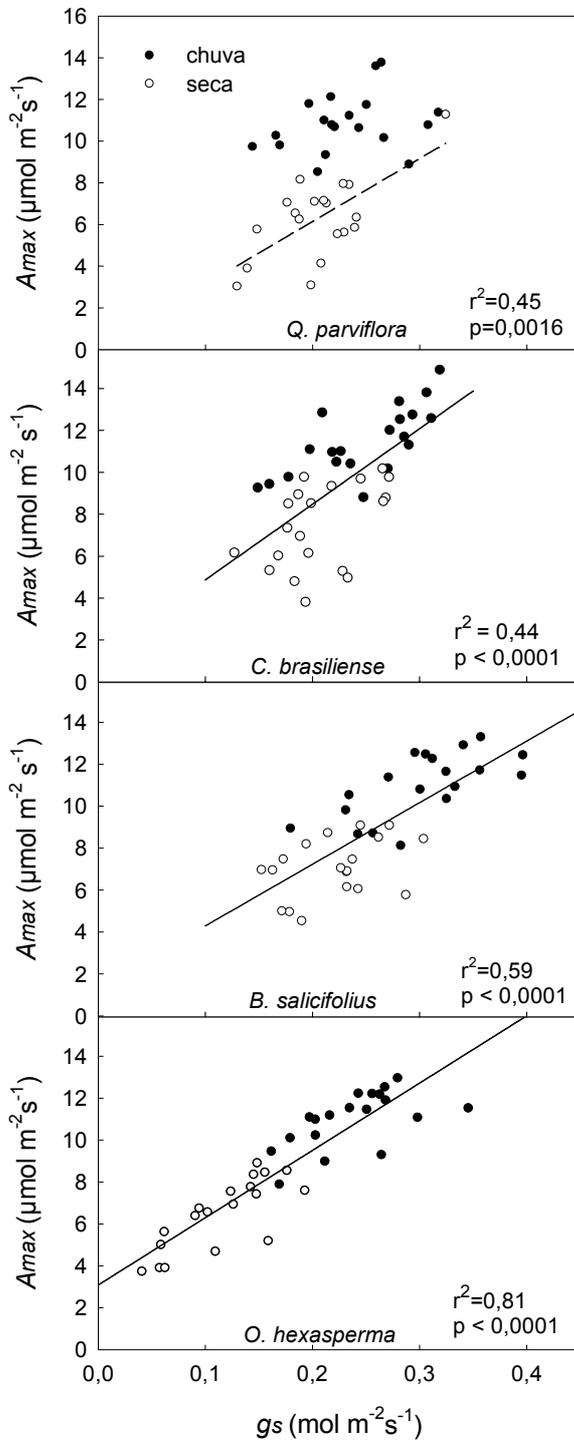


Figura 10. Relação entre a capacidade fotossintética máxima (A_{\max}) e a condutância estomática (g_s) em folhas maduras durante a estação chuvosa (●) e em folhas pré-senescentes no início da estação seca (○) de 2005 para as quatro espécies estudadas. Cada ponto representa a média dos valores determinados em 9 folhas por indivíduo. As linhas sólidas são as funções lineares resultantes do ajuste de todos os valores, enquanto a linha tracejada em *Q. parviflora* é a função ajustada unicamente para a estação seca. A significância da regressão assim como o r^2 são apresentados na parte inferior de cada painel.

Entre todas as espécies, a sempre-verde *O. hexasperma* foi a que apresentou a melhor relação entre A_{\max} e g_s enquanto a espécie decídua *Q. parviflora* apresentou um comportamento diferente entre as estações, sendo que foi obtida uma regressão significativa unicamente durante a estação seca ($p < 0,05$). Por outro lado, verificaram-se relações pouco claras que parecem variar com a idade e a época do ano, entre os valores de A_{\max} e o conteúdo de N das folhas expressos seja em unidades de área quanto de massa (dados não apresentados).

A combinação de uma menor capacidade fotossintética, como resposta à maioria dos tratamentos de fertilização, e a tendência ao aumento na concentração de nutrientes nas folhas, fez a eficiência fotossintética instantânea de uso do Nitrogênio (PNUE) diminuir significativamente em *B. salicifolius* e *O. hexasperma* nos tratamentos N e N+P (Fig. 11-a). Resultados similares aconteceram com a eficiência instantânea de uso do fósforo (PPUE), diminuindo significativamente em três das espécies nos tratamentos P e N+P, e em *Q. parviflora* no tratamento P (Fig. 11-d). Em todas as espécies, a diminuição da eficiência no uso do nitrogênio foi quase metade da diminuição da eficiência no uso do fósforo. Os resultados obtidos em folhas maduras (PNUE e PPUE), deixam na sua maioria de ser significativos quando calculados em folhas pré-senescentes (Fig. 11 b-e). Quando as eficiências de uso de nutrientes foram integradas ao tempo médio de duração da copa, a tendência de diminuição na eficiência de uso do nitrogênio e do fósforo em resposta à adição destes nutrientes se manteve similar aos resultados obtidos para as eficiências instantâneas em folhas maduras (Fig. 11 c-f).

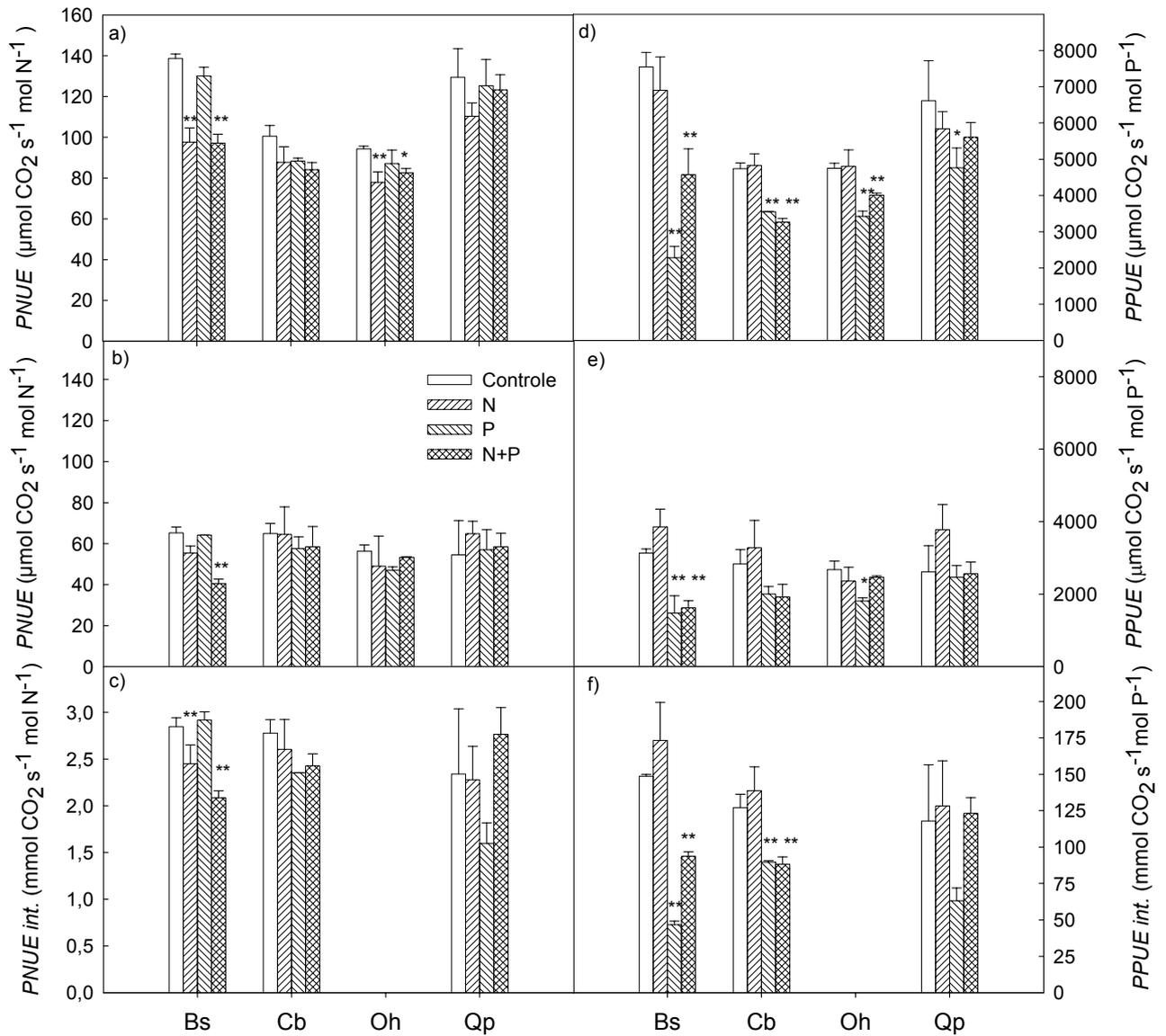


Figura 11. Eficiência fotossintética instantânea do uso do nitrogênio (PNUE) em (a) folhas maduras, (b) folhas pré-senescentes e (c) integrada ao longo do tempo de vida da folha, e eficiência fotossintética instantânea do uso do fósforo (PPUE) em (d) folhas maduras, (e) folhas pré-senescentes e (f) integrada ao longo do tempo de vida da folha, em *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e no controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.

3.2 Efeitos da fertilização nos padrões de produção e queda de folhas e no crescimento em circunferência do caule

3.2.1 Produção e queda de folhas

As três espécies que perdem todas as folhas durante um determinado período do ano (decíduas e brevi-decíduas), mostraram um padrão bem definido de produção e perda das folhas, com um período total de permanência da copa menor do que um ano (Fig. 12). O período de produção concentrou-se no final da estação seca, começando mais cedo em *B. salicifolius* (entre 8/07 a 23/08), seguido por *C. brasiliense* (31/07 a 23/08) e terminando com *Q. parviflora* (23/08 a 19/09). Em termos gerais, *C. brasiliense* manteve as folhas na copa por mais tempo, seguida em ordem decrescente por *B. salicifolius* e *Q. parviflora*.

O efeito da fertilização no tempo de vida médio das folhas (representado neste estudo para as espécies decíduas e brevi-decíduas pelo tempo médio de duração da copa) variou entre as espécies. *Blepharocalyx salicifolius* (Fig. 12-a) apresentou um atraso no período de produção e senescência foliar em todos os tratamentos em relação ao controle. Apesar deste deslocamento temporal, houve um aumento do tempo médio de vida das folhas de 42 dias no tratamento N, 21 dias no tratamento P e 25 dias no tratamento N+P sendo que esta diferença foi significativa ($p < 0,05$) unicamente para o tratamento N. A adição de sulfato de amônia também produziu um atraso no período de produção de folhas em *C. brasiliense* (Fig. 12-b), porém nesta espécie houve um atraso proporcional na emissão foliar, diferindo menos de uma semana o tempo de duração das folhas entre tratamentos. *Qualea parviflora* mostrou uma queda antecipada das folhas de 55 dias no tratamento P e um aumento de 18 dias no tratamento N em relação ao controle (Fig. 12-c). Contudo, a grande variação que apresentou esta espécie no tempo de duração da copa, não permitiu detectar nenhuma diferença significativa entre os tratamentos.

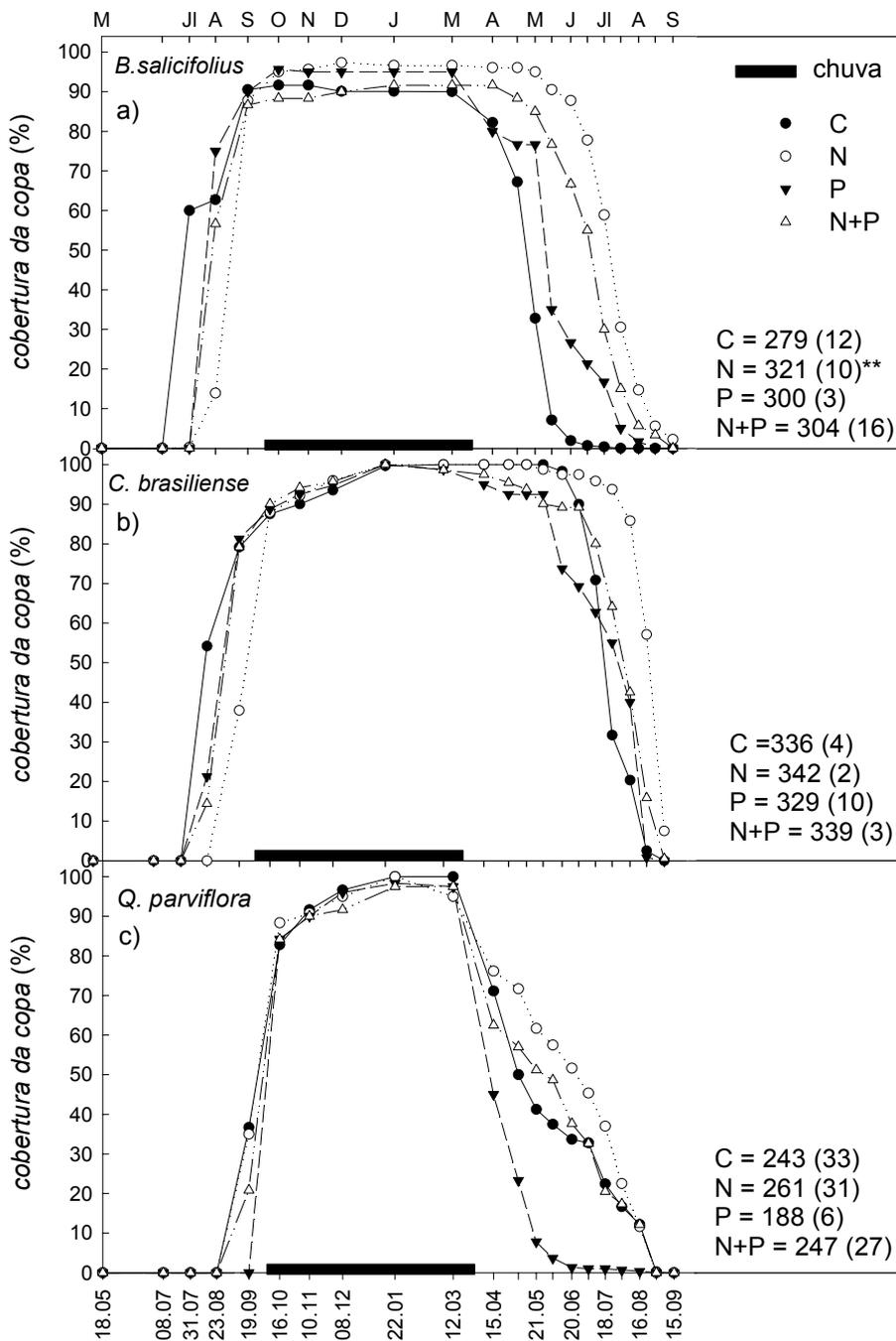


Figura 12. Porcentagem de cobertura da copa desde o início da emissão foliar em 2004 até o fim da senescência em 2005, em *B. salicifolius*, *C. brasiliense* e *Q. parviflora* nos tratamentos de fertilização e controle. C = controle; N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. As curvas representam a média das parcelas por tratamento. Os números na figura são o tempo médio de duração da copa (estimado como o número de dias transcorridos entre o momento em que 50% da copa apresentava folhas novas e o momento em que o 50% da copa apresentava folhas senescentes) e seu erro padrão entre parêntesis. Asteriscos indicam diferenças significativas entre a média das parcelas por tratamento e o controle: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.

3.2.2 Crescimento

A fertilização teve um efeito marcante em três das quatro espécies no crescimento em circunferência do caule registrado depois de um ano (crescimento total), seja analisado com os valores obtidos diretamente dos dendrômetros de banda (Fig. 13-a), quanto com os valores da taxa de crescimento relativo (RGR) (Fig. 13-b). A única diferença observada nos resultados entre as duas figuras foi no tratamento N+P em *B. salicifolius*, devido possivelmente a diferenças no tamanho inicial das árvores neste tratamento comparado com o controle. Foi observado um aumento significativo ($p < 0,05$) na taxa de crescimento relativo nos tratamentos P e N+P em *B. salicifolius*, nos tratamentos N e N+P em *C. brasiliense* e no tratamento N em *Q. parviflora*. A única espécie que não respondeu a nenhum tratamento de fertilização foi *O. hexasperma* que somente mostrou uma tendência à diminuição do crescimento no tratamento P.

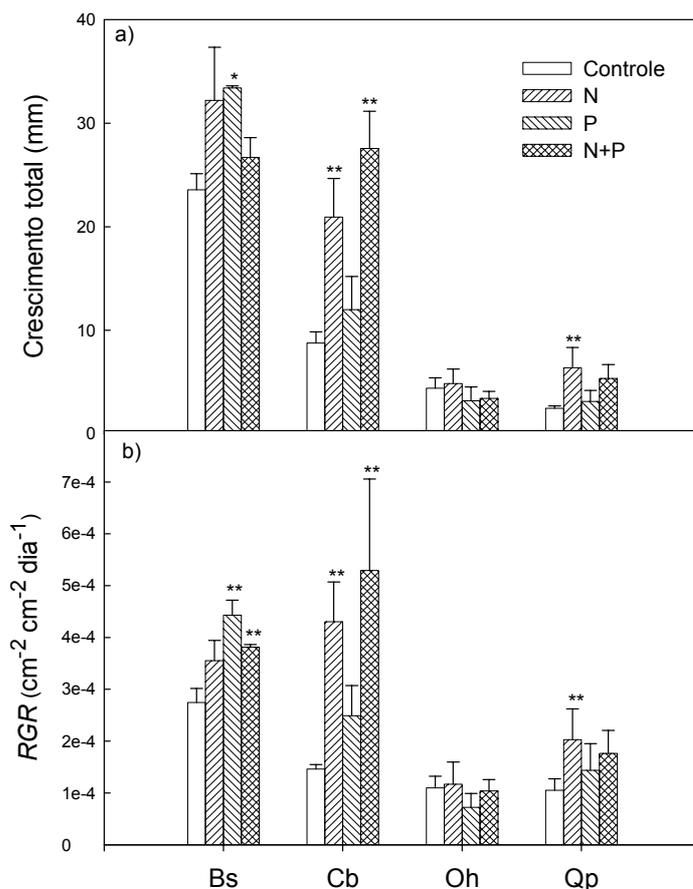


Figura 13. Crescimento total em circunferência do caule (24/09/04-15/09/05) (a) e taxa de crescimento relativo (RGR) para o mesmo intervalo de tempo (b) em *B. salicifolius* (Bs), *C. brasiliense* (Cb), *O. hexasperma* (Oh) e *Q. parviflora* (Qp) nos tratamentos de fertilização e no controle. (N) = nitrogênio; (P) = fósforo; (N+P) = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os valores representam a média das parcelas por tratamento \pm erro padrão. Asteriscos indicam diferenças significativas entre o controle e os tratamentos: * ($p < 0,1$) ** ($p < 0,05$). O número de parcelas (n), variou de 2 a 4 dependendo da espécie e tratamento.

Entre as quatro espécies e considerando-se apenas os controles, *Q. parviflora* foi a que apresentou o menor crescimento total do caule com um aumento relativo da circunferência inicial de 1,9% seguida em ordem crescente por *O. hexasperma* (2%), *C. brasiliense* (2,6%) e *B. salicifolius* (5%) (Fig. 14). Por outro lado, *Q. parviflora* foi a espécie que apresentou o menor crescimento total em resposta à fertilização, com um incremento de 2% em relação ao controle para o tratamento N, seguida por *B. salicifolius*, que aumentou entre 3 e 2% nos tratamentos P e N+P e *C. brasiliense* com um aumento aproximado de 6% nos tratamentos N e N+P.

Além das diferenças nas taxas de crescimento iniciais durante o período de chuva, as variações na duração do período de crescimento foram responsáveis pelas diferenças em crescimento total registrado após um ano de medições nestas espécies. A tendência a uma maior duração no período de crescimento comparada ao controle foi observada em *B. salicifolius* nos tratamentos N, P e N+P (Fig. 14-a) e em *C. brasiliense* nos tratamentos N e N+P (Fig. 14-b).

O crescimento independentemente do tratamento, mostrou ser marcadamente estacional, ocorrendo principalmente durante a estação chuvosa (outubro a março) (Fig. 14) sendo que todas as espécies mostraram em geral, uma correlação significativa entre a taxa de crescimento relativa (RGR) ao longo do ano e a precipitação (Fig. 15). Entretanto, quando a correlação entre RGR e a precipitação foi restrita à estação chuvosa (outubro a março), a única correlação significativa entre ambas variáveis foi registrada na espécie sempre-verde *O. hexasperma* com um r de 0,74 para o controle e os tratamentos P e N+P, e de 0,64 para o tratamento N. Estes resultados são devidos principalmente às diferenças entre as espécies na dinâmica temporal da taxa de crescimento relativo. Nas três espécies que perdem todas as folhas durante um determinado período do ano (decíduas e brevi-decíduas), a taxa máxima de crescimento relativo aconteceu no começo da estação chuvosa (entre os dias 9 e 24 de novembro) com uma queda progressiva a partir desse momento (Fig. 15 a-b-c). Entretanto, a sempre-verde *O. hexasperma* teve um comportamento mais homogêneo ao longo do tempo, apresentando as maiores taxas entre janeiro e março, meses com maior registro de precipitações (Fig. 15-d).

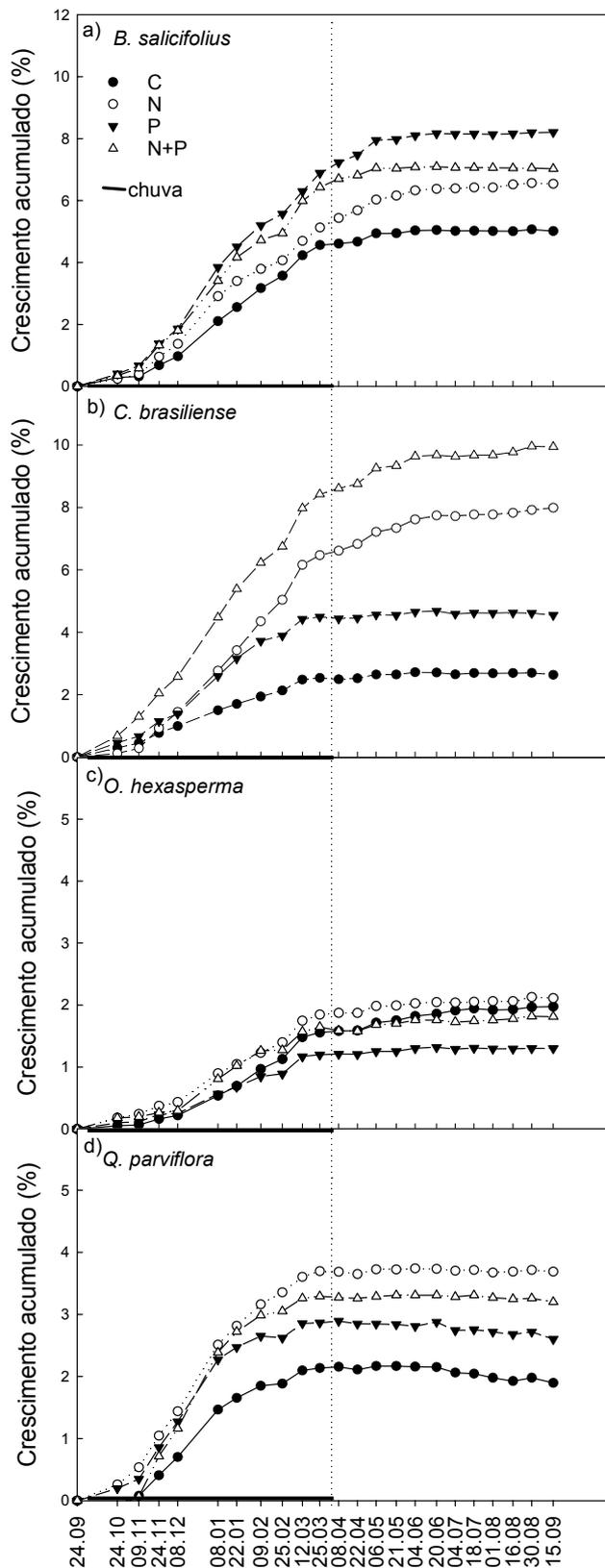


Figura 14. Curvas de crescimento acumulado do caule, expressos como porcentagem da circunferência inicial de cada indivíduo, durante setembro de 2004 a setembro de 2005 em (a) *B. salicifolius*, (b) *C. brasiliense*, (c) *Q. parviflora* e (d) *O. hexasperma* nos tratamentos de fertilização e controle. C = controle, N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Cada curva representa a média das parcelas por tratamento. A barra preta indica o período de chuva. Os painéis a-b apresentam uma escala diferente (0 a 12) que os painéis c-d (0 a 6).

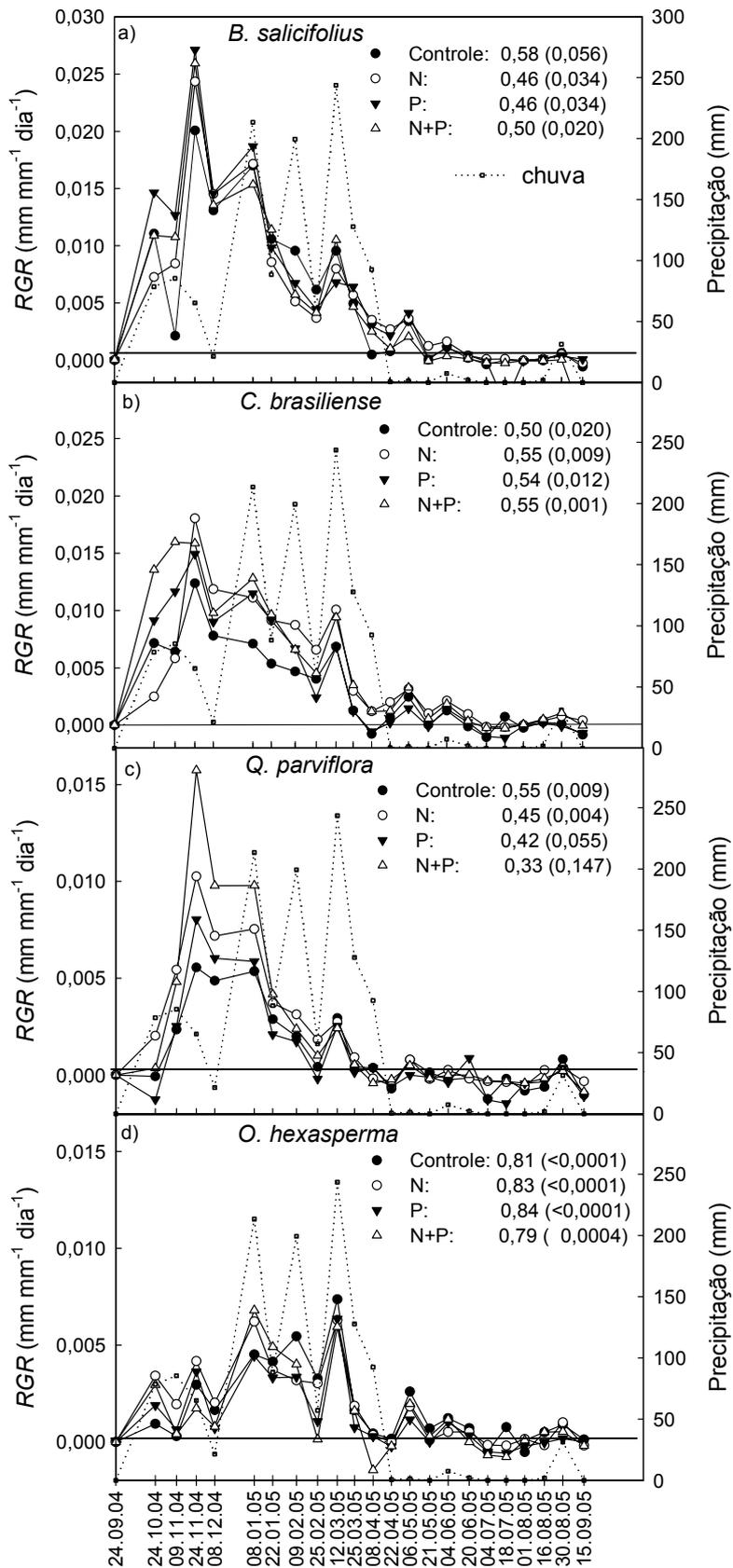


Figura 15. Taxa de crescimento relativo (RGR) calculada a cada intervalo de tempo entre as leituras dos dendrômetros de banda durante setembro de 2004 a setembro de 2005 em *B. salicifolius* (a), *C. brasiliense* (b), *Q. parviflora* (c) e *O. hexasperma* (d) nos tratamentos de fertilização e no controle. N = nitrogênio; P = fósforo; N+P = adição conjunta de nitrogênio e fósforo. Os quadrados conectados com linha pontilhada representam a soma da precipitação no mesmo intervalo de tempo. Cada ponto da curva de RGR representa a média das parcelas por tratamento. Na parte superior direita de cada painel se apresentam os resultados da correlação de Pearson (r) para cada tratamento entre os valores de RGR e a precipitação ao longo do período de estudo. A significância da correlação encontra-se entre parênteses.

4. Discussão

Efeitos da fertilização

Aumentos na disponibilidade de nutrientes no solo, tanto por deposição atmosférica quanto por aplicação de fertilizantes estão associados em geral a um aumento da produtividade de florestas. Entretanto, outros estudos indicam um impacto negativo com o aumento das deposições de nutrientes, atribuída geralmente à desbalanços nutricionais, níveis tóxicos de concentrações de nutrientes nas folhas, aumento da sensibilidade à seca e ataque de patógenos, assim como com fatores associados à acidificação do solo (Singh & Tripathi 2000).

No presente trabalho, seis anos de fertilização periódica com nitrogênio, fósforo e adição conjunta de nitrogênio e fósforo, alteraram as concentrações destes e outros nutrientes tanto no solo quanto nas folhas das espécies selecionadas. Entretanto, as respostas dependeram do tipo de nutriente adicionado. No caso da adição de sulfato de amônia, não houve um aumento na concentração de N total do solo. No entanto, é provável que a fertilização tenha aumentando o nitrogênio disponível nas formas de amônia e nitrato, como observado dois anos após o começo das fertilizações na área experimental (Garofalo 2001). Isto é consistente com a diminuição do pH nos tratamentos N e N+P, um aumento na concentração de Al e a conseqüente redução da concentração de outros cátions como K^+ e Mg^{++} (Apêndice iii). Por outro lado, a fertilização com superfosfato simples aumentou a concentração de fósforo e cálcio no solo enquanto diminuiu a concentração de Fe^{++} .

Apesar da fertilização ter aumentado em geral a concentração foliar de N e P em todas as espécies (Fig. 5), não foi observado um aumento da eficiência de carboxilação nem da capacidade fotossintética máxima (Figs. 8 e 9). A ausência de um aumento de A_{max} com o aumento do nitrogênio foliar pode ser atribuída tanto a uma possível armazenagem do nitrogênio nas folhas - por exemplo, na forma inativa de Rubisco (Stitt & Schulze 1994; Warren *et al.* 2000; Merilo *et al.* 2005) - quanto a um consumo luxurioso deste elemento. Nesse caso, outros fatores além dos nutrientes estariam envolvidos na limitação da capacidade fotossintética. Por exemplo, Bowman & Conant (1994) observaram num experimento de fertilização com N que as variações na capacidade fotossintética em *Salix glauca* estiveram mais relacionadas às variações na condutância estomática que às concentrações foliares de N. Desta maneira, a diminuição de A_{max} nos tratamentos N (principalmente) e N+P, pode ser atribuída em parte a uma tendência à diminuição da condutância estomática (g_s) nesses tratamentos, tendo em vista a alta correlação

encontrada para três das quatro espécies entre esta variável e A_{\max} (Fig. 10). Uma diminuição da condutância estomática em resposta a fertilização pode ser consequência de desbalanços hídricos gerados por mudanças nos padrões de alocação de recursos, geralmente associados a um aumento da área foliar total, e uma redução da condutividade foliar específica (Ewers *et al.* 2000; Bucci *et al.* 2006). No entanto, já que neste estudo não foi observado um aumento significativo da área foliar total (Fig. 4), um menor investimento em biomassa de raízes (diminuindo a entrada de água) poderia explicar a menor g_s observada nos tratamentos N e N+P em relação ao controle. Por outro lado, devido a menor diminuição da g_s no tratamento P em relação aos outros, a diminuição de A_{\max} neste caso, poderia ser atribuída principalmente à menor eficiência de carboxilação encontrada na maioria das espécies neste tratamento.

Uma provável menor alocação de fotoassimilados para biomassa de raízes mediante adição de nitrogênio é consistente com o aumento da relação N:P registrada em três das espécies no tratamento N (Fig. 6), já que plantas com valores altos do quociente N:P, geralmente alocam menos biomassa para raízes do que plantas com valores menores (Güsewell & Bollens 2003; Güsewell 2004). Isto em geral se deve ao fato da fertilização com N aumentar a produção de citocininas e seu transporte das raízes ao caule (De Groot *et al.* 2003), sendo conhecido o papel das citocininas na inibição da alocação de biomassa a raízes (Falkengren-Grerup 1998; Kuiper *et al.* 1998) e estimulando a alocação ao caule. Por outro lado, foi relatado que a produção de citocininas é menos sensível à fertilização com P (De Groot *et al.* 2003), não influenciando a alocação de biomassa a raízes (Shaver & Melillo 1984). Este comportamento diferencial das citocininas explicaria em parte as diferenças encontradas nas respostas das plantas entre os tratamentos de fertilização e a menor resposta observada em geral no tratamento N+P em relação ao tratamento N.

Possíveis causas da diminuição da eficiência de carboxilação com a adição de fósforo podem ser atribuídas à toxicidade por hiper-acumulação desse ou de algum outro elemento nas folhas, assim como a existência de desbalanços nas concentrações ideais de nutrientes essenciais (Aphala *et al.* 2002; Amponsah *et al.* 2004; Clair & Lynch 2005). Toxidez por fósforo é normal em plantas adaptadas a solos pobres quando submetidas a concentrações elevadas desse nutriente (Parks *et al.* 2000). Vários dos sintomas de toxidez por P como necrose foliar, senescência precoce e inibição do crescimento (Silber *et al.* 2002; Shane *et al.* 2004) foram observadas neste estudo, à exceção de *B. salicifolius*. Em geral, a toxidez é evitada mediante a retranslocação do P

a outros órgãos da planta (caule ou raízes), mas se a taxa de absorção de P excede a capacidade de armazenamento, acumulação nas folhas (como por exemplo, em vacúolos) pode inibir A_{\max} (Shane *et al* 2004). Por outro lado, devido à diminuição significativa da relação N:P registrada em todas as espécies no tratamento P, é possível que o aumento da concentração de P tenha resultado em uma limitação secundária por N.

Em geral, um aumento da eficiência de carboxilação atribuída a uma maior disponibilidade de nutrientes, permitiria assimilar a mesma quantidade de CO₂ com uma menor abertura estomática, aumentando assim a eficiência intrínseca de uso da água. Por exemplo, um aumento da eficiência no uso da água foi observado por Livingston *et al.* (1999) e Ripullone *et al.* (2004) como resposta a tratamentos de fertilização com N. Entretanto, contrariamente a nossa hipótese inicial, devido à forte relação entre A_{\max} e g_s , a eficiência intrínseca de uso da água não aumentou significativamente em relação ao controle em nenhuma das espécies e tratamentos de fertilização.

A maioria das diferenças de A_{\max} e g_s entre os tratamentos deixaram de ser significativas quando medidas em folhas pré-senescentes no começo da estação seca, o que é atribuído principalmente a um aumento da variação entre as medidas. Uma redução de A_{\max} e g_s durante este período (Fig. 8 d,e; Tabela 3) já foi relatada para outras espécies no cerrado (Moraes & Prado 1998; Meinzer *et al.* 1999; Prado *et al.* 2004), embora neste estudo a diminuição possa ser atribuída a um efeito misto da seca e idade da folha (pré-senescência), uma vez que a data de medição não permitiu diferenciar os efeitos de ambas as variáveis. Em geral, a eficiência intrínseca no uso da água variou pouco entre as estações, sendo que *O. hexasperma* foi a única espécie a apresentar um aumento desta variável, conforme os resultados encontrados por Prado *et al.* (2004).

Geralmente espécies adaptadas a ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes apresentam uma eficiência de uso de nutrientes maior do que as mesmas espécies crescendo em solos mais ricos (Vitousek 1982). Portanto, um aumento na disponibilidade de nutrientes deveria diminuir a eficiência instantânea e integrada no uso destes, devido a um aumento da concentração do nutriente e a um menor tempo de vida da folha, respectivamente. Devido ao aumento na concentração foliar dos nutrientes e a uma diminuição de A_{\max} , a fertilização diminuiu a eficiência fotossintética instantânea no uso de nutrientes, o que comprova a hipótese inicial. A diminuição da eficiência no uso do fósforo foi quase o dobro da diminuição no uso do nitrogênio

(Fig. 11). Como não houve uma alteração significativa no tempo de duração da copa na maioria das espécies e tratamentos (Fig. 12), a eficiência integrada no uso de nutrientes mostrou os mesmos resultados que as eficiências instantâneas medida em folhas maduras. A diminuição da eficiência de uso de nutrientes, tanto instantânea quanto integrada, ao longo do tempo, pode indicar como referido anteriormente, um consumo luxurioso dos nutrientes devido a um aumento da concentração acima dos requerimentos funcionais. Estes resultados sugerem por um lado que as plantas do cerrado encontram-se bem adaptadas (ao nível fisiológico) às concentrações naturais de nutrientes do solo (principalmente no caso do fósforo), e por outro, que os nutrientes podem não ser o único fator envolvido na limitação da capacidade fotossintética. Nesse sentido, a manutenção de um balanço hídrico favorável ao longo do ano, através de um forte controle estomático e presença de reservatórios internos de água é considerada um dos determinantes principais da estrutura e funcionamento do cerrado (Bucci *et al.* 2004; 2005).

A remoção das limitações nutricionais mediante fertilização resulta em geral, num menor tempo de vida da folha (Reich *et al.* 1992, 1997) devido, em parte, à diminuição do custo de construção da mesma (Cordell *et al.* 2001a). Como expressado anteriormente, ocorreu um deslocamento temporal no período de produção e perda de folhas (Fig. 12), mas não foi observada neste estudo uma diminuição do tempo de vida médio da folha – representado pelo tempo médio de duração da copa – com a fertilização. No entanto, houve uma tendência de aumento desta variável em resposta à fertilização nos tratamentos N (principalmente) e N+P, sendo que diferenças significativas foram reportadas unicamente no tratamento N em *B. salicifolius*. Em termos gerais, estes resultados são consistentes com a ausência de diferenças na área foliar específica –variável geralmente relacionada ao custo de construção da folha – (Fig. 3), e com a teoria que o tempo de vida da folha é regulado para otimizar o ganho de Carbono (Kikuzawa 1995). Como neste estudo houve uma tendência à diminuição de A_{max} é de se esperar, portanto, que o tempo de duração da folha apresente uma tendência de aumento e não de diminuição. Por outro lado, o provável aumento da concentração de citocininas no caule nos tratamentos com adição de N poderia ser outra possível causa do atraso da senescência observada neste tratamento (Gan & Amasino 1997). O atraso significativo da senescência observado em *B. salicifolius* no tratamento N é consistente com uma menor taxa de degradação de clorofila registrada anteriormente nesta espécie e tratamento (Macedo 2005).

Um dos efeitos mais destacados da fertilização em longo prazo foi o aumento da taxa de crescimento relativo do caule após um ano (Fig. 13b). Diferenças nas taxas de crescimento em circunferência durante o período de chuva, assim como a tendência a manter o crescimento por um período maior de tempo comparado ao controle (consistente com o atraso no período de senescência) (Fig. 14), poderiam explicar este aumento em *B. salicifolius*, *C. brasiliense* e *Q. parviflora* nos tratamentos de fertilização.

Geralmente o aumento do crescimento do caule em resposta à fertilização pode ser consequência tanto de um aumento da capacidade fotossintética (seja por um aumento de A_{max} , um aumento da área foliar total ou do tempo de vida médio das folhas), quanto de uma menor alocação de recursos à biomassa de raízes. Neste estudo, a tendência de aumento registrado em algumas das espécies nos tratamentos N e N+P no tempo de duração das folhas assim como da área foliar total não seriam suficientes para aumentar a capacidade fotossintética ao nível de indivíduo ao longo do ano e, portanto, de explicar isoladamente o incremento do caule com a fertilização. Em consequência, nestes tratamentos o aumento do crescimento do caule deveria ser atribuído principalmente à menor alocação de recursos em biomassa de raízes (Wu *et al.* 2004) e à estimulação do crescimento do caule devido a um aumento da concentração de citocininas (Gan & Amasino 1997). Por outro lado, o aumento do crescimento em circunferência no tratamento P em *B. salicifolius*, pode ser atribuído a um efeito conjunto do aumento do armazenamento de P (e açúcares) no caule e do aumento do período de crescimento, pois essa espécie foi a que mais aumentou a concentração foliar de P sem apresentar os efeitos negativos à adição deste nutriente.

Ainda que este estudo não tenha estimado biomassa de raízes, a interpretação acima se sustenta no fato de que mais de 50% da biomassa total das árvores do cerrado encontra-se nos órgãos subterrâneos (Abdala *et al.* 1998) e seriam, portanto um dreno importante dos fotoassimilados (Franco 2004) que poderiam ser usados no crescimento da parte aérea. Desta forma, pequenas variações na alocação de recursos em biomassa de raízes possivelmente teriam importantes consequências na resposta das plantas à fertilização.

Dinâmica temporal do crescimento

As quatro espécies mostraram uma marcada sazonalidade no crescimento do caule, concentrado principalmente na estação chuvosa (Fig. 14), o que é esperado para plantas tropicais (Breitsprecher & Bethel 1990; Devineau 1997; Prior *et al.* 2004). No entanto, a tendência do

crescimento continuar além do final da estação chuvosa em *B. salicifolius* e *C. brasiliense* na maioria dos tratamentos de fertilização, e de finalizar antes do término desta estação em *Q. parviflora* (Fig. 14), sugere que a disponibilidade de água no solo nos horizontes superficiais, não seria o fator principal a influenciar o padrão de crescimento nas espécies decíduas e brevi-decíduas. Isso pode ser sustentado também pela correlação não significativa entre a taxa de crescimento relativo do caule (RGR) e a precipitação durante a estação chuvosa, sendo que as taxas máximas de RGR destas espécies foram registradas no começo desta estação (Fig. 15). A aparente independência entre o padrão de crescimento destas espécies e a precipitação, pode ser atribuída à presença de um sistema radicular dimórfico (raízes profundas e superficiais), observado na maioria das espécies decíduas e brevi-decíduas no cerrado (Scholz *et al.* 2002; Moreira *et al.* 2003). Possivelmente a interrelação de outros fatores relacionados com o padrão de precipitação, como a perda de área foliar, a diminuição da assimilação de carbono e uma menor disponibilidade de nutrientes durante a seca, poderiam ser os fatores que estariam determinando o padrão de crescimento sazonal nas árvores decíduas e brevi-decíduas do cerrado. Por exemplo, Coradin (2000) encontrou que a atividade cambial nas espécies aqui estudadas crescendo em condições naturais esteve mais relacionada com a dinâmica foliar (início da brotação) do que com a umidade do solo. Porém, no presente estudo como a brotação aconteceu um pouco antes do começo das medições de crescimento radial não foi possível comprovar este resultado.

Por outro lado, a umidade do solo nas camadas superficiais parece cumprir um papel fundamental na dinâmica de crescimento da sempre-verde *O. hexasperma*, observado pela alta correlação da taxa de crescimento relativo com a precipitação (Fig. 15). Nesta espécie, a presença unicamente de raízes superficiais (F. Scholz comunicação pessoal²) seria em parte a responsável pelo comportamento observado, enquanto um forte controle estomático da transpiração (Fig. 10) poderia contribuir para a manutenção do balanço hídrico e, portanto, para a capacidade de manter e trocar as folhas durante a estação seca, como relatado por Franco *et al.* (2005).

Em síntese, a fertilização em longo prazo com N (principalmente) e N+P parece ter modificado o padrão de alocação de recursos nestas espécies, com um provável menor investimento de fotoassimilados na biomassa de raízes e um aumento de alocação de recursos no crescimento em circunferência do caule. A menor alocação na biomassa de raízes nestes tratamentos poderia estar criando um desbalanço hídrico nas espécies. Uma limitação hídrica

². Scholz Fabián. Laboratório de Ecologia Funcional. Universidad de Buenos Aires.

refletida pela tendência de diminuição de g_s seria, portanto o principal fator que estaria limitando o aumento da capacidade fotossintética máxima nos tratamentos N e N+P, porém permitindo a manutenção da eficiência intrínseca do uso da água. Este resultado é sustentado pela ausência de aumento da capacidade fotossintética, tanto ao nível de folha quanto ao nível do indivíduo integrada ao longo do tempo de vida das folhas, e a um aumento na razão N:P das plantas nestes tratamentos. Em algumas espécies, a maior duração do período de crescimento observado em resposta à fertilização estaria contribuindo para o aumento do crescimento do caule registrado após um ano, sendo que este aumento poderia se relacionar às mudanças no padrão fenológico das espécies (deslocamento temporal e tendência de aumento no tempo de duração da copa).

Por outro lado, uma menor eficiência de carboxilação seria o principal fator a explicar a diminuição de A_{max} no tratamento P. A adição de fósforo teve em geral uma tendência a gerar efeitos negativos na maioria dos parâmetros estudados (A_{max} , eficiência de carboxilação, eficiência intrínseca no uso da água, área foliar), com a única exceção de um aumento em circunferência do caule em *B. salicifolius*, após um ano de medições.

A diminuição da eficiência fotossintética no uso do N e, principalmente, do P, estaria refletindo, por um lado, que ao nível fotossintético as plantas encontram-se bem adaptadas às concentrações naturais destes nutrientes e, por outro, que a disponibilidade de água mais do que os nutrientes seria o principal fator envolvido na limitação da capacidade fotossintética.

O crescimento radial de todas as espécies foi marcadamente sazonal, acontecendo principalmente durante a estação chuvosa. Taxas máximas de crescimento foram registradas durante o começo desta estação nas espécies brevi-decíduas e decíduas, e no pico da estação chuvosa na sempre-verde *O. hexasperma*. Uma possível interrelação de vários fatores, por exemplo, perda de área foliar, diminuição de A_{max} e/ou menor disponibilidade de nutrientes, todos geralmente relacionados com a precipitação, seriam determinantes do padrão de crescimento observado nas espécies decíduas e brevi-decíduas, enquanto a disponibilidade de água no solo seria o principal determinante da dinâmica de crescimento na espécie sempre-verde. Estes resultados podem ser interpretados pelas diferenças no sistema radicular das espécies. Enquanto a presença de um sistema radicular dimórfico nas espécies decíduas e brevi-decíduas permitiria uma relativa independência do crescimento em circunferência do caule da disponibilidade de água no solo, a presença unicamente de raízes superficiais na sempre-verde *O. hexasperma*

estaria restringindo o crescimento à disponibilidade de água nos horizontes mais superficiais e resultando em uma estreita dependência ao padrão de precipitações.

Considerações finais

O trabalho corroborou de forma parcial as hipóteses iniciais. No caso da primeira das hipóteses, foi verificado um aumento do crescimento em circunferência do caule como resposta à fertilização nos tratamentos P e N+P em *B. salicifolius*, N e N+P em *C. brasiliense* e N em *Q. parviflora*. Porém, este incremento não foi devido como esperado ao aumento da fixação total de carbono ao nível de indivíduo, pois não houve um aumento de A_{max} , eficiência fotossintética e área foliar total em nenhuma das espécies e tratamentos. Em relação à segunda hipótese, foi corroborada uma diminuição geral da eficiência fotossintética do uso dos nutrientes. Entretanto, não houve um aumento concomitante da eficiência intrínseca no uso da água, já que valores de A_{max} e g_s apresentaram uma forte relação, o que determina variações percentuais similares ao longo dos tratamentos de fertilização.

Futuros estudos que visem compreender os efeitos da fertilização no cerrado deveriam contemplar:

1. O efeito da disponibilidade de água nas respostas das plantas à fertilização (por exemplo, combinando irrigação e fertilização);
2. O efeito da fertilização na produção e concentração de citocininas nos diferentes órgãos das plantas;
3. O efeito da fertilização na alocação de recursos à biomassa subterrânea.

Os resultados deste trabalho sugerem num cenário de mudanças globais, com aumento das deposições atmosféricas de N e P com uma mudança na composição das espécies, sendo favorecidas as espécies mais plásticas, capazes de adaptarem-se rapidamente a mudanças na disponibilidade de nutrientes assim como a evitar toxidez por acumulação foliar de certos elementos. Além disso, com uma menor biomassa alocada em estruturas subterrâneas (raízes e reserva) as árvores seriam mais susceptíveis a secas e queimadas, cuja frequência e duração devem aumentar em resposta as mudanças de uso da terra e desmatamento no cerrado (Hoffmann & Jackson 2000).

Referências Bibliográficas

- Abdala GC, Caldas M, Haridasan M, Eiten G (1998) Below-ground organic matter and root-shoot ratio in a cerrado in central Brazil. *Brazilian Journal of Ecology* **2**, 11-23.
- Allen SE (1974) Chemical Analysis of Ecological Materials. (Blackwell Scientific Publications: Oxford)
- Almeida SP, Proença CEB, Sano SM, Ribeiro JF (1998) “Cerrado: espécies vegetais úteis.” (EMBRAPA-CPAC: Planaltina.DF.)
- Amponsah IG, Lieffers VJ, Comeau PG, Brockley RP (2004) Growth response and sapwood hydraulic properties of young lodgepole pine following repeated fertilization. *Tree Physiology* **24**, 1099-1108.
- Aphala PJ; Shoettle AW; Lehto T (2002) Leaf lifespan and the mobility of “non-mobile” mineral nutrients-the case of boron in conifers. *Silva Fennica* **36**(3), 671-680.
- Araújo GM, Haridasan M (1988) Comparison of the nutrient status of two forests on dystrophic and mesotrophic soils in the cerrado region of central Brazil. Communication in *Soil Science and Plant Analysis* **19**, 1075-1089.
- Axelsson E, Axelsson B (1986) Changes in carbon allocation patterns in spruce and pine trees following irrigation and fertilization. *Tree Physiology* **2**, 189-204.
- Bowman WD, Conant RT (1994) Shoot growth dynamics and photosynthetic response to increased nitrogen availability in the alpine willow *Salix glauca*. *Oecologia* **97**, 93-99.
- Breitsprecher A, Bethel JS (1990) Stem-growth periodicity of trees in a tropical wet forest of Costa Rica. *Ecology* **71**, 1156-1164.
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco A, Campanello P, Scholz FG (2005) Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees* **19**, 296-304.
- Bucci SJ, Goldstein G, Meizer FC, Scolz FG, Franco AC, Bustamante M (2004) Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* **24**, 891-899.
- Bucci SJ, Scholz FB, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Campanello P, Villalobos-Vega R, Bustamante M, Miralles-Wilhem F (2006) Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savanna trees. *Plant Cell and Environment* (submitted).
- Chapin FS III, Vitousek PM, Van Cleve K (1986) The nature of nutrient limitation in plant communities. *The American Naturalist* **127**, 48-58.

- Clair SB, Lynch JP (2005) Element accumulation patterns of deciduous and evergreen tree seedlings on acid soils: implications for sensitivity to manganese toxicity. *Tree Physiology* **25**, 85-92.
- Clearwater MJ, Meinzer FC (2001) Relationships between hydraulic architecture and leaf photosynthetic capacity in nitrogen-fertilized *Eucalyptus grandis* trees. *Tree Physiology* **21**(10), 683-690.
- Coradin VTR (2000) Formação de anéis de crescimento e sazonalidade da atividade cambial de dez espécies lenhosas do Cerrado. Tese de Doutorado. Universidade de Brasília. 125p
- Cordell S, Goldstein G, Meinzer FC, Vitousek PM (2001a) Regulation of leaf life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosideros polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence in Hawaii. *Oecologia* **127**, 198-206. doi: 10.1007/S.0044-2000.0588.
- Cordell S, Goldstein G, Meinzer FC, Vitousek PM (2001b) Morphological and physiological adjustment to N and P fertilization in nutrient-limited *Metrosideros polymorpha* canopy trees in Hawaii. *Tree Physiology* **21**, 43-50.
- De Groot C, Marcelis LFM, van den Boogaard R, Kaiser WM, Lambers H (2003). Interaction of nitrogen and phosphorus nutrition in determining growth. *Plant and Soil* **248**, 257-268.
- Devineau JL (1997) Seasonal variation and annual growth rate of the basal area of trees in some sudanian savanna communities in western Burkina Faso. *Ecologie* **28**, 217-232.
- Eiten G (1972) The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* **32**, 201-341.
- Ewers BE, Oren R, Sperry JS (2000) Influence of nutrient versus water supply on hydraulic architecture and water balance in *Pinus taeda*. *Plant Cell and Environment* **23**, 1055-1066.
- Falkengren-Grerup U (1998) Nitrogen response of herbs and graminoids in experiments with simulated acid soil solution. *Environmental Pollution* **102**, 93-99.
- Farquhar GD, von Caemmerer S (1982) Modeling of Photosynthesis Response to Environment Conditions. In "Physiological Plant Ecology II: Water Relations and Carbon Assimilation. Encyclopedia of Plant Physiology" (Eds OL Lange, PS Nobel, CB Osmond, H Ziegler). **12**, 549-587. (SPRINGER-VERLAG: Berlin)
- Felippe GM, Dale JE (1990) The effects of phosphate supply on growth of plants from the Brazilian Cerrado: experiments with seedlings of the annual weed, *Bidens gardenari* Baker (Compositae) and the tree, *Qualea grandiflora* (Mart.) (Vochisiaceae). *Oecologia* **82**, 81-86.
- Field C, Mooney HA (1986) The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In "the Economy of Plant Form and Function" (ed.T.J. Givnish) pp 25-55 Cambridge University Press, Cambridge.

- Franco AC (1998) Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala Montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* **136**, 69-76.
- Franco AC (2004) Estratégias funcionais de plantas lenhosas das savanas do Brasil central: relação ao déficit hídrico e ao regime luminoso. In “Fisiología Ecológica en plantas: Mecanismos y respuestas a Estrés en los Ecosistemas.” (Ed Cabrera HM) pp 173-188 (EUV: Valparaíso)
- Franco AC, Bustamante M, Caldas LS, Goldstein G, Meizer FC, Kozovits AR, Rundel P, Coradin VTR (2005) Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* **19**, 326-335.
- Franco AC, Lüttge U (2002) Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* **131**, 356-365. doi:10.1007/S00442-002-0903-y
- Furley PA, Ratter JA (1988) Soil resources and plant communities of the central Brazilian Cerrado and their development. *Journal of Biogeography* **15**, 97-108.
- Gan S, Amasino RM (1997) Making sense of senescence. *Plant Physiology* **113**, 313-319.
- Garofalo C (2001) Efeitos do aumento da disponibilidade de nutrientes na dinâmica de nutrientes em plantas lenhosas e solo em uma área de cerrado *stricto sensu*. Tese de mestrado. Universidade de Brasília, Brasília.
- Gebauer RLE, Reynolds JF, Strain BR (1996) Allometric relations and growth in *Pinus taeda*: the effect of elevated CO₂ and changing N availability. *New Phytologist* **134**, 85-93.
- Goodland RJA, Ferri MG (1979) “Ecología do cerrado.” (ITATIAIA: Belo Horizonte)
- Gough CM, Seiler JR, Johnsen KH, Sampson DA (2004) Seasonal Photosynthesis in Fertilized and Nonfertilized Loblolly Pine. *Forest Science* **50**, 1-9.
- Grime JP (2001) “Plant strategies: Vegetation processes and Ecosystem Properties.” (CHICHESTER: Wiley)
- Güsewell S (2004) N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist* **164**, 243-266.
- Güsewell S, Bollens U (2003) Composition of plant species mixtures grown at various N:P ratios and levels of nutrient supply. *Basic and Applied Ecology* **4**, 453-466.
- Haridasan M (1992) Observation on soils, foliar nutrient concentrations and floristic composition of cerrado *sensu stricto* and cerradão communities in central Brazil. In “Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries.” (Eds. PA Furley, J Proctor, AJ Ratter) pp 171-184. (Chapman & Hall: London)

- Haridasan M (2000) Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. **12**, 54-64.
- Haridasan M (2001) Nutrient cycling as a function of landscape and biotic characteristics in the cerrado of central Brazil. In "The biogeochemistry of the Amazon Basin". (Eds ME McClain, RL Victoria, JE Richey) pp.68-83. (OXFORD UNIVERSITY PRESS: New York)
- Haynes BE, Gower ST (1995) Belowground carbon allocation in unfertilized and fertilized red pine plantations in northern Wisconsin. *Tree Physiology* **15** (5), 317-325.
- Hoffmann WA. & Jackson RB (2000) Vegetation-Climate feedbacks in the conversion of tropical savanna to grassland. *Journal of Climate* **13**, 1593-1602.
- Kikuzawa K (1995) Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany* **73**, 158-163.
- Kimmins JP (1997) "A foundation for sustainable management". Forest ecology Prentice-Hall Inc., Upper Saddle River, NJ.
- Klink CA, Moreira AG, Solbrig OT (1993) Ecological impact of agricultural development in the Brazilian Cerrados. *The world savannas* **12**, 259-282.
- Knecht MF, Göransson A (2004) Terrestrial plants require nutrients in similar proportions. *Tree Physiology* **24**, 447-460.
- Kuiper D, Schuit J, Kuiper PJC (1988) Effects of internal and external cytokinin concentration on root growth and shoot to root ratio of *Plantago major* ssp. *pleiosperma* at different nutrient conditions. *Plant and Soil* **111**, 231-236.
- Larcher W (1995) "Physiological Plant Ecology". (Ed SPRINGER-VERLAG: New York).
- Livingston NJ, Guy RD, Sun ZJ, Ethier GJ (1999) The effects of nitrogen stress on the stable carbon isotope composition, productivity and water use efficiency of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) seedlings. *Plant Cell and Environment* **22**, 281-289.
- Lopes AJ, Cox FR (1977) A survey of the fertility status of surface soils under cerrado vegetation of Brazil. *Soil Science Society American Journal* **41**, 752-757.
- Luedemann G (2001) Efeito da adição de nutrientes ao solo sobre plantas rasteiras de um cerrado *stricto sensu*. Tese de mestrado. Universidade de Brasília, Brasília.
- Macedo SLO (2005) Efeitos da Adubação sobre a Composição Química, a Concentração de Clorofila e o Grau de Esclerofilia Foliar de Três Espécies Arbóreas do Cerrado. Tese de mestrado. Universidade de Brasília, Brasília.

- Meinzer FC, Goldstein G, Franco AC, Bustamante M, Iglar E, Jackson P, Caldas L, Rundel PW (1999) Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology* **13**, 273-282.
- Melo JT (1999) Respostas de mudas de espécies arbóreas do cerrado a nutrientes em latossolo vermelho escuro. Tese de mestrado. Universidade de Brasília, Brasília.
- Merilo E, Heinsoo K, Kull O, Söderbergh I, Lundmark T, Koppel A (2005). Leaf photosynthetic properties in a willow (*Salix viminalis* and *Salix dasyclados*) plantation in response to fertilization. *European Journal of Forest Research* **125** (2), 93-100.
- Moraes CHBA, Prado JA (1998) Photosynthesis and water relations in cerrado vegetation. In: "Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the Neotropics". (Eds FR Scarano, AC Franco AC) *Oecologia Brasiliensis* **4**, 45-63. (PPGE-UFRJ: Rio de Janeiro).
- Moreira MZ, Scholz FG, Bucci SJ, Sternberg LS, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC (2003) Hydraulic lift in a neotropical savanna. *Functional Ecology* **17**, 573-581.
- Myers NRA, Mittermeier C, Mittermeier GAB da Fonseca, Kents J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**
- Paquin R, Margolis HA, Doucet R, Coyea MR (2000) Physiological responses of *black spruce* layer and planted seedlings to nutrient addition. *Tree Physiology* **20**, 229-237.
- Parks SE, Haigh AM, Creswell GC (2000) Stem tissue phosphorus as an index of the phosphorus status of *Banksia ericifolia* L. *Plant and Soil* **227**, 59-65.
- Paulilo MTS, Felipe GM, Dale JE (1993) Crescimento inicial de *Qualea grandiflora*. *Revista Brasileira de Botânica* **16**, 37-46.
- Prado CH, Moraes JA (1997) Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* **33**, 103-112.
- Prado CHB, Wenhui Z, Rojas MHC, Souza GM (2004) Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **16**(1), 7-16.
- Prior LD, Eamus D, Bowman DMJS (2003) Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. *Functional Ecology* **17**, 504-515.
- Prior LD, Eamus D, Bowman DMJS (2004) Tree growth rates in north Australian savanna habitats: seasonal patterns and correlations with leaf attributes. *Australian Journal of Botany* **52**, 303-314.

- Ratter JA, Bridgewater RA, Ribeiro JF (1996) Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation II: comparison of the woody vegetation of 98 areas. *Edinburg Journal of Botany* **53**, 153-180.
- Reatto A, Correia JR, Spera ST (1998) Solos do Bioma cerrado: aspectos pedológicos. In “Cerrado: ambiente e flora”. (Eds MS Sano, SP Almeida).pp 47-86 (EMBRAPA-CPAC. Planaltina, DF)
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1992) Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* **62**, 365-392.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1997) From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academic of Science* **94**, 13730-13734.
- Ribeiro JF, Walter BMT (1998) Fitofisionomias do bioma cerrado. In “Cerrado: ambiente e flora”. (Eds MS Sano, SP Almeida).pp 89-116 (EMBRAPA-CPAC. Planaltina, DF).
- Ripullone F, Lauteri M, Grassi G, Amato M, Borghetti M (2004) Variation in nitrogen supply changes water-use efficiency of *Pseudotsuga menziesii* and *Populus x euroamericana*; a comparison of three approaches to determine water use efficiency. *Tree Physiology* **24**, 671-679.
- Sarmiento G, Goldstein G, Meinzer F (1985) Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. *Biological Review* **60**, 315-355.
- Sasaki RM, Zaidan LBP, Felipe GM, Cesarino F (1996) Efeito do fotoperíodo tipo de solo e época do ano no crescimento inicial da espécie arbórea do cerrado, *Dalbergia miscolobium*. *Revista Brasileira de Botânica* **19**,193-201.
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC (2002) Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology* **22**, 603-612.
- Shane MW, Mc Cully ME, Lambers H (2004) Tissue and cellular phosphorus storage during development of phosphorus toxicity in *Hakea prostrata* (Proteaceae). *Journal of Experimental Botany* **55**, 1033-1044.
- Shaver GR, Melillo JM (1984) Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability. *Ecology* **65**, 1491-1510.
- Sheriff DW, Nambiar EKS, Fife DN (1986) Relationship between nutrient status, carbon assimilation and water use in *Pinus radiata* (D. Don). needles. *Tree Physiology* **2**, 73-88.
- Silber A, Ben-Jaacov J, Ackerman A, Bar-Tal A, Levkovitch I, Matsevitz-Yosef T, Swartzberg D, Riov J, Granot D (2002) Interrelationship between phosphorus toxicity and sugar metabolism in *Verticordia plumosa* L. *Plant and Soil* **245**, 249-260.

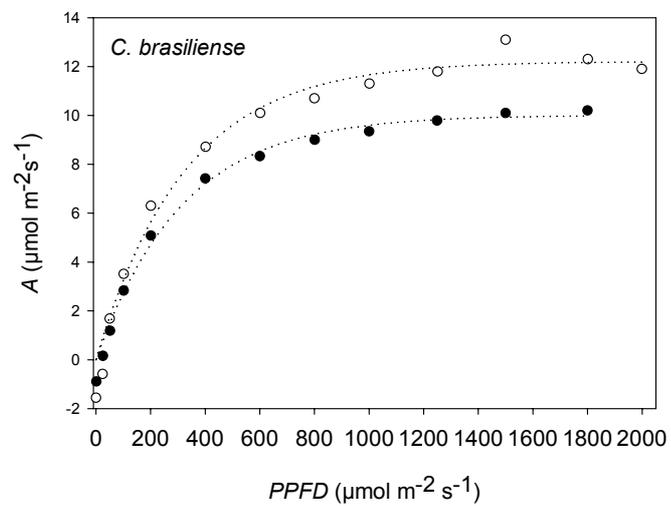
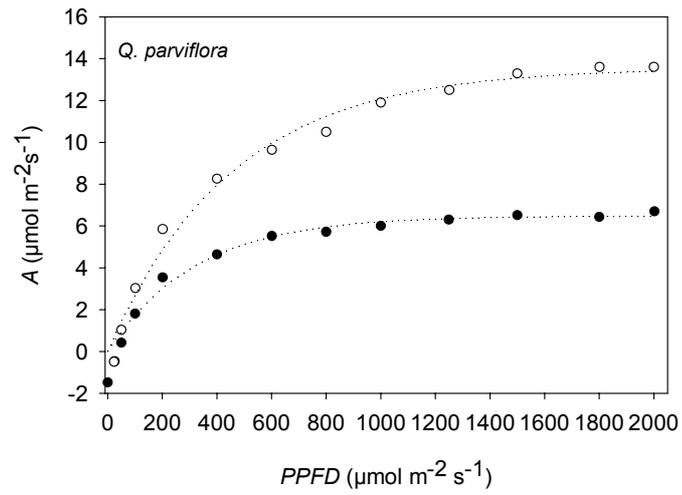
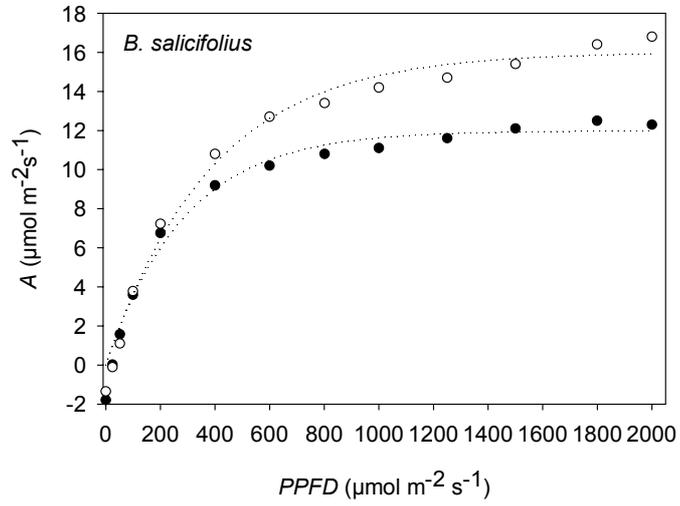
- Silva FC (1990) Compartilhamento de nutrientes em diferentes componentes da biomassa aérea em espécies arbóreas de um cerrado. Tese de mestrado. Universidade de Brasília, Brasília.
- Silva Jr MC, Correia dos Santos G, Nogueira PE, Rodrigues Munhoz CB, Ramos AE (2005) 100 arvores do cerrado-guia de campo. (Rede de Sementes do Cerrado)278pp Brasilia-DF.
- Simpson PL Jr (2002) Crescimento e fenologia foliar de espécies lenhosas de uma área de cerrado stricto sensu submetida a fertilização. Tese de mestrado. Universidade de Brasília, Brasília.
- Singh KP, Tripathi SK (2000) Impact of environmental nutrient loading on the structure and functioning of terrestrial ecosystems. *Current Science* **79** (3), 316-323.
- Stitt, M. and Schulze ED (1994) Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth?. An exercise in molecular ecophysiology. *Plant Cell and Environment* **17**, 465–487.
- Stokes ME; DAVIS CS, KOCH GG (2000) “Categorical Data Analysis Using the SAS® System”. 2. ed. SAS Institute Inc 626 p. Cary-USA
- Stoneman GL, Crombie DS, Whitford K, Hingston EJ, Giles R, Portlock CC, Galbraith JH, Dimmock GM (1996) Growth and water relations of *Eucalyptus marginata* (jarrah) stands in response to thinning and fertilization. *Tree Physiology* **16**, 267-274.
- Tang Z, Sword Sayer MA, Chambers JL, Barnett JP (2004) Interactive effects of fertilization and throughfall exclusion on the physiological responses and whole-tree carbon uptake of mature loblolly pine. *Canadian Journal of Botany* **82**, 850-861.
- Tanner E, Vitousek P, Cuevas E (1998) Experimental investigation on nutrient limitation on forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* **79**, 10-22.
- Teskey RO, Gholz HL, Cropper Jr WP (1994) Influence of climate and fertilization on net photosynthesis of mature slash pine. *Tree Physiology* **14**, 1215-1227.
- Vitousek PM (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* **119**, 553-572.
- Vitousek PM, Howarth R (1991) Nitrogen limitation on the land and in the sea: How can it occur?. *Journal of Biogeochemistry* **23**, 197-215.
- Warren, C.R., M.A. Adams and Z. Chen. (2000) Is photosynthesis related to concentration of nitrogen and Rubisco in leaves of Australian native plants?. *Australian Journal of Plant Physiology* **27**, 407–416.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2001) Strategy-shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high and low rainfall, and high and low habitats. *Functional Ecology* **15**, 423-434.

Wright IJ, Westoby M, Reich PB (2002) Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology* **90**, 534-543.

Wu R, Grissom JE, McKeand SE, O'Malley DM (2004) Phenotypic plasticity of fine root growth increases plant productivity in pine seedlings. *BMC Ecology* **4**, 14.

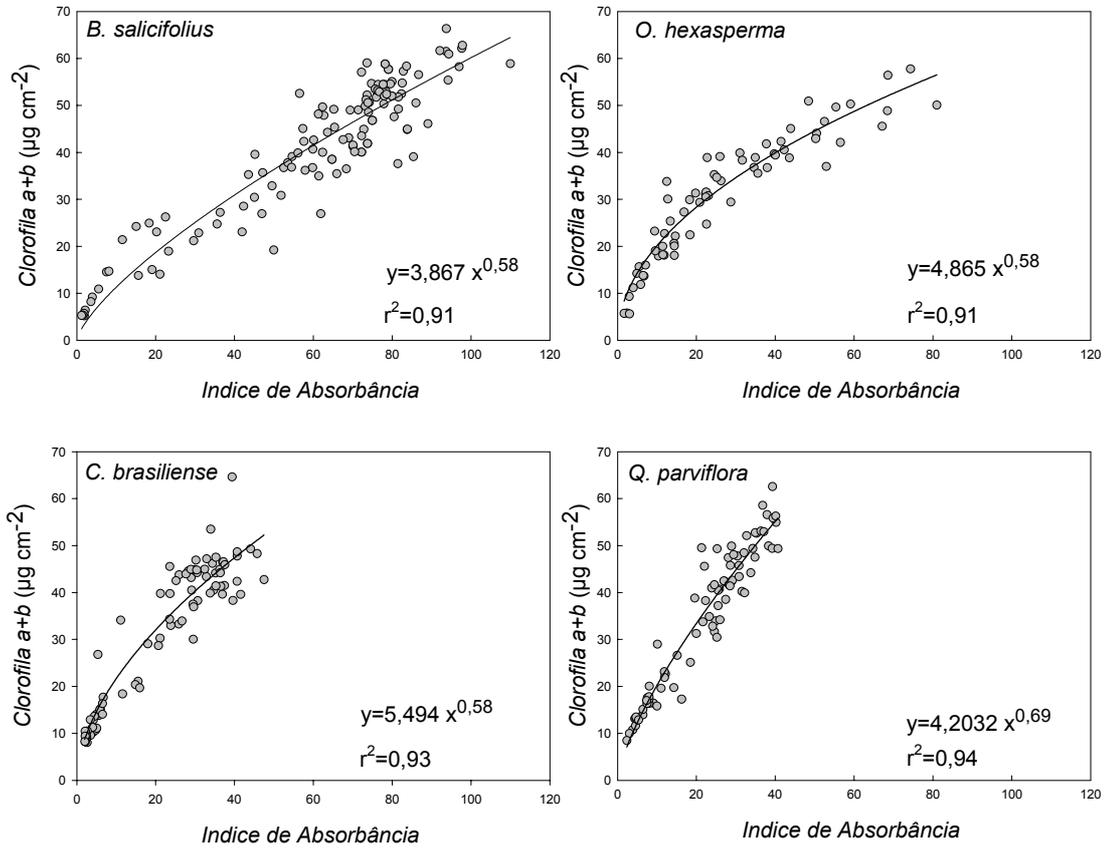
Apêndice i

Curvas de luz utilizadas para determinação dos níveis saturantes de luz



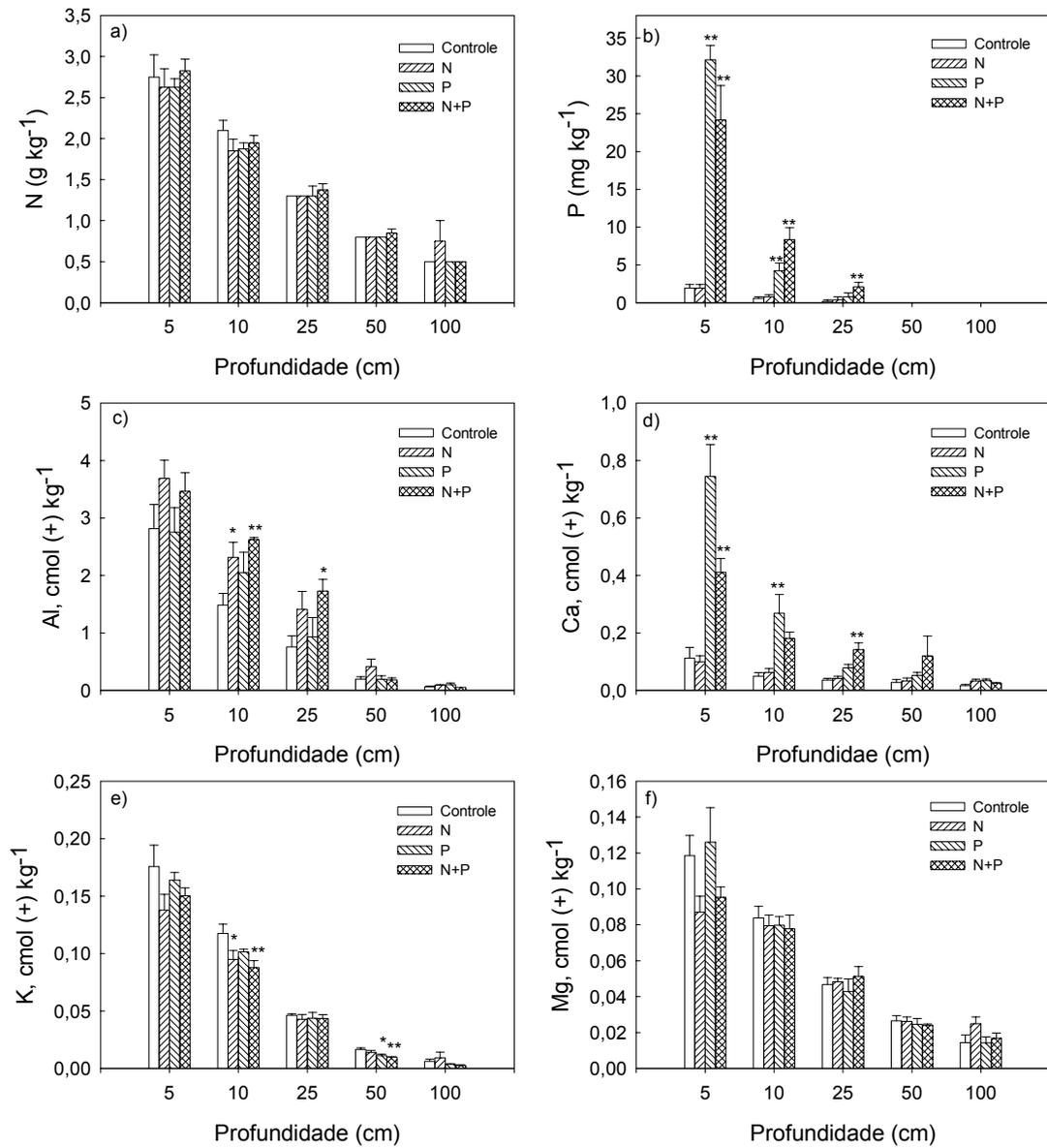
Apêndice ii

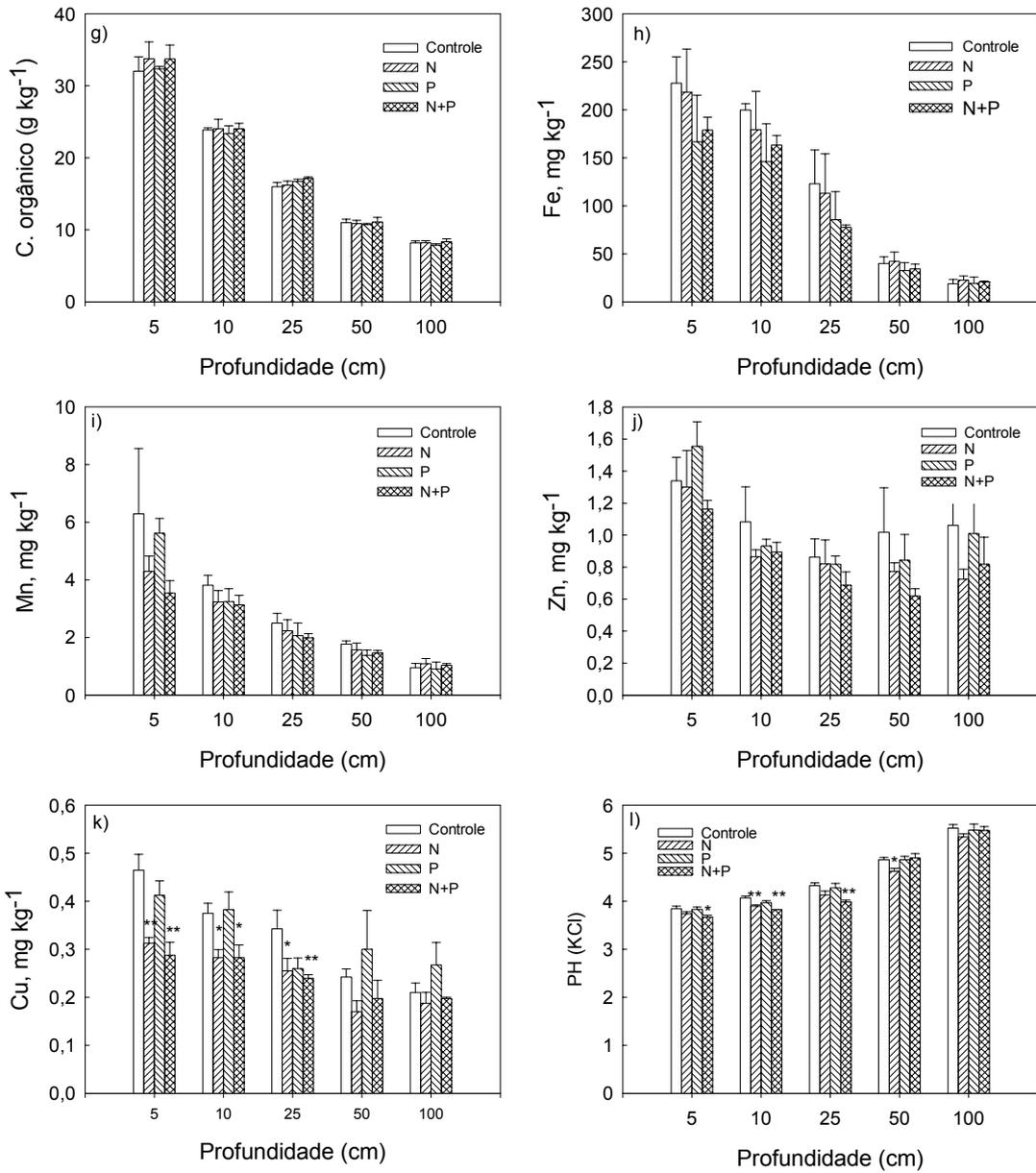
Curvas de calibração para determinação da concentração de clorofila total



Apêndice iii

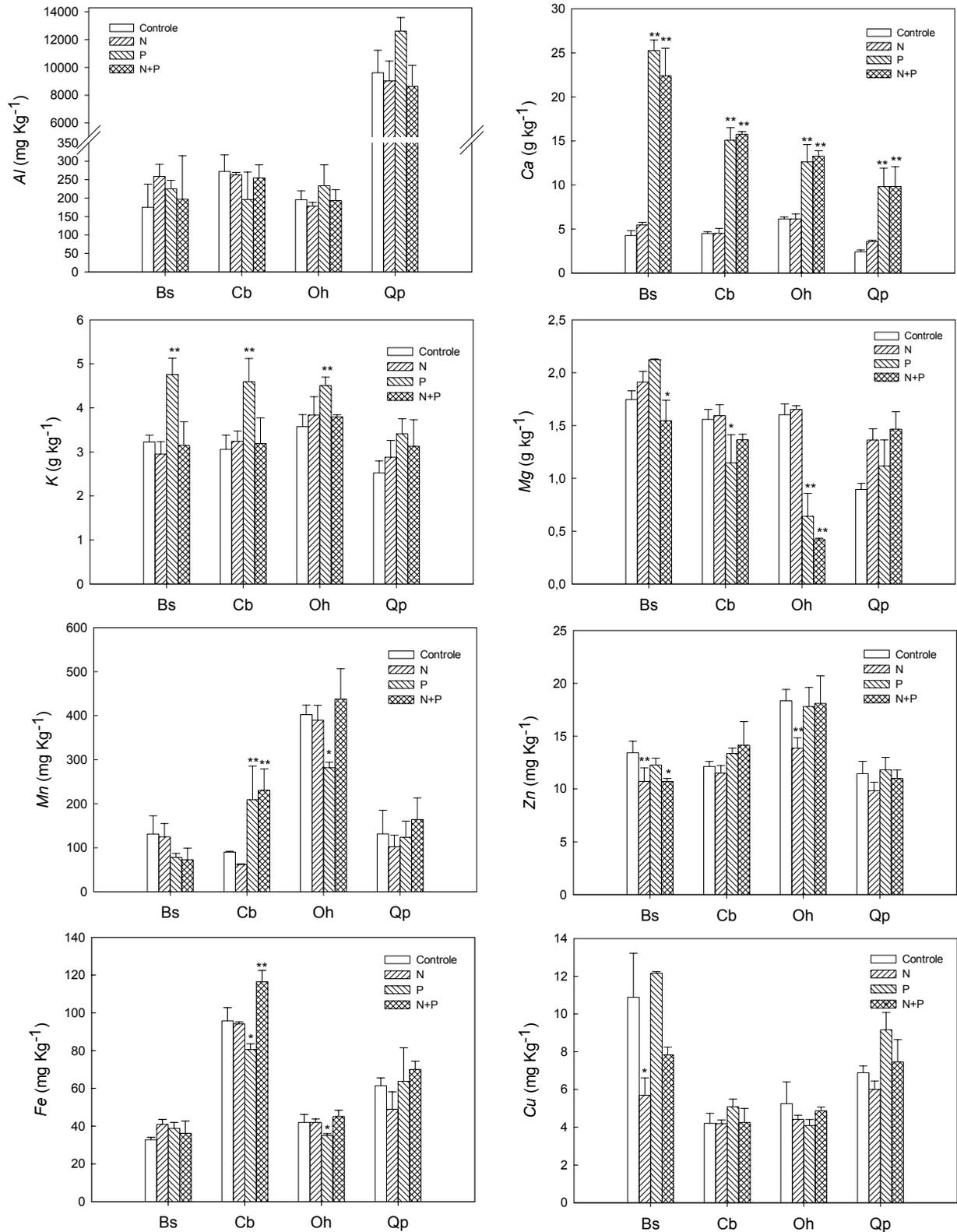
Concentração de nutrientes no solo





Apêndice iv

Concentração de nutrientes nas folhas



Apêndice v

Dendrômetro de banda

