

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais – PPG - CFT

**BIOMASSA, TROCAS GASOSAS E ASPECTOS NUTRICIONAIS DE  
PLANTAS JOVENS DE *Ochroma pyramidale* (Cav. Ex Lamb) EM RESPOSTA À  
FERTILIZAÇÃO NITROGENADA E DA INTERAÇÃO FÓSFORO E  
AMBIENTE DE LUZ**

HELLEN FERNANDA VIANA CUNHA

Manaus, Amazonas

Setembro, 2014

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA**  
**Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais – PPG-CFT**

**BIOMASSA, TROCAS GASOSAS E ASPECTOS NUTRICIONAIS DE  
PLANTAS JOVENS DE *Ochroma pyramidale* (Cav. Ex Lamb) EM RESPOSTA À  
FERTILIZAÇÃO NITROGENADA E DA INTERAÇÃO FÓSFORO E  
AMBIENTE DE LUZ.**

**HELLEN FERNANDA VIANA CUNHA**

Orientador: Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais.

Manaus, Amazonas

Setembro, 2014

**Ao Senhor, meu Deus, dedico.**

## AGRADECIMENTOS

A Deus, por absolutamente tudo

A minha mãe Herleide Viana e meus irmãos Virgínio e Vinícius, pelo amor, carinho, preocupação, apoio financeiro e incentivo para a realização deste estudo. E aos meus familiares, tios e primos pela preocupação.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA e ao Programa de Pós Graduação em Ciências de Florestas Tropicais (PPG-CFT) pela oportunidade;

À FAPEAM pela concessão da bolsa de mestrado;

Ao meu orientador Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves pela confiança, oportunidade e contribuição ao meu amadurecimento acadêmico;

Ao Dr. Ulysses Moreira dos Santos Junior pelo acompanhamento desde o início do experimento, revisão da dissertação e pelo incentivo nos momentos difíceis do mestrado.

À todos os professores do Programa de Pós Graduação em Ciências de Florestas Tropicais pelos ensinamentos transmitidos, em especial, ao Dr. Marciel Ferreira e Dr. João Ferraz.

À toda equipe do Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal (LFBV): Karen, Ana Maria, Marcília, Ana Flávia, Jussara, Aurora, Viviane, Sabrina, Gleison, Vinícius, Larissa, Cris, Luciedi, Renah, Marciel pela convivência, apoio, discussões e momentos de descontração.

Ao Saul pela ajuda nas coletas de trocas gasosas.

Aos Funcionários do Laboratório temático de Solos e Plantas (LTSP) do INPA: Jonas, Roberta, Laura, Raimundo pelo auxílio nas análises químicas de material vegetal.

Aos colegas da turma de mestrado do PPG-CFT e de outros programas, pela amizade, convivência e pelos momentos de comunhão, em especial, ao Diegler, Israel, Angélica, Sabine e Lidiane.

Aos meus amigos e amigas Wanda Nogueira, Marina Leite, Izaelder, Chico, Carla, Karina e Joice pelos momentos de alegria, palavras de incentivo e preocupação durante o mestrado.

As minhas amigas do grupo de amizade, Karina, Gil, Fran, Tay, Dany, Hendria, Débora, Janaína e Vani pelas orações, amor e incentivo.

Enfim, a todos que direta ou indiretamente participaram e contribuíram para que fosse possível a conclusão desta etapa importante na minha vida. **MUITO OBRIGADA!**

**RESUMO** O plantio de espécies florestais exige conhecimento dos seus requerimentos nutricionais e de irradiância. Neste trabalho investigou-se os efeitos da fertilização nítrica e amoniacal e da interação entre a fertilização fosfatada e níveis de irradiância em plantas de *Ochroma pyramidale*. Os experimentos foram conduzidos no Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia sob regime de casa de vegetação, com duração de 210 e 160 dias, respectivamente, para os experimentos com N e P. Os maiores valores de massa seca foram observados nas plantas fertilizadas com amônio quando comparadas com o controle e com as plantas fertilizadas com nitrato. Para as trocas gasosas, a fertilização com amônio promoveu taxas fotossintéticas 106 e 19%, maiores que as observadas nas plantas do controle e nas fertilizadas com nitrato, respectivamente. A fertilização fosfatada e o aumento da irradiância contribuíram para o aumento na massa seca dos compartimentos e total das plantas. As taxas de fotossíntese também foram maiores nas plantas fertilizadas com fósforo e submetidas à maior irradiância. Essas informações contribuem para o entendimento das respostas de plantas jovens de *O. pyramidale* a fatores primários como disponibilidade de N, P e irradiância, e sugere novas investigações que permitam estudar as respostas fisiológicas dessa espécie a diferentes proporções  $\text{NO}_3^- / \text{NH}_4^+$ , a diferentes dosagens de P, e à interação entre N e P, assim como a outros níveis de irradiância, tanto em condições controladas como em condições de campo.

**Palavras chave:** nitrogênio, fósforo, fisiologia, plantas pioneiras, espécies florestais da Amazônia.

**ABSTRACT** The plantation of forest species requires knowledge of their nutritional requirements and irradiance. This study investigated the effects of nitrate and ammonium fertilization and the interaction between phosphorus fertilization and irradiance levels in plants of *Ochroma pyramidale*. The experiment were conducted at the Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry of the National Institute of Amazonian Research along 210 and 160 days for the experiment with N and P, respectively, under greenhouse conditions. The highest dry mass values were observed in plants fertilized with ammonium when compared with the control and plants fertilized with nitrate. For gas exchange, fertilization with ammonium promoted photosynthetic rates 106% and 19%, respectively, higher than those observed in the control plants and fertilized with nitrate. The phosphorus fertilization and the increase in irradiance contributed to the increase in dry mass of the whole plant and compartments. Photosynthetic rates were also higher in plants fertilized with phosphorus and submitted to higher irradiance. This information contributes to the understanding of the responses of young plants of *Ochroma pyramidale* to primary factors such as availability of N, P and irradiance and suggests new research that allow to study the physiological responses of this species to different proportion  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ , different dosages of P, and the interaction between N and P, as well as other levels of irradiance, both in controlled conditions and in the field.

**Keywords:** nitrogen, phosphorus, physiology, pioneer plants, forest species of the Amazon

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo 1

**Tabela 1** - Taxa de crescimento absoluto (TCA) e relativo (TCR) em altura e em diâmetro de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

**Tabela 2** - Área foliar total (AFT), tamanho médio foliar (TMF) e área foliar específica (AFE) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

**Tabela 3** - Massa seca foliar (MSF), caulinar (MSC), radicular (MSR), total (MST) e fração de massa foliar (FMF), caulinar (FMC), radicular (FMR) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

**Tabela 4** - Teores foliares de macronutrientes em plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

**Tabela 5** - Teores foliares de micronutrientes em plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

**Tabela 6** - Máxima eficiência fotoquímica do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), índice de desempenho ( $\text{PI}_{\text{ABS}}$ ), índice de desempenho total ( $\text{PI}_{\text{total}}$ ) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

**Tabela 7**. Fotossíntese máxima ( $\text{Pn}_{\text{max}}$ ), rendimento quântico aparente ( $\phi$ ), Respiração ( $R_d$ ), Condutância estomática ( $g_{s2000}$ ) e transpiração ( $E_{2000}$ ) em plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

**Tabela 8** - Eficiência fotossintética no uso de macronutrientes e micronutrientes em plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação

## Capítulo 2

**Tabela 1.** Crescimento absoluto em altura ( $\text{cm m\textsuperscript{-1}}$ ) e diâmetro ( $\text{mm m\textsuperscript{-1}}$ ) e crescimento relativo em altura ( $\text{cm cm}^{-1} \text{ m\textsuperscript{-1}}$ ) e diâmetro ( $\text{mm mm}^{-1} \text{ m\textsuperscript{-1}}$ ) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* sob fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.

**Tabela 2.** Área foliar total (AFT), tamanho médio foliar (TMF), número de folhas e área foliar específica (AFE) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* submetidas à fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.

**Tabela 3.** Massa seca foliar (MSF), caulinar (MSC), radicular (MSR), total (MST) e fração de massa foliar (FMF), caulinar (FMC), radicular (FMR) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* submetidas à fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.

**Tabela 4.** Teores foliares de macro e micronutrientes em plantas jovens de *Ochroma pyramidale* submetidas à fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.

**Tabela 5.** Rendimento quântico máximo do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), índice de desempenho ( $PI_{\text{ABS}}$ ) e índice de desempenho total ( $PI_{\text{total}}$ ), Fotossíntese máxima ( $P_{\text{Nmax}}$ ;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) rendimento quântico aparente ( $\phi$ ;  $\text{mol CO}_2 \text{ mol quanta}^{-1}$ ), Respiração ( $R_d$ ;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) Condutância estomática ( $g_{\text{S2000}}$ ;  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), transpiração ( $E_{2000}$ ;  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), Eficiência no uso da água (EUA;  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ) e Eficiência intrínseca no uso da água (EIUA;  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* submetidas à fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.

**Tabela 6:** Eficiência fotossintética no uso de macro e micro nutrientes de plantas jovens de *O. pyramidale* submetidas a fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.

## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo 1

**Figura 01** - Crescimento em altura (A) e diâmetro (B) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

**Figura 2** - Curva de resposta fotossintética ( $P_N$ ) à irradiância em plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

**Figura 3** - Relação entre as taxas de fotossíntese na base da massa ( $P_{\text{Nmax}}$ ) e as concentrações foliares de nitrogênio em plantas jovens de *Ochroma pyramidale*.



## Capítulo 2

**Figura 1.** Crescimento em altura (cm) e diâmetro (mm) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* em resposta a interação de tratamentos de fertilização fosfatada e ambientes contrastantes de irradiância.

**Figura 2.** Curva de resposta fotossintética em função do aumento da irradiância em plantas jovens de *Ochroma pyramidale* submetidas à fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.

## SUMÁRIO

<b>Lista de Tabelas.....</b>	<b>06</b>
<b>Lista de figuras.....</b>	<b>07</b>
<b>Introdução geral.....</b>	<b>10</b>
Referências Bibliográficas.....	13
<b>Capítulo 1</b> Biomassa, trocas gasosas e estado nutricional de plantas jovens de pau de balsa ( <i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. Ex Lamb) urb. submetidas à fertilização com nitrato e amônio	
Resumo.....	17
Introdução.....	19
Material e Métodos.....	21
Resultados.....	25
Discussão.....	31
Conclusão.....	36
Referências Bibliográficas.....	37
<b>Capítulo 2</b> Biomassa, trocas gasosas e aspectos nutricionais de plantas jovens de pau de balsa ( <i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. Ex Lamb) Urb submetidas à fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.....	
Resumo.....	45
Introdução.....	47
Material e Métodos.....	49
Resultados.....	53
Discussão.....	58
Conclusão.....	65
<b>Conclusão geral.....</b>	<b>66</b>
Referências Bibliográficas.....	67

## INTRODUÇÃO GERAL

Os plantios florestais visando à recomposição de áreas desflorestadas podem ser uma alternativa viável para a redução das pressões de desmatamento sobre a Floresta Amazônica. Dentre os principais desafios enfrentados na recuperação de áreas alteradas destacam-se o manejo do sítio e a seleção de espécies que crescem sob as condições adversas que normalmente ocorrem nas áreas alteradas e/ou degradadas (Chaer *et al.* 2011; Ferreira *et al.* 2012; Jaquetti *et al.* 2014). Nesses ambientes, as plantas encontram-se submetidas a diferentes tipos de estresse como lumínico (Gonçalves e Santos Junior, 2005), nutricional (Fang *et al.* 2008), hídrico (Granda *et al.* 2014), além de herbivoria e competição com outras espécies (Gunaratne *et al.* 2014). A reduzida disponibilidade de nutrientes e os altos níveis de irradiância, em muitos casos, são as principais barreiras para o aumento das áreas plantadas com espécies arbóreas (Santos Junior *et al.* 2006; Gyimah e Nakao, 2007). Isso se deve, em grande medida, às baixas respostas de crescimento das plantas quando elas crescem em ambiente com baixa disponibilidade de nutrientes. O fato é que a limitação nutricional associada a níveis elevados de irradiância alteram processos diretamente relacionados à produção de biomassa.

A produção de biomassa pelas plantas, aspecto muito importante em projetos de recuperação de áreas alteradas, está estreitamente relacionada à capacidade de assimilação de carbono e à disponibilidade de nutrientes no solo. Em função disso, estudos envolvendo a investigação da relação entre os teores de N e a capacidade fotossintética, bem como sua relação com o acúmulo de biomassa são documentados (Reich e Walters, 1994; Reich *et al.* 2009). Por outro lado, estudos que investiguem os efeitos da qualidade nutricional sobre as espécies arbóreas ainda são poucos, em especial, aqueles que relacionam a forma de nitrogênio fornecido com a assimilação de nutrientes, fotossíntese e acúmulo de biomassa, uma vez que a utilização das diferentes formas iônicas de N varia amplamente entre as plantas (Guimarães *et al.* 2014; Uscola *et al.* 2014), podendo apresentar preferência ou plasticidade quanto ao uso de nitrato ou amônio. Para plantas fertilizadas com amônio, há indícios de que a maior taxa de crescimento e, por conseguinte, a maior metabolização do amônio, pode amenizar os efeitos da toxicidade causada por essa forma de nitrogênio inorgânico (Norizada e Kojima, 2005; Guo *et al.* 2012).

Outro nutriente de grande importância para o metabolismo vegetal é o fósforo, sendo considerado o elemento mais limitante nos solos da Amazônia, o teor total de P dos solos se situa entre 200 e 300 mg Kg<sup>-1</sup> de P, sendo que menos de 0,1% desse total encontra-se na

solução do solo (Fardeau, 1996). Dessa forma, o uso de fertilizantes fosfatados para a melhoria da qualidade das mudas é fato comprovado (Santos *et al.* 2008). O suprimento adequado desse nutriente pode favorecer o aumento do desempenho fotossintético, resultando em maiores taxas de carboxilação, transporte de elétrons e maior eficiência de captação e uso da energia na fotossíntese (Thomas *et al.* 2006; Warren, 2011).

Experimentos de fertilização com nitrogênio e fósforo tem demonstrado incremento em biomassa, associado às maiores taxas fotossintéticas (Pasquini e Santiago, 2012). É bem conhecido que a capacidade fotossintética das folhas está correlacionada com as concentrações de nitrogênio foliar, o que se atribui ao papel de componentes ricos em N, particularmente a ribulose-1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), na fixação bioquímica de carbono (Reich *et al.* 2009; Kusano *et al.* 2011). Por outro lado, baixas concentrações de Pi no citosol tem efeitos negativos sobre o ciclo de Calvin, alterando os níveis de intermediários fosforilados ou afetando enzimas requeridas no processo, através do seu nível de ativação ou regeneração (Lin *et al.* 2009; Warren *et al.* 2011).

Nesse sentido, estudos que investiguem os efeitos da fertilização com diferentes formas iônicas de N e com P sobre o crescimento e desenvolvimento das mudas, os aspectos nutricionais e as trocas gasosas são importantes para entender o desempenho das árvores no campo, visando o sucesso dos plantios florestais sobre áreas alteradas (Brito e Kronzucker, 2013; Guimarães *et al.* 2014).

Outro fator primário fundamental para a produção de biomassa é a irradiância, tanto em função da qualidade da luz quanto da quantidade, pois sua disponibilidade é determinante para o fluxo de energia e, por conseguinte, para os processos fisiológicos da planta (Gonçalves *et al.* 2007; Gonçalves *et al.* 2010; Lichtenthaler *et al.* 2013). A capacidade das plantas para ajustar seu metabolismo e otimizar o uso dos recursos primários como luz por exemplo contribui, em grande medida, para o sucesso adaptativo e para o estabelecimento sob determinada condição de irradiância (Gonçalves *et al.* 2007).

Dentre as espécies arbóreas tropicais com potencial para plantios florestais destaca-se *Ochroma pyramidale*, uma espécie promissora para plantios florestais com fins madeireiros com ênfase em madeiras de baixa densidade e, também, por suas características facilitadoras para recuperação de áreas alteradas (Midgley *et al.* 2010; de-Minguel *et al.* 2014). Essa espécie tem demanda no mercado internacional, sendo o Equador detentor da maior plantação do mundo, com área plantada de 18.000 a 20.000 ha (Osório *et al.* 2010). Na Amazônia Legal, cerca de 60% das espécies plantadas são exóticas dos gêneros *Eucalyptus*, *Tectona* e *Pinus* (Pereira *et al.* 2010). Mas no Brasil, tem crescido o interesse pelas espécies nativas

arbóreas, devido aos seus benefícios ecológicos e econômicos (Cravenet *et al.* 2011). No estado do Mato Grosso, entre 4000 e 7500 ha encontram-se plantados com *Ochroma pyramidale* (Midgley *et al.* 2010).

No intuito de obter informações sobre os efeitos da fertilização com diferentes formas iônicas de N e com P e os efeitos da irradiância sobre a fisiologia e o crescimento de plantas jovens de *O. pyramidale*, a presente dissertação foi organizada em dois capítulos. No capítulo 1 são apresentados os resultados referentes aos efeitos da fertilização nítrica e amoniacal sobre o crescimento, acúmulo de biomassa, aspectos nutricionais e trocas gasosas de plantas jovens de *Ochroma pyramidale*, com a finalidade de se determinar a forma preferencial de nitrogênio para a espécie na fase juvenil. No capítulo 2 foram investigados os efeitos da fertilização fosfatada e da irradiância e das suas interações sobre a fisiologia e o acúmulo de biomassa.

Para tanto, buscou-se, nas duas situações, responder as seguintes perguntas i) Qual a melhor forma de nitrogênio para o crescimento de plantas jovens de *Ochroma pyramidale*? ii) A aplicação de níveis elevados de fertilização fosfatada e de irradiância promove maior crescimento em plantas jovens de *Ochroma pyramidale*? As hipóteses testadas foram: (i) que as plantas de *O. pyramidale* responderão bem as duas formas iônicas de N fornecidas, não exibindo sintomas de toxidez por  $\text{NH}_4^+$ ; (ii) Por ser uma espécie pioneira e de crescimento rápido, plantas jovens de *O. pyramidale*, exibirão maior acúmulo de biomassa e melhor desempenho fisiológico quando fertilizadas com P e submetidas a alta irradiância.

## Referências Bibliográficas

### Introdução geral

Britto, D. T.; Kronzucker, H. 2013. Ecological significance and complexity of N-source preference in plants. *Annals of Botany*, 112: 957-963.

Chaer, G.M.; Resende, A.S.; Campello, E.F.C.; Faria, S.M.F.; Boddey, R.M. 2011. Nitrogen-fixing legumes tree species for the reclamation of severely degraded lands in Brazil. *Tree Physiology*, 31: 139-149.

Craven, D.; Dent, D.; Braden, D.; Ashton, M.S.; Berlyn, G.D.; Hall, J.S. 2011. Seasonal variability of photosynthetic characteristics influences growth of eight tropical tree species at two sites with contrasting precipitation in Panama. *Forest Ecology and Management*, 261: 1643-1653.

De Miguel, S.; Pukkala, T.; Morales, M. 2014. Using optimization to solve tree misidentification and uneven measurement interval problems in individual tree modeling of Balsa stand dynamics. *Ecological Engineering*, 69: 232-236.

Fang, S.; Xie, B.; Liu, J. 2008. Soil nutrient availability, poplar growth and biomass production on degraded agricultural soil under fresh grass mulch. *Forest Ecology and Management*, 225: 1802-1809.

Fardeau, .C. 1996. Dynamics of phosphate in soils. An isotopic outlook. *Fertilizer Research*, 45: 299-309.

Ferreira, M.J.F.; Gonçalves, J.F.C.; Ferraz, J.B.S. 2012. Crescimento e eficiência do uso da água de plantas jovens de castanheira em área degradada e submetidas à adubação. *Ciência Florestal*, 22 (2), 393-341.

Gonçalves, J.F.C.; Santos Júnior, U.M. 2005. Utilization of the chlorophyll a fluorescence technique as a tool for selecting tolerant species to environments of high irradiance. *Brazilian Journal Plant Physiology*, 17 (3): 307-313.

Gonçalves, J.F.C.; Santos Júnior, U.M.; Júnior, A.N.; Chevreuil, L.R. 2007. Energetic flux and performance index in copaíba (*Copaifera multijuga* Hayne) and mahogany (*Swietenia macrophylla* king) seedlings grown under two irradiance environments. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19 (3): 171-184.

Gonçalves, J.F.C.; Silva, C.E.; Guimarães, D.G.; Bernardes, R.S. 2010. Análise dos transientes da fluorescência da clorofila *a* de plantas jovens de *Carapaguianensis* e de *Dypteryx odorata* submetidas a dois ambientes de luz. *Acta Amazonica*, 40(1): 89-98.

Granda, V.; Delatorre, C.; Cuesta, C.; Centeno, M.L.; Fernández, B.; Rodrigues, A.; Feito, I. 2014. Physiological and biochemical responses to severe drought stress of nine *Eucalyptus globules* clones: a multivariate approach. *Tree Physiology*, 34: 778-786.

Guimarães, M.M.C.; Caio, P.A.R.; Neves, O.S.C. 2014. Crescimento de *Eucalyptusurophyllaem* meio hidropônico com diferentes proporções de nitrato e amônio. *Floresta e Ambiente*, 21(1): 52-61.

Gunaratne, A.M.T.A.; Gunatilleke, C.V.S.; Gunatilleke, I.A.U.N.; Madawala, H.M.P.; Burslem, D.F.R.P. 2014. Overscoming ecological barriers to tropical lower montane forest succession on anthropogenic grasslands: synthesis and future prospects. *Forest Ecology and Management*, 329: 340-350.

Gymah, R.; Nakao, T. 2007. Growth responses to fertilization in seedlings of two tropical tree species grown under varied irradiance. *Tropics*, 16 (3): 233- 244.

Guo, X.R.; Zu, Y.G.; TANG, Z. H. 2012. Physiological responses of *Catharanthus roseus* to different nitrogen forms. *Acta Physiologiae Plantarum*, 34: 589-598.

Jaquetti, R.K.; Gonçalves, J.F.C.; Ferraz, J.B.S.; Ferreira, M.J.; Santos Júnior, U.M.; Lacerda, C.F. 2014. Green Fertilization enhances the Photosynthetic Performance and the growth of Leguminous Trees for Restoration Plantation in Central Amazon. *American Journal of Plant Sciences*, 5: 2497-2508.

Kusano, M.; Fukushima, A.; Redesting, H.; Saito, K. 2011. Metabolomic approaches toward understanding nitrogen metabolism in plants. *Journal of Experimental Botany*, 62 (4): 1439-1453.

Lichtenthaler, H.K.; Babani, F.; Navrátil, M.; Buschmann, C. 2013. Chlorophyll fluorescence kinetics, photosynthetic activity, and pigment composition of blue-shade and half-shade leaves as compared to sun and shade leaves as compared to sun and shade leaves of different trees. *Photosynthesis Research*, 117: 355-366.

Lin, Z.H.; Chen, L.S.; Chen, R.B.; Zhang, F.Z.; Jiang, H.X.; Tang, n. 2009. CO<sub>2</sub> assimilation, ribulose 1,5 biphosphate carboxylase/oxygenase, carbohydrates and photosynthetic electron transport probed by the JIP-test, of tea leaves in response to phosphorus supply. *BMC Plant Biology*, 9:43.

Midgley, S.; Blyth, M.; Howcroft, N.; Midgley, D.; Brown, A. 2010. *Balsa: biology, production and economics in Papua New Guinea*. Australian Centre for International Agricultural Research, Caberra. 98pp.

Norisada, M.; Kojima, K. 2005. Nitrogen form preference of six dipterocarp species. *Forest ecology and Management*, 216: 175-186.

Osório, B.G.; Molina, X.C.; Navarrete, E.T.; Sanches, C.; Simba, L. 2010. Caracterización Del cultivo de Balsa (*Ochromapyramidale*) em la província de lós ríos – Ecuador, *Ciência e Tecnologia*, 3 (2): 7-11.

Pasquini, S.C.; Santiago, L.S. 2012. Nutrients limit photosynthesis in seedlings of a lowland tropical Forest tree species. *Oecologia*, 168:311-319.

Pereira, D.; Santos, D.; Vedoveto, M.; Guimarães, J.; Veríssimo, A. 2010. *Fatos Florestais da Amazônia*. IMAZON, Belém, 124p.

Reich, P.B.; Walters, M.B. 1994. Photosynthesis nitrogen relations in Amazonian tree species. *Oecologia*, 97: 73-81.

Reich, P.B.; Oleksyn, J.; Wright, I.J. 2009. Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: a cross-biome analyses of 314 species. *Oecologia*, 160: 207-212.

Santos Júnior, U.M.; Gonçalves, J.F.C. Feldspausch, T.R. 2006. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in Central Amazonia. *Forest Ecology and Managements*, 226: 299-309.

Santos, R.A.; Tucci, C.A.F.; Hara, F.A.S.; Silva, W.G. 2008. Adubação fosfatada para a produção de mudas de mogno (*Swieteniamacrophylla* King). *Acta Amazonica*, 38(3): 453-458.

Thomas, D.S.; Montagu, K.D.; Conroy, J.P. 2006. Leaf inorganic phosphorus as a potencial indicator of phosphorus status, photosynthesis and growth of *Eucalyptus grandis* seedlings. *Forest Ecology and Management*, 223: 267-274.

Uscola, M.; Olliet, J.A.; Salvador, P.V.; Pinés, E.D.; Jacobs, D.F. 2014. Nitrogen form and concentration Interact to affect the performance of two ecological distinct Mediterranean Forest trees. *European Journal Forest Research*, 133: 235-246.

Warren, C.R. 2011. How does P affect photosynthesis and metabolite profiles of *Eucalyptus globules*? *TreePhysiology*, 31: 727-739.



**Capítulo 1. Biomassa, trocas gasosas e estado nutricional de plantas jovens de pau de balsa (*Ochroma pyramidale* (Cav. Ex Lamb.) Urb.) submetidas à fertilização com nitrato ou amônio<sup>1</sup>.**

Biomass, gas exchange and nutritional status of young plants of balsa wood (*Ochroma pyramidale* (Cav. Ex Lamb.) Urb.) subjected to fertilization with nitrate or ammonium.

H.F. CUNHA<sup>2</sup>, J.F.C. GONÇALVES<sup>3</sup>

---

<sup>1</sup>Capítulo escrito conforme normas da revista *Árvore*<sup>2</sup>Mestranda do Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Av. André Araújo, 2936, CEP 69060-001, Manaus (AM).hfcunha.florestal@gmail.com.

<sup>3</sup> Dr. Pesquisador Titular do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Av. André Araújo, 2936, CEP 69060 -001, Manaus (AM). Bolsista do CNPq. [jfc@inpa.gov.br](mailto:jfc@inpa.gov.br)

**Biomassa, trocas gasosas e estado nutricional de plantas jovens de pau de balsa *Ochroma pyramidale* (Cav. Ex Lamb). Urb. submetidas à fertilização com nitrato ou amônio.**

Biomass, gas exchange and nutritional status of young plants of balsa wood (*Ochroma pyramidale* (Cav. Ex Lamb) Urb subjected to fertilization with nitrate or ammonium.

**Resumo** *Ochroma pyramidale* é uma espécie promissora para plantios florestais com fins madeireiros e de recuperação de áreas alteradas. Contudo, pouco se conhece sobre as demandas nutricionais dessa espécie. Assim, esse trabalho investigou os efeitos da fertilização nítrica e amoniacal em plantas de *O. pyramidale* a fim de identificar se há diferenças quanto à forma de nitrogênio inorgânico preferencialmente absorvido e seus desdobramentos quanto aos aspectos de crescimento e fotossíntese para a espécie em sua fase inicial de crescimento. O experimento foi conduzido no Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia sob regime de casa de vegetação, com duração de 210 dias. Os tratamentos utilizados foram: T1 (Controle; -N) – plantas fertilizadas com solução nutritiva sem nitrogênio; T2 (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) – plantas fertilizadas com nitrato de cálcio e T3 (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) – plantas fertilizadas com sulfato de amônio. As mudas foram plantadas em sacos de 5 litros, contendo vermiculita expandida como substrato, sendo fertilizadas com solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950), modificada. O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado com três tratamentos e 10 repetições. Os maiores valores de massa seca foram observados nas plantas fertilizadas com amônio quando comparadas com o controle e com plantas fertilizadas com nitrato. A fertilização amoniacal promoveu taxas fotossintéticas 106 e 19%, respectivamente, maiores nas plantas do controle e fertilizadas com nitrato. *O. pyramidale* pode preferir o amônio, por este ter um custo energético de metabolização menor e por ela ser uma espécie pioneira de crescimento rápido. Portanto, conclui-se que a fertilização amoniacal foi a mais efetiva na fase inicial de crescimento de *O. pyramidale*, nas condições testadas.

**Palavras-chave:** nutrição mineral, nitrogênio, fotossíntese.

**Abstract** *Ochroma pyramidale* is a promising species for forest plantations with timber purposes and restoration of degraded areas. However, little is known about the nutritional requirements of this species. Thus, this study investigated the effects of nitrate and ammonium fertilization in plants of *O. pyramidale* to identify if there are differences as to preferentially absorbed form of inorganic N and its consequences on the aspects of growth and photosynthesis for the species in its initial phase growth.

The experiment was conducted at the Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry of the National Institute of Amazonian Research under greenhouse conditions, along 210 days. The treatments were: T1 (control, - N) – plants fertilized with nutrient solution without nitrogen; T2 (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) – plants fertilized with calcium nitrate and T3 (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) – plants fertilized with ammonium sulfate. The seedlings were planted in 5 l plastic pots containing expanded vermiculite as substrate, and fertilized with modified Hoagland's and Arnon solution. The experimental design was completely randomized with three treatments and 10 repetitions. The highest values of dry mass were observed in plants fertilized with ammonium when compared with the control and plants fertilized with nitrate. The fertilization with ammonium promoted photosynthetic rates 106% and 19% higher than the control plants and those of nitrate, respectively. The balsa wood may prefer ammonium to have an energy cost of metabolizing smaller and because it is a fast growing pioneer species. Therefore it is concluded that the ammonia fertilization was the most effective in the initial growth phase of the *O. pyramidale* under the tested conditions.

**Keywords:** mineral nutrition, nitrogen, photosynthesis

## 1 INTRODUÇÃO

O nitrogênio (N) encontra-se disponível para as plantas em diferentes formas, sendo o nitrato e o amônio as duas principais formas minerais de nitrogênio encontradas em condições naturais (HELALI et al., 2010). A forma de nitrogênio preferencial para as plantas depende de fatores ambientais (ex: temperatura, pH, umidade, abundância relativa das formas de N), de características genéticas da espécie (ex: arquitetura das raízes, cinética de absorção radicular, transporte e armazenamento nas células, capacidade para reduzir nitrato) e do estágio de crescimento e desenvolvimento das plantas (CARVALHO et al., 2006; BOUDSOCQ et al., 2012; ANDREWS et al., 2013; BRITO e KRONZUCKER, 2013).

Nos solos, o N é utilizado pelas plantas preferencialmente na forma nítrica ( $\text{NO}_3^-$ ) e/ou amoniacal ( $\text{NH}_4^+$ ) e os processos que controlam a disponibilidade dessas formas no solo já são bem conhecidos (FRANK e GROFFMANN, 2009; BOUDSOCQ et al., 2012). De modo geral, a forma nítrica é a mais abundante, devido à ação de bactérias nitrificantes que promovem a oxidação do amônio livre, num processo chamado nitrificação. Entretanto, condições ácidas do solo diminuem a ação desses microorganismos, mantendo os íons amônio protonados e retidos à carga líquida negativa do solo (KLOTZ e STEIN, 2008; PAUGFOO-LONHIENNE et al., 2012). Como o solo possui carga elétrica líquida negativa, o  $\text{NO}_3^-$  não se liga eletrostaticamente a essa matriz, sendo facilmente lixiviado quando não absorvido pelo sistema radicular das plantas. Portanto, o nitrogênio, de ambas as formas, pode ser absorvido pelas plantas em taxas e proporções que variam de acordo com fatores ambientais e genéticos (WARD et al., 2007).

O suprimento de N sob diferentes formas iônicas causa efeitos complexos sobre o crescimento e o metabolismo das plantas (GUO et al., 2012), podendo acarretar respostas fisiológicas positivas e/ou negativas (BARTELHEIMER e POSCHLOD, 2013). Do ponto de vista energético, a absorção e assimilação de  $\text{NH}_4^+$  exige menor gasto de energia do que a assimilação de  $\text{NO}_3^-$ , uma vez que a utilização do  $\text{NO}_3^-$  pelas plantas envolve processos de redução até  $\text{NH}_4^+$  pelas enzimas redutase do nitrato e redutase do nitrito, ao passo que o  $\text{NH}_4^+$  é incorporado em compostos de carbono pelas rotas da sintetase da glutamina e sintetase do glutamato (LE MOS et al., 1999, VIÉGAS e SILVEIRA, 2002). Por outro lado, plantas que crescem em condições em que o  $\text{NH}_4^+$  é a única forma de nitrogênio disponível podem apresentar problemas severos com toxidez.

Um dos fatores que parece influenciar na forma de nitrogênio preferida pelas plantas é o grupo sucessional da espécie (PEREIRA SILVA et al., 2012). As espécies de diferentes

estádios sucessionais variam quanto as suas características fisiológicas. Em geral, espécies pioneiras podem apresentar altas taxas fotossintéticas e folhas com menor duração comparada com espécies sucessionais tardias (REICH et al., 1995, SANTOS JUNIOR et al., 2006). Espécies pioneiras preferem  $\text{NO}_3^-$ , que é reduzido nas folhas, enquanto que espécies sucessionais tardias preferem  $\text{NH}_4^+$  (STEWART et al., 1988; STEWART, 1991). Contudo, a preferência nem sempre segue a lógica do grupo sucessional a qual a espécie pertence (BARRETO et al., 2007; SOUZA et al., 2012).

A eficiência na utilização dessas formas iônicas de N varia amplamente entre espécies arbóreas (KOYAMA e TOKUCHI, 2003; WALECKA-HUTCHISON e WALWORTH, 2007). Alguns trabalhos tem sugerido que em condições naturais a forma preferencial de N pode influenciar a estrutura da comunidade (AANDERUD e BLEDSOE, 2009). Nesse contexto, as espécies podem ser classificadas em espécies que apresentam plasticidade quanto à forma preferencial de N e aquelas que exibem preferência por determinada forma (HOLLAND et al., 1999; GALLOWAY et al., 2004; HOULTON et al., 2007; RUSSO et al., 2013).

Diante desse cenário, estudos envolvendo estratégias de absorção e assimilação de nutrientes minerais pelas plantas merecem atenção, em particular para espécies arbóreas tropicais, das quais o conhecimento das fontes preferenciais de N ainda carece maiores informações (AIDAR et al., 2003; BARRETO et al., 2007; SHAN et al., 2012). Esse conhecimento é importante uma vez que a forma preferencial de nitrogênio pode ser determinante para o acúmulo de biomassa. (CARVALHO et al., 2006).

Várias espécies arbóreas tropicais carecem maiores informações sobre as necessidades nutricionais, dentre as quais está *Ochroma pyramidale*. *Ochroma pyramidale*, por ser uma espécie pioneira de rápido crescimento, que produz madeira de baixa densidade e possui alto potencial de uso em projetos de plantios florestais e de recuperação de áreas degradadas (MIDGLEY et al., 2010) reúne características muito interessantes para esse tipo de estudo devido às implicações tanto conceituais quanto aplicadas. A hipótese desse trabalho é que plantas jovens de *Ochroma pyramidale* responderão bem tanto à fertilização nítrica quanto à amoniacal, exibindo plasticidade quanto à forma preferencial de N, uma vez que essa espécie de crescimento rápido ocorre em ambientes distintos quanto a variações dos fatores abióticos. Portanto, o objetivo deste trabalho foi investigar as respostas no crescimento, características fotossintéticas e aspectos nutricionais de plantas jovens de *O. pyramidale* submetidas a diferentes formas de fertilização nitrogenada (nitrato ou amônio), a fim de identificar a forma

mais adequada de suprimento de nitrogênio a ser fornecida para essa espécie na fase de crescimento juvenil.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Área de estudo e condução do experimento

O experimento foi realizado em casa de vegetação no Laboratório de Fisiologia e Bioquímica vegetal (LFBV), localizado no Campus III (V-8) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI-INPA), entre os meses de julho de 2013 a janeiro de 2014, totalizando 210 dias de experimentação. As plantas jovens de *O. pyramidale* foram produzidas a partir de sementes provenientes da ONG Clube da Semente do Brasil, com sede em Alexandria/GO, coletadas na região de Brasília e Xapuri/ AC. A quebra da dormência das sementes foi realizado pelo método da imersão em água a 80°C até o resfriamento da mesma, durante 20 minutos, conforme metodologia descrita por [Barbosa e colaboradores \(2004\)](#). Em seguida, foram depositadas em gerbox plástico contendo papel toalha embebido com água e transferidas para câmara de germinação, à temperatura de 30°C e fotoperíodo de 12 h. Após a germinação, quando as radículas atingiram cerca de 4 cm, as plântulas foram transferidas para bandejas plásticas contendo vermiculita, permanecendo nessa condição até serem repicadas para sacos plásticos de 5 L contendo vermiculita, etapa iniciada 30 dias após a germinação.

Para a instalação do experimento, plantas em bom estado fitossanitário e com tamanho uniforme em altura, diâmetro e número de folhas, foram distribuídas em três tratamentos, com 10 plantas cada. O experimento consistiu de três tratamentos: **(T<sub>1</sub>) - Controle (-N):** As plantas receberam solução nutritiva sem nitrogênio; **(T<sub>2</sub>) - NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 7,5 mM:** As plantas receberam solução nutritiva contendo 7,5 mM de nitrato de cálcio; **(T<sub>3</sub>) - NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 7,5 mM:** As plantas receberam solução nutritiva contendo 7,5 mM de sulfato de amônio. O pH da solução nutritiva foi medido em cada um dos tratamentos.

A solução nutritiva utilizada foi a de Hoagland e Arnon (1950) modificada, contendo as seguintes composições:

**Solução -N:** MgSO<sub>4</sub>.7H<sub>2</sub>O (2 mM); KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> (1 mM); CaSO<sub>4</sub>.2H<sub>2</sub>O (2 mM); K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (2 mM); H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> (0,46 mM); MnCl<sub>2</sub>.4H<sub>2</sub>O (0,091 mM); ZnSO<sub>4</sub>.7H<sub>2</sub>O (7,65 mM); CuSO<sub>4</sub>.5H<sub>2</sub>O (3,20 mM); H<sub>2</sub>MoO<sub>4</sub> (0,56 mM).

**Solução +NO<sub>3</sub><sup>-</sup>:** Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>.4H<sub>2</sub>O (7,5 mM); MgSO<sub>4</sub>.7H<sub>2</sub>O (2 mM); KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> (1 mM); CaSO<sub>4</sub>.2H<sub>2</sub>O (2 mM); K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (2 mM); H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> (0,46 mM); MnCl<sub>2</sub>.4H<sub>2</sub>O (0,091 mM); ZnSO<sub>4</sub>.7H<sub>2</sub>O (7,65 mM); CuSO<sub>4</sub>.5H<sub>2</sub>O (3,20 mM); H<sub>2</sub>MoO<sub>4</sub> (0,56 mM).

**Solução +NH<sub>4</sub><sup>+</sup>:** (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (7,5 mM); MgSO<sub>4</sub>.7H<sub>2</sub>O (2 mM); KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> (1 mM); CaSO<sub>4</sub>.2H<sub>2</sub>O (2 mM); K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (2 mM); H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> (0,46 mM); MnCl<sub>2</sub>.4H<sub>2</sub>O (0,091 mM); ZnSO<sub>4</sub>.7H<sub>2</sub>O (7,65 mM); CuSO<sub>4</sub>.5H<sub>2</sub>O (3,20 mM); H<sub>2</sub>MoO<sub>4</sub> (0,56 mM).

A solução contendo Ferro foi aplicada separadamente na forma de Fe-EDTA. As plantas receberam 1 mL L<sup>-1</sup> de uma solução de Fe-EDTA, contendo Na<sub>2</sub>-EDTA (33,2 g L<sup>-1</sup>); FeSO<sub>4</sub>.7H<sub>2</sub>O (25 g L<sup>-1</sup>) e NaOH (3,65 g L<sup>-1</sup>).

Um dia após a transferência das plântulas para os sacos plásticos, foi iniciada a aplicação da solução nutritiva, sendo fornecidas 100 ml de solução para cada planta, duas vezes por semana, no final da tarde, até o término do experimento. Inicialmente, as soluções foram aplicadas com 1/5 da força total e, posteriormente substituídas a cada 30 dias para 1/3 de força, meia força e, finalmente, solução completa. As mudas foram irrigadas diariamente com água destilada e reorganizadas uma vez por semana durante o experimento, visando assegurar a homogeneidade das condições ambientais.

## 2.2 Análise de Crescimento e Biomassa

Para o monitoramento do crescimento das plantas, medidas foram tomadas a cada 20 dias desde o início até o final do experimento. O crescimento em altura das plantas foi medido com auxílio de régua milimetrada, o diâmetro do caule à altura do coleto foi medido utilizando paquímetro digital (marca Mitutoyo – modelo CD-8” CX-B), sendo contados os números de folhas de cada planta. As taxas de crescimento absoluto (TCA) e relativo (TCR) em altura e diâmetro foram calculadas conforme Bugbee (1996) e Davanso et al. (2002).

O cálculo da área foliar específica (AFE) foi realizado a partir das medições de cinco discos foliares de área conhecida (0,283 cm<sup>2</sup>), retirados de cada folha, acondicionados em sacos de papel e submetidos à secagem em estufa a 65°C durante 72 horas, até atingir massa constante. A AFE foi determinada a partir da razão da área foliar (cm<sup>2</sup>) pela massa foliar seca (g) (EVANS e POTTER, 2001). A área foliar foi determinada por imagens digitalizadas em scanner de mesa e processadas no software Image J.

Ao final do experimento, as plantas foram subdivididas em folhas, caule e raiz, e acondicionadas em sacos de papel para secagem em estufa a 65°C, até a obtenção de massa constante. A partir do material seco, foram obtidas: massa seca foliar (MSF), massa seca

caulinar (MSC), massa seca de raízes (MSR) e massa seca total (MST). A partir dos valores de massa seca foram calculados: A fração de massa foliar ( $FMF=MSF/MST$ ), a fração de massa caulinar ( $FMC=MSC/MST$ ), e a fração de massa radicular ( $FMR=MSR/MST$ ).

### 2.3 Teores foliares de nutrientes

Os teores dos macro e micronutrientes foram determinados em folhas maduras e com bom aspecto fitossanitário. O material foi seco em estufa a 65°C, até a obtenção de massa constante. Para a quantificação do N, amostras contendo 0,1g de matéria seca foram submetidas à pré-digestão, durante uma noite e, posteriormente, a uma digestão com duplo ácido ( $H_2O_2 + H_2SO_4$ ), utilizando como catalisadores o sulfato de lítio e o selênio, a uma temperatura gradativa ajustada de 50 em 50°C até 350°C, segundo a metodologia descrita por Miyazawa et al. (1999). Posteriormente, os teores de nitrogênio total foram determinados pelo método de Kjeldahl, a partir de uma alíquota de 25 mL do extrato puro (BREMNER e MULVANEY, 1982). Para a determinação dos demais nutrientes, amostras contendo 0,5 g de matéria seca foram submetidos à digestão nitro-perclórica, com temperatura ajustada de 50 em 50°C até 210°C, em intervalos de 30 minutos. Os teores de fósforo foram determinados pelo método com molibdato e espectrofotometria a 725 nm (VITTI e FERREIRA, 1997). A partir do mesmo extrato foram obtidas alíquotas e os teores dos nutrientes K, Ca, Mg, Fe, Zn e Mn foram determinadas por espectrometria de absorção atômica (SILVA, 2003).

### 2.4 Fluorescência da clorofila *a*

*Fluorescência da clorofila a*: Os parâmetros de fluorescência da clorofila *a* foram obtidos por meio de um fluorômetro portátil (Handy PEA, Hansatech Instruments, Norfolk, UK) entre os horários de 6:00 e 8:00 a.m. As folhas foram aclimatadas ao escuro durante 30 minutos e, em seguida, foram submetidas a pulsos de luz saturante de alta intensidade ( $3000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e comprimento de onda de 650 nm por 1 segundo (GONÇALVES et al., 2005). As análises foram realizadas em três folhas por planta. As respostas relacionadas aos transientes da fluorescência da clorofila *a* foram obtidas a partir de software específico (Handy PEA software - 1,30), de acordo com equações do teste OJIP (STRASSER et al., 1995). A indução da curva da fluorescência, a partir de  $F_0$  para  $F_M$ , denominada “Transiente de fluorescência” (FT), fluorescência direta ou imediata (STRASSER et al., 2004; STRASSER et al., 2010), quando plotada em escala logarítmica, exibe comportamento polifásico. Os diferentes passos desse transiente polifásico são rotulados: O (20–50  $\mu\text{s}$ ), J (2ms), I (30 ms) e P (pico). Este



último indica a máxima intensidade da fluorescência ( $F_M$ ). A partir da curva JIP foram calculados os parâmetros:  $F_V/F_M$ ,  $PI_{ABS}$  e  $PI_{total}$ .

## 2.5 Mensuração das trocas gasosas

A determinação das taxas de fotossíntese líquida ( $P_n$ ), respiração no escuro ( $R_d$ ), condutância estomática ( $g_s$ ) e transpiração ( $E$ ) foram realizadas utilizando um analisador de gás a infravermelho (IRGA), equipamento portátil, de sistema aberto, modelo LI-6400. As medições foram realizadas ao final do experimento, entre 8:00 e 12:00h, em folhas maduras completamente expandidas e em bom estado fitossanitário situadas no terço médio das plantas.

As curvas de resposta da fotossíntese a irradiância ( $P_n$ -I) foram obtidas em folhas de cinco plantas por tratamento. Foram utilizados dez níveis de irradiância (PPFD: 0, 25, 50, 100, 250, 500, 750, 1000, 1500, 2000  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) em ordem decrescente. A câmara do IRGA (Li-cor 6400) foi ajustada para trabalhar com fluxo de 400  $\mu\text{mol s}^{-1}$  e a câmara foliar para concentração de  $\text{CO}_2$ , temperatura e vapor de  $\text{H}_2\text{O}$  em torno de  $400 \pm 1 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ,  $31 \pm 1^\circ\text{C}$  e  $21 \pm 1 \text{ mmol mol}^{-1}$ , respectivamente. O modelo exponencial foi utilizado para ajustar à curva de resposta fotossintética à intensidade luminosa para cada planta e, a partir desse modelo, foram estimados a fotossíntese máxima ( $P_{nmax}$ ) e o rendimento quântico aparente ( $\phi$ ) (IQBAL et al.,1997; SANTOS JUNIOR et al.,2013).

## 2.6 Eficiência fotossintética no uso de nutrientes

A eficiência fotossintética no uso de nutrientes (EFUNutriente) foi calculada por meio da razão entre as taxas de fotossíntese líquida na base de massa foliar ( $P_n$  massa) pelas respectivas concentrações foliares de nutrientes de cada planta (SANTOS JUNIOR et al., 2006).

## 2.7 Delineamento experimental e análises estatísticas

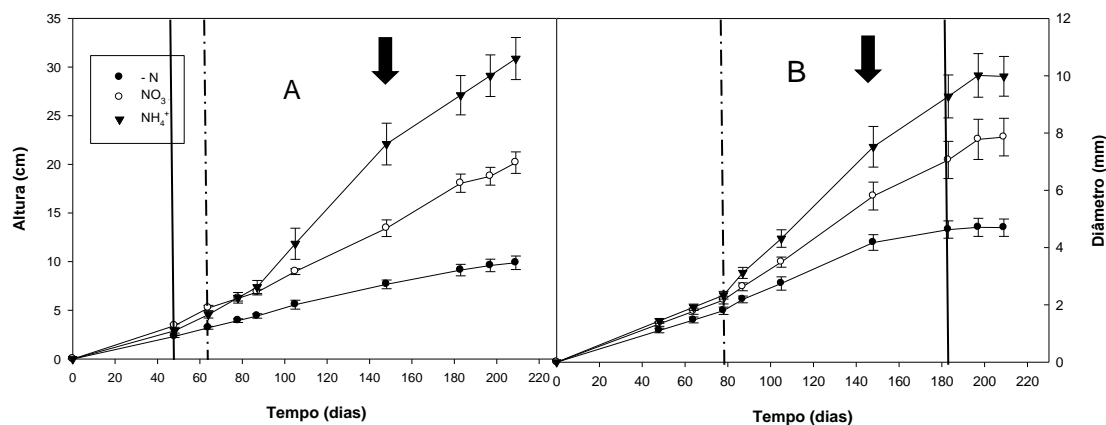
O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, com três tratamentos: Controle (-N); Fertilização com nitrato:  $\text{NO}_3^-$  7,5 mM; Fertilização com amônio:  $\text{NH}_4^+$  7,5 mM. Cada tratamento teve 10 plantas, usadas como repetições. Os dados foram submetidos ao teste de normalidade de Lilliefors e homocedasticidade de Levene, sendo realizadas transformações (e.g: logaritmo e raiz quadrada) de algumas variáveis quando necessário. Em seguida, foram aplicadas análises de variância (ANOVA) e as médias foram

contrastadas pelo teste de Duncan ( $P < 0,05$ ). As relações entre  $P_{\text{massa}}$  e Nitrogênio foram analisadas por regressão linear. Todas as análises foram processadas a partir do programa Statistica versão 7.0 (StatSoft Inc., 2004).

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Crescimento e acúmulo de biomassa

As plantas fertilizadas com nitrato e com amônio exibiram maiores valores de crescimento em altura quando comparadas com as plantas que não receberam nitrogênio a partir de 50 e 65 dias de experimento, respectivamente (Figura 1A). Quanto ao diâmetro, as diferenças foram observadas primeiramente para as plantas fertilizadas com amônio, aos 80 dias, e depois, para as fertilizadas com nitrato, aos 183 dias de experimento, quando comparadas com as plantas do controle (Figura 1B). As diferenças de crescimento (altura e diâmetro) entre as plantas fertilizadas com amônio e nitrato foram observadas a partir de 148 dias (Figura 1A-B). Ao final do experimento, as plantas fertilizadas com  $\text{NH}_4^+$  exibiram altura 53 e 212%, respectivamente, maiores que as plantas fertilizadas com  $\text{NO}_3^-$  e as do controle (Figura 1A). Para o diâmetro, o  $\text{NH}_4^+$  promoveu crescimento 27 e 112% maiores que as plantas fertilizadas com nitrato e o controle, respectivamente (Figura 1B).



**Figura 01** - Crescimento em altura (A) e diâmetro (B) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação. A linha contínua indica o ponto em que o controle se diferenciou do nitrato. A linha tracejada indica o ponto em que o controle se diferenciou do amônio. A seta preta indica o ponto em que o amônio se diferenciou do nitrato. (Altura: Amônio =  $0,186x - 7,3356/R^2 = 0,9914$ ; Nitrato =  $0,1057x - 1,8962/R^2 = 0,9972$ ; Controle =  $0,0478x + 0,2552/R^2 = 0,99938$ . Diâmetro: Amônio =  $0,0544x - 1,101/R^2 = 0,9761$ ; Nitrato =  $0,0412x - 0,6214/R^2 = 0,9867$ ; Controle =  $0,0243x + 0,0376/R^2 = 0,9781$ ).

As taxas de crescimento absoluto em altura (TCA-a) e diâmetro (TCA-d) variaram de 1,08 a 4,01 cm mês<sup>-1</sup> e 0,42 a 1,10 mm mês<sup>-1</sup>, respectivamente, enquanto que as taxas de crescimento relativo em altura (TCR-a) e diâmetro (TCR-d) variaram de 0,21 a 0,34 cm cm<sup>-1</sup> mês<sup>-1</sup> e 0,14 a 0,21 mm mm<sup>-1</sup> mês<sup>-1</sup>, respectivamente (Tabela 1). Os maiores valores das taxas de crescimento absoluto e relativo em altura e diâmetro foram observados nas plantas fertilizadas com amônio e os menores valores nas plantas não fertilizadas com nitrogênio (Tabela 1). A fertilização com NH<sub>4</sub><sup>+</sup> foi mais efetiva que a fertilização NO<sub>3</sub><sup>-</sup> em relação aos parâmetros de crescimento, com exceção ao parâmetro TCR-d (Tabela 1).

**Tabela 1** - Taxa de crescimento absoluto (TCA) e relativo (TCR) em altura e em diâmetro de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) e com 7,5 mM de amônio (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>), durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

Tratamento	TCA-a (cm mês <sup>-1</sup> )	TCA-d (mm mês <sup>-1</sup> )	TCR-a (cm cm <sup>-1</sup> mês <sup>-1</sup> )	TCR-d (mm mm <sup>-1</sup> mês <sup>-1</sup> )
Controle	1,08 ± 0,30 C	0,42 ± 0,03 C	0,21 ± 0,01 C	0,14 ± 0,01 B
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	2,40 ± 0,16 B	0,82 ± 0,10 B	0,25 ± 0,01 B	0,18 ± 0,02 A
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	4,01 ± 0,10 A	1,10 ± 0,09 A	0,34 ± 0,01 A	0,21 ± 0,01 A

Média ± erro padrão. Médias com a mesma letra em cada coluna não apresentam diferenças pelo teste Duncan ( $P \geq 0,05$ ).

Quanto à área foliar, as plantas fertilizadas com nitrogênio nas formas nítrica e amoniacal exibiram valores de área foliar total (AFT) cerca de oito vezes maiores que as plantas do controle e tamanho médio foliar (TMF) cerca de quatro vezes maiores (Tabela 2) que as plantas não fertilizadas com nitrogênio. Os maiores valores de área foliar específica foram observados nas plantas do controle, ao passo que não houve diferença entre as formas de nitrogênio aplicadas (Tabela 2).

**Tabela 2** - Área foliar total (AFT), tamanho médio foliar (TMF) e área foliar específica (AFE) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) e com 7,5 mM de amônio (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

Tratamentos	AFT (cm <sup>2</sup> )	TMF (cm <sup>2</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )
Controle	99 ± 11 B	26 ± 2 B	269 ± 16 A
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	817 ± 99 A	116 ± 10 A	227 ± 9 B
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	817 ± 87 A	107 ± 7 A	206 ± 11 B

Média ± erro padrão. Médias com a mesma letra em cada coluna, não apresentam diferenças pelo teste Duncan ( $P \geq 0,05$ ).

À semelhança das taxas de crescimento, a fertilização com amônio promoveu maior acúmulo de massa seca nos compartimentos das plantas enquanto que as plantas não fertilizadas com N exibiram menor acúmulo (Tabela 3). Quanto ao acúmulo de massa seca total, as plantas fertilizadas com  $\text{NH}_4^+$  e  $\text{NO}_3^-$  exibiram valores cerca de nove e seis vezes maiores que as plantas não fertilizadas com nitrogênio (Tabela 3). Além disso, observou-se que as plantas fertilizadas com  $\text{NH}_4^+$  apresentaram acúmulo de massa seca total 43% maior que as plantas fertilizadas com  $\text{NO}_3^-$  (Tabela 3). Quanto à alocação de massa seca foram observadas que, proporcionalmente, as plantas do controle investiram mais em massa radicular (FMR), as plantas fertilizadas com  $\text{NO}_3^-$  investiram mais em massa foliar (FMF) e as plantas fertilizadas com  $\text{NH}_4^+$  investiram mais em massa caulinar (FMC) (Tabela 3).

**Tabela 3** - Massa seca foliar (MSF), caulinar (MSC), radicular (MSR), total (MST) e fração de massa foliar (FMF), caulinar (FMC), radicular (FMR) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

	MSF (g planta <sup>-1</sup> )	MSC (g planta <sup>-1</sup> )	MSR (g planta <sup>-1</sup> )	MST (g planta <sup>-1</sup> )	FMF (g g <sup>-1</sup> )	FMC (g g <sup>-1</sup> )	FMR (g g <sup>-1</sup> )
Controle	0,52±0,06 B	0,41±0,06 C	0,94±0,12 C	1,87±0,23 C	0,29±0,0 C	0,21±0,0 B	0,50±0,01 A
$\text{NO}_3^-$	5,54±0,65A	2,35±0,47 B	3,80±0,69 B	11,69±1,78 B	0,49±0,02 A	0,19±0,01B	0,31±0,01 B
$\text{NH}_4^+$	6,04±0,71A	4,94±0,81 A	5,74±0,79 A	16,73±1,83 A	0,38±0,04 B	0,29±0,03A	0,34±0,02 B

Média± erro padrão. Médias com a mesma letra em cada coluna não apresentam diferenças pelo teste Duncan ( $P \geq 0,05$ ).

### 3.2 Teores foliares de macro e micronutrientes

As plantas fertilizadas com nitrato e amônio exibiram teores foliares de N 72 e 53%, respectivamente, maiores que as plantas do controle (Tabela 4). Os teores de P e K variaram de 0,60 a 1,07 g kg<sup>-1</sup> e 13,33 a 20,13 g kg<sup>-1</sup>, respectivamente, para os quais as plantas fertilizadas com  $\text{NH}_4^+$  exibiram os menores valores (Tabela 4). Quanto aos cátions divalentes, observou-se que as plantas fertilizadas com nitrato apresentaram os maiores teores de Ca quando comparado com os demais tratamentos, ao passo que as plantas controle exibiram os menores teores de Mg (Tabela 4).

**Tabela 4** - Teores foliares de macronutrientes em plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

Tratamento	N (g Kg <sup>-1</sup> )	P (g Kg <sup>-1</sup> )	K (g Kg <sup>-1</sup> )	Ca (g Kg <sup>-1</sup> )	Mg (g Kg <sup>-1</sup> )
Controle	9,85 ± 0,48 B	1,07 ± 0,04 A	20,13 ± 1,43 A	3,36 ± 0,06 B	0,84 ± 0,09 B
$\text{NO}_3^-$	16,95 ± 1,25 A	0,86 ± 0,03 A	19,29 ± 1,16 A	5,05 ± 0,29 A	1,69 ± 0,09 A

$\text{NH}_4^+$	15,03 ± 0,54 A	0,60 ± 0,09 B	13,33 ± 0,94 B	2,86 ± 0,25 B	1,36 ± 0,10 A
-----------------	----------------	---------------	----------------	---------------	---------------

Média± erro padrão. Médias com a mesma letra em cada coluna não apresentam diferenças pelo teste Duncan ( $P \geq 0,05$ ).

Para os teores de micronutrientes nas folhas não foi observado diferença entre os tratamentos (Tabela 5).

**Tabela 5** – Teores foliares de micronutrientes em plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

Tratamento	Fe (mg Kg <sup>-1</sup> )	Zn (mg Kg <sup>-1</sup> )	Mn (mg Kg <sup>-1</sup> )	Cu (mg Kg <sup>-1</sup> )
Controle	244 ± 159 A	20,9 ± 3,0 A	32,4 ± 0,1 A	5,7 ± 0,8 A
$\text{NO}_3^-$	100 ± 42 A	20,4 ± 1,0 A	53,9 ± 6,3 A	8,4 ± 0,7 A
$\text{NH}_4^+$	144 ± 22 A	25,6 ± 3,0 A	60,9 ± 6,7 A	7,2 ± 1,0 A

Média± erro padrão. Médias com a mesma letra em cada coluna, não apresentam diferenças pelo teste Duncan ( $P \geq 0,05$ ).

### 3.3 Fluorescência da clorofila *a*

No que diz respeito à eficiência máxima fotoquímica do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), não houve diferença significativa entre os tratamentos. Por outro lado, parâmetros mais sensíveis como  $\text{PI}_{\text{ABS}}$  e  $\text{PI}_{\text{total}}$  exibiram diferenças entre os tratamentos. As plantas fertilizadas com  $\text{NO}_3^-$  e  $\text{NH}_4^+$  exibiram valores de  $\text{PI}_{\text{ABS}}$  84 e 97% e  $\text{PI}_{\text{total}}$  130 e 175% maiores que as plantas não fertilizadas com N, respectivamente (Tabela 6). Todavia, não foram observadas diferenças entre os tratamentos fertilizados com N com relação a esses parâmetros.

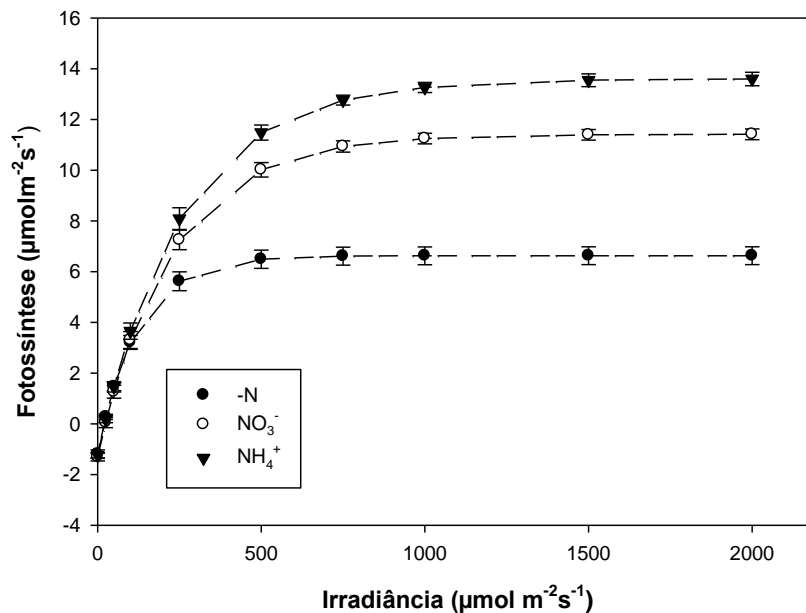
**Tabela 6** - Máxima eficiência fotoquímica do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), índice de desempenho ( $\text{PI}_{\text{ABS}}$ ), índice de desempenho total ( $\text{PI}_{\text{total}}$ ) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação

Tratamento	$F_v/F_m$	$\text{PI}_{\text{ABS}}$	$\text{PI}_{\text{total}}$
Controle	0,82 ± 0,003 A	0,97 ± 0,10 B	0,36 ± 0,07 B
$\text{NO}_3^-$	0,82 ± 0,004 A	1,78 ± 0,17 A	0,83 ± 0,12 A
$\text{NH}_4^+$	0,83 ± 0,003 A	1,91 ± 0,12 A	0,99 ± 0,14 A

Média± erro padrão. Médias com a mesma letra em cada coluna não apresentam diferenças pelo teste Duncan ( $P \geq 0,05$ ).

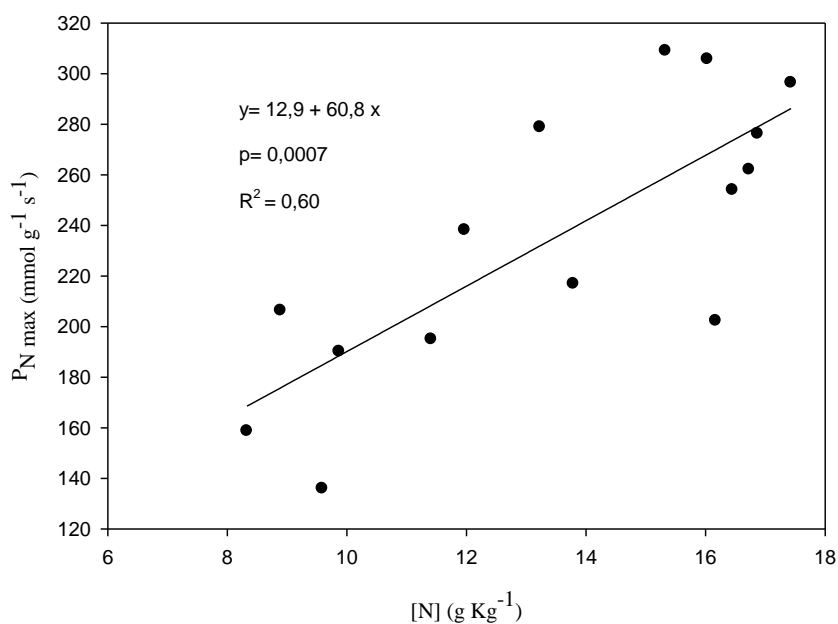
### 3.4 Trocas gasosas

O comportamento da resposta fotossintética ao aumento da irradiância, com destaque para as plantas fertilizadas com  $\text{NH}_4^+$ , que exibiram os maiores valores de fotossíntese, pode ser observado na [Figura 2](#).



**Figura 2** - Curva de resposta fotossintética ( $P_N$ ) à irradiância em plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

Uma forte relação entre a concentração de N foliar e a fotossíntese foi observada (Figura 3).



**Figura 3** - Relação entre as taxas de fotossíntese na base da massa ( $P_{N_{max}}$ ) e as concentrações foliares de nitrogênio em plantas jovens de *Ochroma pyramidale*.

Quanto às trocas gasosas observou-se que os valores de fotossíntese máxima ( $P_{n_{max}}$ ), condutância estomática ( $gs_{2000}$ ) e transpiração (E) variaram de 6,6 a 13,6  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 134 a 414  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e 2,8 a 5,9  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente, sendo que as plantas fertilizadas com  $\text{NH}_4^+$  exibiram os maiores valores e as plantas que não receberam N os valores mais baixos (Tabela 7). Não foi observada diferença para o rendimento quântico e para a respiração entre os tratamentos (Tabela 7).

**Tabela 7.** Fotossíntese máxima ( $P_{n_{max}}$ ), rendimento quântico aparente ( $\phi$ ), respiração ( $R_d$ ), condutância estomática ( $gs_{2000}$ ) e transpiração ( $E_{2000}$ ) em plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

Tratamento	$P_{n_{max}}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$\phi$ ( $\text{mol mol}^{-1}$ )	$R_d$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$gs_{2000}$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$E_{2000}$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )
Controle	6,6 ± 0,4 C	0,042 ± 0,004 A	1,20 ± 0,2 A	134 ± 15 B	2,8 ± 0,2 C
$\text{NO}_3^-$	11,4 ± 0,2 B	0,048 ± 0,004 A	1,31 ± 0,2 A	279 ± 44,40 AB	4,4 ± 0,5 B
$\text{NH}_4^+$	13,6 ± 0,3 A	0,050 ± 0,003 A	1,24 ± 0,1 A	414 ± 71 A	5,9 ± 0,5 A

Média ± erro padrão. Médias com a mesma letra em cada coluna, não apresentam diferenças pelo teste Duncan ( $P \geq 0,05$ ).

### 3.5 Eficiência fotossintética no uso de nutrientes

Para a eficiência fotossintética no uso de nutrientes observou-se que as plantas fertilizadas com  $\text{NH}_4^+$  exibiram os maiores valores de EFUP e EFUCa, ao passo que plantas fertilizadas com  $\text{NO}_3^-$  exibiram maior eficiência no uso de Fe (EFUFe) e Zn (EFUZn) (Tabela 8). Não foi observada diferença para eficiência no uso de N, Mg e Mn (Tabela 8).

**Tabela 8** - Eficiência fotossintética no uso de macronutrientes e micronutrientes em plantas jovens de *Ochroma pyramidale* fertilizadas com solução nutritiva sem N mineral (controle), com 7,5 mM de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e com 7,5 mM de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) durante 210 dias de experimento em regime de casa de vegetação.

Trat.	EFUN	EFUP	EFUK ( $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	EFUCa	EFUMg	EFUFe	EFUZn	EFUMn
- N	247 ± 22 A	5253 ± 383 B	346 ± 31 B	2111 ± 148 B	5187 ± 501 A	49 ± 11 B	553 ± 29 B	300 ± 22 A
$\text{NO}_3^-$	245 ± 12 A	9712 ± 965 AB	587 ± 80 A	2033 ± 235 B	4267 ± 529 A	225 ± 63 A	888 ± 100 A	307 ± 59 A
$\text{NH}_4^+$	240 ± 22 A	15703 ± 3454 A	777 ± 83 A	4194 ± 743 A	4458 ± 323 A	108 ± 6 B	719 ± 119 AB	232 ± 36 A

Média ± erro padrão. Médias com a mesma letra em cada coluna, não apresentam diferenças pelo teste Duncan ( $P \geq 0,05$ ).

## 4 DISCUSSÃO

O crescimento em altura e diâmetro e o acúmulo de massa seca de plantas jovens de *O. pyramidale* foi fortemente favorecido pela fertilização nitrogenada, em especial quando fertilizadas com  $\text{NH}_4^+$ . Resultados semelhantes foram observados para outras espécies arbóreas (NORISADA e KOJIMA, 2005). As razões referentes à preferência da forma nitrogenada ainda estão pouco conhecidas e qualquer atribuição de preferência deve considerar as combinações estabelecidas no experimento (BRITO e KRONZUCKER, 2002; BRITO e KRONZUCKER, 2013). Dentre os fatores a ser considerados destacam-se as condições ambientais/experimentais, a genética da espécie e o estágio de desenvolvimento.

A preferência por amônio em detrimento ao nitrato pode estar relacionada, em parte, ao menor custo metabólico associado à própria absorção de N e assimilação de  $\text{NH}_4^+$  (MARTÍNEZ-ANDUJAR et al., 2013). O custo previsto do crescimento quando a planta usa  $\text{NO}_3^-$  depende do local (raiz, parte aérea) de assimilação dessa forma, e é de 5 a 12 % maior quando comparado com o uso do  $\text{NH}_4^+$  como fonte de nitrogênio (RAVEN, 1985). Contudo, isso não explica tudo, uma vez que, muitas espécies pioneiras de crescimento rápido, preferem  $\text{NO}_3^-$  em vez de  $\text{NH}_4^+$  (STEWART et al., 1988; STEWART, 1991).

A utilização de  $\text{NH}_4^+$  nem sempre é a melhor opção para a planta, uma vez que seu acúmulo pode ser tóxico e o processo de detoxicação causado pela sua absorção excessiva também consome energia (VON WIREN e MERRICK, 2004). Contudo, nesse estudo, as concentrações fornecidas e o rápido crescimento das plantas podem ter contribuído para a preferência por  $\text{NH}_4^+$  sem provocar toxicidade às plantas. Resultados semelhantes foram obtidos com mudas de *Piptadenia gonoacantha*, em que maiores incrementos em altura e em diâmetro foram obtidos em plantas tratadas com amônio durante 120 dias de experimento (MARQUES et al., 2009).

A ausência de nitrogênio promoveu aumento da área foliar específica das plantas do controle quando comparado com as plantas fertilizadas com nitrato e amônio para investir em massa foliar para captura de energia. Contudo, nas plantas fertilizadas com N, a área foliar e a espessura foliar não foram influenciadas pela forma de N oferecido. Resultado semelhante foi observado para *Eucalyptus urophylla* cuja área foliar não foi afetada pelas formas de nitrogênio. (GUIMARAES et al., 2014).

Nas plantas de *O. pyramidale*, o maior acúmulo de massa seca total nas plantas foi observado nas que receberam  $\text{NH}_4^+$  quando comparadas com as plantas fertilizadas com  $\text{NO}_3^-$ . Resultados semelhantes foram observados para duas espécies de dipterocarpos, *H. odorata* e



*S. roxburghii*, nas quais as plantas fertilizadas com  $\text{NH}_4^+$  exibiram maior acúmulo de massa seca quando comparadas com  $\text{NO}_3^-$  (NORISADA e KOJIMA, 2005). Por outro lado, em estudo com quatro espécies tropicais pioneiras, verificou-se que o fornecimento de N, na forma  $\text{NO}_3^-$ , promoveu maior acúmulo de massa seca, quando comparado com a fertilização amoniacal (PEREIRA et al., 1996). Esses aspectos sinalizam que a forma preferencial de N está, de fato, associada à genética da espécie e que as plantas também podem usar as duas formas de N em diferentes proporções, além de sofrerem mudanças nos processos de absorção e assimilação em decorrência da fase de crescimento e desenvolvimento foliar (juvenil a fase adulta ou mesmo do crescimento foliar).

Neste estudo, pode-se observar que, apesar da fertilização com  $\text{NH}_4^+$  promover maior crescimento e acúmulo de massa seca quando comparada com as plantas fertilizadas com  $\text{NO}_3^-$ , as plantas jovens de *O. pyramidale* exibiram capacidade de utilizar tanto o nitrato quanto o amônio, o que sugere plasticidade da espécie a mudanças ambientais que promovam alterações nas proporções de  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  (MALAGOLI et al., 2000).

A disponibilidade e a forma de N promoveram alterações na alocação de matéria seca de plantas jovens de *O. pyramidale*. As plantas que não receberam N investiram mais em massa radicular, as plantas fertilizadas com nitrato investiram mais em massa foliar e as fertilizadas com amônio mais em massa caulinar. Sob condições de limitações nutricionais, como o de N, no tratamento controle, é comum que a planta exiba maior alocação da massa seca para as raízes (maior FMR) (POORTER et al., 2012). Se por um lado as plantas submetidas à fertilização sem N exibiram razão raiz / parte aérea (folhas +caule) em torno de 1, as plantas fertilizadas com N exibiram razão raiz/parte aérea entre 0,48 ( $\text{NO}_3^-$ ) e 0,52 ( $\text{NH}_4^+$ ). Contudo, embora os valores das razões raiz/parte aérea tenham sido semelhantes para os tratamentos com N, a forma de N influenciou na alocação de massa seca entre o caule e as folhas. Essa diferença pode estar relacionada à espécie *O. pyramidale*, uma vez que a alocação varia quando as plantas encontram-se submetidas à fertilização nítrica e amoniacal (NORISADA e KOJIMA, 2005; YAO et al., 2011).

*O. pyramidale*, na fase inicial de crescimento, parece possuir estratégias para sobreviver utilizando  $\text{NH}_4^+$  como fonte de N. Parte da estratégia utilizadas pelas plantas pode estar relacionada à redução da quantidade de  $\text{NH}_4^+$  livre nos tecidos devido ao aumento da assimilação de  $\text{NH}_4^+$  (GIVAN, 1979). Estudos com plantas em ambientes controlados demonstram que a atividade da GS (sintetase da glutamina) desempenha um papel importante na tolerância das plantas ao amônio uma vez que um maior metabolismo do amônio nas raízes previne o acúmulo e o transporte para a parte aérea, que é mais sensível ao acúmulo de

amônio (CRUZ et al., 2006; GUO et al., 2012). No entanto, isso requer um fornecimento elevado de carboidratos para as raízes (GUO et al., 2007), devido ao fato de a assimilação de  $\text{NH}_4^+$  ocorrer basicamente nas raízes.

A maior alocação de massa seca para as folhas nas plantas fertilizadas com  $\text{NO}_3^-$  pode estar relacionada ao local de assimilação e redução do nitrato. A assimilação de nitrato pode ocorrer nas raízes, partes aéreas, ou em ambos, dependendo da espécie (STEWART, 1989). Tipicamente, espécies com alta atividade da redutase do nitrato na parte aérea são aquelas características de estádios iniciais de sucessão na floresta (STEWART et al., 1989). O sítio de assimilação e redução do nitrato pode afetar a partição do carbono. Com a assimilação do nitrato localizada na raiz, ocorre aumento do particionamento de carbono para as raízes (GARBIN e DILLENBURG, 2008).

Quanto aos teores de nutrientes foliares, a forma de N, nas concentrações fornecidas, não implicou em diferenças nos teores foliares de N. Esses resultados diferiram daqueles encontrados em estudo com mudas de *Senna macranthera* e *Senna multijuga* crescendo em ambiente controlado, para as quais os teores mais elevados de N foram encontrados quando as plantas foram supridas com  $\text{NH}_4^+$  em comparação às tratadas com nitrato (PEREIRA et al., 1996). Adicionalmente, observa-se que o acúmulo de N foliar nas plantas, quando submetidas à fertilização com diferentes formas de N, depende muito da espécie e das concentrações fornecidas. Plantas de *Quercus ilex* e *Pinus halepensis* exibiram maiores teores de N foliar quando submetidas à fertilização amoniacal em uma concentração de 10 mM, ao passo que, na concentração de 1 mM, não houve diferença nos teores foliares de N em plantas de *Q.ilex* submetidas a fertilização nítrica e amoniacal (USCOLA et al., 2014).

Por outro lado, a forma de N influenciou as concentrações foliares de K e Ca, provavelmente refletindo a necessidade de um equilíbrio no balanço eletroquímico celular (BRITTO e KRONZUCKER, 2002). Plantas de *O. pyramidale* fertilizadas com  $\text{NH}_4^+$  exibiram menores concentrações de K e Ca, quando comparadas com as plantas fertilizadas com  $\text{NO}_3^-$ . Esses resultados podem estar associados ao fato da absorção de  $\text{NH}_4^+$  competir com a absorção de outros cátions (SOTIROPOULOS et al., 2005; USCOLA et al., 2014). Resultados semelhantes, quanto aos maiores teores de K e Ca foram encontrados por Pereira et al. (1996).

A preferência por cátions em plantas supridas com nitrogênio na forma de  $\text{NO}_3^-$  tem sido descrita como um mecanismo nutricional, e está relacionado à necessidade de balanço de cargas na planta (HAGEMAN, 1984). A absorção de  $\text{NO}_3^-$  ocorre em mecanismo de transporte na membrana denominada simporte, com 2  $\text{H}^+$ , enquanto que a absorção de  $\text{NH}_4^+$

ocorre através de um transportador do tipo uniporte. O excesso de absorção de ânions sobre cátions leva à remoção de prótons na rizosfera e ao aumento do pH. Em contraste, um excesso de absorção de cátions é balanceado pela liberação de prótons e, conseqüentemente, leva à acidificação da rizosfera. Essa absorção diferenciada, refletindo no pH da rizosfera, influencia na disponibilidade de outros nutrientes para a planta (BARRETO et al., 2007).

Outro fator que influencia a absorção de nutrientes é o pH do meio / solução aplicada (MARSCHNER, 1995). No presente estudo, o pH da solução nutritiva sem nitrogênio foi da ordem de 5,40, enquanto houve uma acidificação do pH nas soluções nutritivas com nitrogênio, apresentando valores de 5,13, para o nitrato, e 5,23, para o amônio. Os valores observados de pH foram similares aos encontrados em outros experimentos de fertilização com nitrato e amônia para diferentes espécies (MAGALHÃES e HUBER, 1989; GARBIN e DILLENBURG, 2008).

Quanto aos teores de micronutrientes, não houve diferença na comparação entre os tratamentos. Os teores de Zn e Mn foram menores que os reportados por Marengo et al. (2003) para a mesma espécie, em plantios adultos estabelecidos em área degradada.

Concernente aos parâmetros de fluorescência da clorofila *a*, que estão associados à eficiência no transporte de elétrons na membrana dos tilacóides, não foi observada diferenças para o parâmetro  $F_v/F_m$  entre os tratamentos. Por outro lado, os índices de desempenho ( $PI_{ABS}$  e  $PI_{total}$ ) demonstraram que a deficiência de N afetou a eficiência da etapa fotoquímica. Isso foi demonstrado em outros trabalhos (NIKIFOROU e MANETAS, 2011; ZIVCAK et al., 2014), nos quais tem sido evidenciado que a deficiência de nitrogênio pode afetar a captura de fótons e o transporte de elétrons, uma vez que considerável parte do nitrogênio foliar é alocada para complexos pigmentos-protéicos e para muitas das proteínas de transporte de elétrons. Dessa forma, com o aumento do nitrogênio foliar, o conteúdo de clorofilas e a capacidade de transporte de elétrons também aumenta (EVANS, 1989).

As maiores taxas de fotossíntese nas plantas fertilizadas com nitrogênio está relacionada às funções que o nitrogênio exerce na fotossíntese. Grande proporção do N alocado para folha é investido na ribulose 1,5 bifosfato carboxilase-oxigenase (Rubisco) (EVANS, 1989). O nitrogênio também é componente necessário para outras enzimas envolvidas nas reações de assimilação de carbono da fotossíntese e no complexo antena (HAWKESFORD et al., 2012).

As plantas fertilizadas com amônio apresentaram maior fotossíntese quando comparadas com as plantas dos outros dois tratamentos, o que se explica, em parte, o maior

acúmulo de massa seca nas plantas fertilizadas com  $\text{NH}_4^+$  em comparação às plantas fertilizadas com  $\text{NO}_3^-$ . A maior fotossíntese nas plantas fertilizadas com  $\text{NH}_4^+$  pode estar associada a sua maior eficiência fotoquímica relacionada à produção de NADPH, uma vez que plantas fertilizadas com  $\text{NO}_3^-$  exibem maior custo energético para a redução do  $\text{NO}_3^-$  à  $\text{NO}_2^-$  (RAVEN, 1985), como, também, pode estar associada a uma maior condutância estomática (GUO et al., 2007). Geralmente, tem sido mostrado que plantas supridas com  $\text{NH}_4^+$  apresentam maiores condutância estomática e taxa de transpiração (RAVEN e FARQUHAR, 1990; GUO et al., 2002; GUO, 2007). Além disso, o aumento da fotossíntese pode estar relacionado à maior taxa de regeneração da Rubisco, uma vez que o amônio pode aumentar a taxa de regeneração da RuBP mais eficientemente do que o nitrato (GUO et al., 2007). Como reportado por Bloom et al. (1989), a forma de nitrogênio afeta a fotossíntese, devido a diferenças no consumo de NADPH. Com a redução do  $\text{NO}_3^-$  na folha, uma grande porção dos produtos da cadeia transportadora de elétrons pode ser usada para a assimilação de  $\text{NO}_3^-$  e  $\text{NO}_2^-$ , em detrimento à fotossíntese.

A maior taxa de fotossíntese também pode ajudar a proteger a planta contra a toxicidade do  $\text{NH}_4^+$ , uma vez que o  $\text{NH}_4^+$  deve ser incorporado em aminoácidos com maior razão N/C (GUO et al., 2012).

Quanto à eficiência no uso de nutrientes, as plantas fertilizadas com  $\text{NH}_4^+$  exibiram maiores valores de EFUCa que as fertilizadas com  $\text{NO}_3^-$  devido ao menor teor de Ca nas folhas, possivelmente resultante da necessidade de equilíbrio eletroquímico celular. Para os demais macronutrientes não houve diferença entre as plantas fertilizadas com  $\text{NH}_4^+$  e  $\text{NO}_3^-$ .

## CONCLUSÃO

O presente estudo demonstrou que plantas jovens de *O. pyramidale* responderam à fertilização nitrogenada, exibindo maior crescimento, acúmulo de biomassa e fotossíntese quando submetidas a fertilização com 7,5 mM  $\text{NH}_4^+$ . As formas de N também influenciaram nas estratégias de alocação da massa seca entre os compartimentos das plantas. Quanto aos nutrientes foliares, a forma de fertilização nitrogenada não influenciou nos teores de N foliar, contudo exerceu grande influência nos teores de cátions como K e Ca, para os quais a fertilização com  $\text{NH}_4^+$  promoveu menor absorção. Na fase juvenil, *O. pyramidale* prefere amônio ao nitrato e o menor custo energético e metabólico para assimilação dessa forma de N pode favorecer seu rápido crescimento. Pelo fato de o tratamento com  $\text{NO}_3^-$  também ter apresentado resultados similares ao tratamento com  $\text{NH}_4^+$  para algumas variáveis, outros

estudos que avaliem os efeitos das variações de concentrações de  $\text{NH}_4^+$  e  $\text{NO}_3^-$ , bem como as respostas a diferentes proporções de misturas  $\text{NH}_4^+ : \text{NO}_3^-$  são necessários para aumentar a compreensão das respostas de plantas de *O. pyramidale* a diferentes formas de N.

## Referências Bibliográficas

### Capítulo 1

- AANDERWD, Z.T.; BLEDSOE, C.S. Preferences for  $^{15}\text{N}$  ammonium, N-nitrate, and  $^{15}\text{N}$  glycine differ among dominant exotic and subordinate native grasses from a California oak Wood-land. **Environmental and Experimental Botany**, v.65, p. 205-209, 2009.
- AIDAR, M.P.M.; SCHMIDT, S.; MOSS, G.; STEWART, G.R.; JOLY, C.A. Nitrogen use strategies of Neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. **Plant, Cell and Environment**, v.26, p.389-399, 2003.
- ANDREWS, M.; RAVEN, J.A.; LEA, P.J. Do plants need nitrate? The mechanisms by which nitrogen form affects plants. **Annals of Applied Biology**, v.163, p.174-1999, 2013.
- BARBOSA, A.P.; SAMPAIO, P.T.B.; CAMPOS, M.A.; VARELA, V.P.; GONÇALVES, C.Q.B.; IIDA, S. Tecnologia alternativa para a quebra de dormência das sementes de pau de balsa (*Ochroma lagopus* Sw. Bombacaceae). **Acta Amazonica**, v.34, n.1, p. 107-110, 2004.
- BARRETO, D.C.S.; GONÇALVES, J.F.C.; SANTOS JÚNIOR, U.M.; FERNANDES, A.V.; BARIANI, A.; SAMPAIO, P.T.B. Biomass accumulation, photochemical efficiency of photosystem II, nutrient contents and nitrate reductase activity in Young rosewood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke) submitted to different  $\text{NO}_3^- : \text{NH}_4^+$  ratios. **Acta Amazonica**, v.37, n.4, p.533-542, 2007.
- BARTEHEIMER, M.; POSCHLOD, P. The response of grassland species to nitrate versus ammonium coincides with their pH optima. **Journal of Vegetation Science**, v.25, p.760-770, 2013.
- BLOOM, A.; CALDWEL, R.; FINAZZO, J.; WARNER, R.; WEISSBART, J. Oxygen and Carbon Dioxide Fluxes from Barley Shoots Depend on Nitrate Assimilation. **Plant Physiology**, v.91, p.352-356, 1989.
- BOUDSOCQ, S.; NIBOYET, A.; LATA, C.; RAYNAUD, X.; LOEWLLE, N.; MATHIEU, J.; BLOWIN, M.; ABBADIE, L.; BAROT, S. Plant Preference for Ammonium versus Nitrate: A Neglected determinant of Ecosystem Function? **The American Naturalist**, v.180, n.1, p.60-69, 2012.

- BREMMER, J.M.; MULVANEY, C.S. Nitrogen total. In: **Methods of soil Analysis**. American Society of Agronomy. Madison. 1982. 595-624 pp.
- BRITTO, D.T.; KRONZUCKER, H.J.  $\text{NH}_4^+$  toxicity in higher plants: a critical review. **Journal of Plant Physiology**, v.159, p. 567-584, 2002.
- BRITTO, D. T.; KRONZUCKER, H. Ecological significance and complexity of N-source preference in plants. **Annals of Botany**, v.112, p. 957-963, 2013.
- BUGBEE, B.G. Growth, analyses and yield components. In: Salisbury, F.B. (Ed). **Units, Symbols and Terminology for plant physiology**, Oxford University Press, 1996. p.115-119.
- CARVALHO, P.G.; AIDAR, M.P.M.; ZAIDAN, L.B.P.; CARVALHO, M.A.A. Aspectos do crescimento e atividade da redutase do nitrato em plantas de *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby submetidas a diferentes fontes de nitrogênio. **Hoehnea**, v.33, n.1, p. 89-97, 2006.
- CRUZ, C.; BIO, A.F.M.; DOMINGUES-VALDIVIA, M.D. How does glutamine synthetase activity determine plant tolerance to ammonium? **Planta**, v.223, p.1068-1080, 2006.
- DAVANSO, V.M.; SOUZA, L.A.; MEDRI, M.E.; PIMENTA, J.A.; BIANCHINI, E. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanedae* Lor. Ex. Griseb (Bignoniaceae) in flooded soil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.45, n.3, p. 375-384, 2002.
- EVANS, J.R. Photosynthesis and nitrogen relationship in leaves of C3 plants. **Oecologia**, v.78, p. 9-19, 1989.
- EVANS, J.R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of SLA and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant Cell & Environmental**, v.24, p.755-768. 2001.
- FRANK, D. A.; P. M. GROFFMAN. Plant rhizospheric N processes: what we don't know and why we should care. **Ecology**, v.90, p.1512-1519, 2009.
- GALLOWAY, J.N.; DENTENER, F.J.; CAPONE, D.G.; BOYER, E.W.; HOWARTH, R.W.; SEITZINGER, S.P.; ASNER, G.P et al.. Nitrogen cycles: past, present and future. **Biogeochemistry**, v.70, p.153-226, 2004.
- GARBIN, M.L.; DILLENBURG, L.R. Effects of different nitrogen sources on growth, chlorophyll concentration, nitrate reductase activity and carbon and nitrogen distribution in *Araucaria angustifolia*. **Brazilian Society of Plant Physiology**, v.20, n.4, p.295-303, 2008.
- GIVAN, C.V. Metabolic detoxification of ammonia in tissues of higher plants. **Phytochemistry**, v.18, p.375-382, 1979.

- GONÇALVES, J.F.C.; SANTOS JUNIOR, U.M. Utilization of the chlorophyll a fluorescence technique as a tool for selecting tolerant species to environments of high irradiância. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.17, n.3, p.307-313, 2005
- GUIMARÃES, M.M.C.; CAIRO, P.A.R.; NEVES, O.S.C. Crescimento de *Eucalyptus urophylla* em meio hidropônico com diferentes proporções de Nitrato e Amônio. **Floresta e Ambiente**, v.21, n.1, p.52-61, 2014
- GUO, S. VRUCK, H.; SATTELMACHER, B. Effects of supplied nitrogen form on growth and water uptake of French bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants. **Plant and Soil**, v.239, p. 267-275, 2002.
- GUO, S.; ZHOU, Y.; SHEN, Q.; ZHANG, F. Effect of Ammonium and Nitrate on some Physiological Process in Higher Plants-Growth, Photosynthesis, Photorespiration, and water relations. **Plant Biology**, v.9, p.21-29, 2007.
- GUO, X.R.; ZU, Y.G.; TANG, Z. H. Physiological responses of *Catharanthus roseus* to different nitrogen forms. **Acta Physiologiae Plantarum**, v.34, p.589-598, 2012.
- HAGEMAN, R.H. Ammonium versus nitrate nutrition of higher plants. In: Hauck,R. **Nitrogen in crop production**. Madison: American Society of Agronomy, 1984. 67-86p.
- HELALI, S. MRAH.; NEBLI, H.; KADDOUR, R.; MAHMOUDI, H.; LACHAAL, M.; OUERGHI, Z. Influence of nitrate-ammonium ratio on growth and nutrition of *Arabidopsis thaliana*. **Plant soil**, v.336, p. 65-74, 2010.
- HAWKESFORD, M.; HORST, W.; KICHEY, T.; LAMBERS, H.; SCHJOERRING, J.; MOLLER, T.S.; WHITE, P. **Functions of Macronutrients**. In: Marschner, P. Marschner`Mineral Nutrition of Higher Plants. 3 ed. 2012.
- HOAGLAND, D.R, ARNON, D.I. The water culture method for growing plants without soil. University of California. Agricultural Soil. University of California. **Agricultural Experiment Station**, Bekerley, 1938 (Circular 347). 1950.
- HOLLAND, E.A.; DENTENER, F.J.; BRASWELL, B.H.; SULZMAN, J.M. Contemporary and pre industrial global reactive nitrogen budgets. **Biochemistry**, v.46, p. 7-43, 1999.
- HOULTON, B.Z.; SIGMAN, D.M.; SCWER, E.A.G.; HEDIN, L.O. A climate driven switch in plant nitrogen acquisition within tropical forest communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.104, n.21,p.8902-8906, 2007.
- IQBAL, R.M.; RAO, A.R.; RAASUL, E.; WAHIND, A. Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model. In: Pessarakli, M (Ed). **Handbook of photosynthesis**. Marcel Dekker Inc. New York. 1997.803-810p

- KLOTZ, M.G.; STEIN, L.Y. Nitrifier genomics and evolution of the nitrogen cycle. *FEMS Microbiology Letters*, v. 278, p. 146-56, 2008.
- KOYAMA, L.; TOKUCHI, N. Effects of NO<sub>3</sub><sup>-</sup> availability on NO<sub>3</sub><sup>-</sup> use in seedlings of three woody shrub species. *Tree Physiology*, v.23, p. 281-288, 2003.
- LEMOS, G.G.; LELU FILHO, N.; OLIVEIRA, L.E.M.; PURCINO, A.A.C. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, v.11, n. 2, p.113-118, 1999.
- MAGALHÃES, J.R.; HUBER, D.M. Ammonium assimilation in different plant species as affected by nitrogen form and pH control in solution culture. *Fertilizer Research*, v. 21, p. 1-6, 1989.
- MALAGOLI, M.; CANAL, A.D.; QUAGGIOTTI, S.; PEGORARO, P.; BOTTACIN, A. Differences in nitrate and ammonium uptake between Scots pine and European larch. *Plant and Soil*, v. 221, p. 1-3, 2000.
- MARSCHNER, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. London: Academic Press.
- MARENCO, R.A.; VIEIRA, G.; GONÇALVES, J.F.C. Leaf micronutrient concentrations and potencial photosynthesis in *Ochroma pyramidale* established in a degraded Land. *Acta Amazonica*, v. 33, n.1, p.23-31, 2003.
- MARTÍNEZ-ANDÚJAR, C.; GHANEM, M.E.; ALBACETE, A.; PÉREZ-ALFOCEA, F. Response to nitrate/ammonium nutrition of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants overexpressing a prokaryotic NH<sub>4</sub><sup>+</sup> dependent asparagine synthetase. *Journal of Plant Physiology*, v.170, p. 676-687, 2013.
- MARQUES, L.S.; PAIVA, H.N.; NEVES, J.C.L.; GOMES, J.M.; SOUZA, P.H. Crescimento de mudas de Jacaré (*Piptadenia gonoacantha* J.F. Marobr.) em diferentes tipos de solos e fontes de nitrogênio. *Revista Árvore*, v.33, n.1, p. 81-92, 2009.
- MIDGLEY, S.; BLYTH, M.; HOWCROFT, N.; MIDGLEY, D.; BROWN, A. **Balsa: biology, production and economics in Papua New guinea**. Camberra, 2010. 98 p.
- MIYAZAWA, M.; PAVAN, M. A.; MURAOKA, T.; CARMO, C. A. F. S.; MELO, W. J.. Análise química de tecidos vegetais. In: Silva, F. C. (Ed.). **Manual de Análise Química de Solos, Plantas e Fertilizantes**. EMBRAPA, Brasília, 1999. 172-223p.
- NIKIFOROU, C.; MANETAS, Y. Inherent nitrogen deficiency in *Pistacia lentiscus* preferentially affects photosystem I: a seasonal field study. *Functional Plant Biology*, v.38, p.848-855, 2011.
- NORISADA, M.; KOJIMA, K. Nitrogen form preference of six dipterocarp species. *Forest ecology and Management*, v. 216, p. 175-186, 2005.



- PAUNGFOO-LONHIENNE, C.; VISSER, J.; LONHIENNE, T.G.A.; SCHMIDT, S. Past present and future of organic nutrients. **Plant and soil**, v.359, p.1-18, 2012.
- PEREIRA SILVA, E.F.L.; HARDT, E.; FERNANDES, A.O. The soil-plant relationship of nitrogen use in three tropical tree species. **Web Ecology**, v. 12, p. 57-64, 2012.
- PEREIRA, E.G.; SIQUEIRA, J.O.; VALE, F.R.; MOREIRA, F.M.S. Influência do nitrogênio mineral no crescimento e colonização micorrízica de mudas de árvores. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.31, n.9, p.653-662, 1996.
- POORTER, H.; NICLAS, K.J.; REICH, P.B.; OLEKSYN, J.; POOT, P.; MOMMER, L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, v.193, p. 30-50, 2012.
- RAVEN, J.A. Regulation of pH and generation of osmolarity in vascular plants: a cost benefit analysis in relation to efficiency of use of energy, nitrogen and water. **New Phytologist**, v.101, p. 25-77, 1985.
- RAVEN, J.A.; FARQUHAR, G.D. The influence of N metabolism and organic acid synthesis on the natural abundance of isotopes of carbon in plants. **New Phytologist**, v.116, p. 505-529, 1990.
- REICH, P.B.; ELLSWROTH, D.S.; NHL, C. Leaf carbon under nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotropical Amazonia in forest. **Functional Ecology**, v.9, p. 65-76, 1995.
- RUSSO, S.E.; KOCHSIEK, A.; OLDNEY, J.; THOMPSON, L.; MILLER, A.E.; TAN, S. Nitrogen uptake strategies of edaphically specialized Bornean tree species. **Plant Ecology**, v.214, p. 1405-1416, 2013.
- SANTOS JUNIOR, U. M.; GONÇALVES, J. F. C.; FELDPAUSCH, T. R. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in Central Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 226, p. 299-309, 2006.
- SANTOS JUNIOR, U.M.; GONÇALVES, J.F.C.; FEARNSIDE, P.M. Measuring the impact of flooding on Amazonian trees: photosynthetic response models for ten species flooded by hydroelectric dams. **Trees**, v.27, p.193-210, 2013.
- SHAN, A.Y.K.V.; OLIVEIRA, L.E.M.O.; BONOME, L.T.S.; MESQUITA, A.C. Assimilação metabólica de nitrogênio em plântulas de seringueira cultivadas com nitrato ou amônio. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.47, n.6, p.754-762, 2012.
- SILVA, F.C. Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes. Brasília, EMBRAPA, 2003. 627p.

- SOUZA, C.S.C.R.; SILVA, C.E.M.; JUSTINO, G.C.; VERA, S.A.A.; GONÇALVES, J.F.C. Características fotossintéticas de plantas jovens de *Inga edulis* submetidas a diferentes fontes de nitrogênio. **Revista Eletrônica Ambiente Gestão & Desenvolvimento**, v.4, n.1,p.15-27, 2012.
- SOTIROPOULOS, T.E.; MOUHTHARIDOU, G.N.; TOMIDIS, T.; TSIRAKOGLU, K.N.; DIMASSI, K.N.; THERIOUS, I.N. Effects of different N sources on growth , nutritional status, chlorophyll content, and photosynthetic parameters of shoots of the apple root stock.**Biologia Plantarum**, v.49, n.2, p. 297- 299, 2005.
- STEWART, G. R.; PEARSON, J.; KERSHAW, J.L.; CLOUGH, E.C.M. Biochemical aspects of inorganic nitrogen assimilation by wood plants. **Annual Science Forest**, v. 46, p. 648-653, 1989.
- STEWART, G.R.; HEGARTY, E.E.; SPECHT, R.L. Inorganic nitrogen assimilation in plants of Australian rainforest communities. **Physiologia Plantarum**, v.74, p. 26-33, 1988.
- STEWART, G.R. The comparative ecology of plant nitrogen metabolism. In: Pooler, J.R.; Lawlor, D.W. **Plant growth interactions with nutrition and environment**, Cambridge University press, 1991.91-97p.
- STRASSER, R.J., SRIVASTAVA, A., GOVINDJEE. Polynphasie chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. **Photochemistry and Photobiology**, v.61, p. 32-42, 1995.
- STRASSER, R.J.; SREVASTAVA, A.; TSIMILLI-MICHAEL, M. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou,G.C, Govindjee (Eds), **Photosynthesis and Respiration**, 19. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 2004.321-362p
- STRASSER, R.J.; TSIMILLI-MICHAEL, M. QIANG,S.; GOLTSEV, V. Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820 nm refluction changes during and after rehydration of the resurrection plant *Harbelea rhodopensis*. **Biochimica et Biophysya Acta**, v.1797, p. 1313-1326, 2010.
- USCOLA, M.; OLIET, J.A.; SALVADOR, P.V.; PINÉS, E.D.; JACOBS, D.F. Nitrogen form and concentration interact to affect the Mediterranean forest trees. **European Journal of Forest Research**, v.133, p. 235-246, 2014.
- VIEGAS, R.A.; SILVEIRA, J.A.G. Activation of nitrate reductase of cashew leaf by exogenous nitrite. **Tree Physiology**, v.14, n.1,p. 39-44, 2002.
- VITTI, G.C., FERREIRA, A.C. **Síntese de análises químicas em tecido vegetal**. ESALQ- Departamento de Ciência do Solo. 1997.

- VON WIREN, N.; MERRICK, M. Regulation and function of ammonium carriers in bacteria, fungi and plants. **Topics in Current Genetics**, v.9,p.95-120, 2004.
- WARD, M.H.; RUSIECKI, J.A.; Lynch, C.F.; Cantor, K.P. Nitrate in public water supplies and the risk of renal cell carcinoma. **Cancer Causes Control**, v.18, p.1141-1151, 2007.
- WALECKA-HUTCHISON,C.M.; WALWORTH, J.L. Evaluating the effects of gross nitrogen mineralization, in mobilization, and nitrification on nitrogen fertilizer availability in soil experimentally contaminated with diesel. **Biodegradation**, v.18, n.2.p.133-144, 2007.
- YAO, B.; JING,C.; ZHAO, C.;RENGEL, Z. Influence of ammonium and nitrate supply on growth, nitrate reductase activity and N-use efficiency in a natural hybrid pine and its parents.**Journal of Plant Ecology**, v.4, n.4,p. 275-282, 2011.
- ZIVICAK, M.; OLSOVSKA, K.; SLAMKA, P.; GALAMBOSOVA, V.; RATAJ, V. Application of chlorophyll fluorescence performance indices to assess the wheat photosynthetic functions influenced by nitrogen deficiency. **Plant Soil Environment**, v.60, n.5,p. 210-215, 2014.

**Capítulo 2. Biomassa, trocas gasosas e aspectos nutricionais de plantas jovens de pau de balsa (*Ochroma pyramidale* (Cav. Ex Lamb.) Urb.) submetidas à fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância**

Biomass, gas exchange and nutritional aspects of young plants of Balsa Wood (*Ochroma pyramidale* (Cav. Ex Lamb.) Urb.) subjected to phosphorus fertilization in contrasting irradiance environments

H.F. CUNHA, J.F.C. GONÇALVES

---

<sup>1</sup>Capítulo escrito conforme normas da revista Scientia Forestalis

<sup>2</sup>Mestranda do Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Av. André Araújo, 2936, CEP 69060-001, Manaus (AM).hfcunha.florestal@gmail.com.

<sup>3</sup> Dr. Pesquisador Titular do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Av. André Araújo, 2936, CEP 69060 -001, Manaus (AM). Bolsista do CNPq. [jfc@inpa.gov.br](mailto:jfc@inpa.gov.br)

**Biomassa, trocas gasosas e estado nutricional de plantas jovens de pau de balsa (*Ochroma pyramidale* (Cav. Ex Lamb.) Urb.) submetidas à fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.**

**Resumo** A intensidade de irradiância e o fornecimento de nutrientes afetam a assimilação de carbono e, por conseguinte, o ganho e a partição de biomassa. Nesse sentido, este trabalho investigou os efeitos da fertilização fosfatada sobre plantas jovens de *O. pyramidale* submetidas a diferentes ambientes de luz. O experimento foi conduzido no Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia em regime de casa de vegetação e com duração de 160 dias. As plantas foram sujeitas a dois níveis de fertilização fosfatada e a dois níveis de irradiância. O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado em esquema fatorial de 2x2, com 10 repetições (n=40). O maior crescimento em altura e em diâmetro foi observado nas plantas fertilizadas com fósforo e submetidas à alta irradiância. Quanto à alocação de massa seca, plantas sob alta irradiância investiram mais em fração de massa radicular e as plantas sob baixa irradiância em fração de massa foliar. Para os teores foliares de P, as plantas fertilizadas com P exibiram valores 137 e 54% superiores às plantas não fertilizadas, sob alta e baixa irradiância, respectivamente. A ausência de P na fertilização promoveu intensa redução na eficiência de transporte de elétrons, o que foi deduzido pelos valores de  $F_v/F_m$ ,  $PI_{ABS}$  e  $PI_{total}$ . As taxas de fotossíntese foram maiores nas plantas fertilizadas com fósforo e submetidas à alta irradiância. As plantas fertilizadas com P exibiram maior eficiência fotossintética no uso do N, Ca, Mg e micronutrientes. A maior produção de biomassa e as maiores taxas fotossintéticas nas plantas fertilizadas com fósforo e mantidas sob nível de irradiância elevado sugerem que *O. pyramidale* possui mecanismos funcionais que permitem exibir melhor desempenho de crescimento em áreas abertas, típicas de plantios florestais e em ambientes em processo de recuperação desde que as plantas jovens sejam fertilizadas durante o estabelecimento.

**Palavras chave:** crescimento, fotossíntese, luz, fósforo, pau de balsa

**Abstract**

The irradiation and the nutrient supply affect the photosynthetic carbon fixation and change the gain and biomass compartmentalization. In this sense, this work investigated the effects of P fertilization on young plants of *Ochroma pyramidale* under different light environments. The experiment was conducted at the Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry of the National Institute for Amazonian Research under greenhouse along 160 days. The plants were subjected two levels of P fertilization and two levels of irradiance. The experimental design was a completely randomized in factorial arrangement 2x2 with 10 repetitions. The greatest growth in height and diameter was observed in plants fertilized with phosphorus and subjected to high irradiance. Concerning the allocation of dry mass, plants under high irradiance invested more in root mass ratio and plants in low irradiance in leaf mass ratio. For foliar P concentration, the plants fertilized with P exhibited values 137 and 54% higher than the plants not fertilized with P, under high and low irradiance, respectively. The absence of P fertilization promoted intense reduction in the efficiency of electron transport, as demonstrated by the values of photochemical efficiency of photosystem II, performance index and total performance index. Photosynthesis rates were higher in plants fertilized with phosphorus and subjected to high irradiance. The plants fertilized with P exhibited higher photosynthetic efficiency in the use of N, Ca, Mg and micronutrients. The higher biomass production and higher photosynthetic rates in plants fertilized with phosphorus and with higher irradiance suggest that *O. pyramidale* have appropriate functional mechanisms to show better growth performance in open areas, typical of forest plantations and environmental in recovery process, since the young plants are previously fertilized during planting.

**Abstract:** growth, photosynthesis, light, phosphorus, balsa wood

## Introdução

Na Amazônia, os plantios florestais podem desempenhar papel importante na recuperação e/ou restauração de áreas alteradas/degradadas (SANTOS JUNIOR *et al.* 2006; FERREIRA *et al.* 2012; SALOMÃO *et al.* 2013; JAQUETTI *et al.* 2014). No entanto, pouca ênfase tem sido dada aos estudos ecofisiológicos que possam auxiliar na seleção de espécies arbóreas nativas a serem utilizadas com sucesso nesses projetos como também a condução desses plantios no campo (CRAVEN *et al.* 2011; GONÇALVES *et al.* 2012; AZEVEDO, 2014).

O sucesso na utilização de espécies florestais nativas em plantios florestais exige informações sobre a silvicultura das espécies nos diversos campos do conhecimento, e os requerimentos nutricionais tornam-se aspectos relevantes quando se trata de solos Amazônicos, devido as suas reconhecidas limitações de fertilidade (CRUZ *et al.* 2012; FONTES *et al.* 2013). Em condições de campo, irradiâncias elevadas podem comprometer processos fundamentais das plantas, havendo necessidade de se determinar o grau de exigências por luz para diferentes espécies (AZEVEDO, 2014). Assim, verifica-se que informações sobre as respostas ecofisiológicas de espécies arbóreas nativas aos fatores primários como luz e nutrientes, quase sempre constitui em problema para o planejamento e execução de plantios florestais em áreas tropicais (GYIMAH e NAKAO, 2007).

Nos solos amazônicos, caracterizados pela acidez elevada e baixa fertilidade, o crescimento vegetal pode ser comprometido pela limitação na disponibilidade de nutrientes (MENDONÇA SANTOS *et al.* 2006). Dentre os nutrientes necessários ao desenvolvimento das plantas, o P é o que requer maior atenção, devido ao baixo teor nos solos das regiões tropicais (QUESADA *et al.* 2012).

No estado do Amazonas, resultados de análise de solo, evidenciaram que mais de 80% dos solos dos municípios avaliados apresentam concentração de fósforo disponível em concentrações baixas e/ou muito baixas ( $< 5 \text{ mg dm}^{-3}$ ) (MOREIRA *et al.* 2005). Além disso, mais de 80% do P aplicado para melhorar a produtividade das culturas torna-se indisponível para as plantas, devido a sua adsorção às partículas do solo, precipitação ou transformação em P orgânico (MOREIRA *et al.* 2006; SHEN *et al.* 2011).

Dentre os nutrientes, o fósforo limita a produtividade das plantas em diferentes condições de sítios, naturais ou plantadas (LAMBERS *et al.*, 2008; PLASSARD e DELL, 2010). As plantas deficientes em fósforo apresentam crescimento reduzido, principalmente por restringir o desenvolvimento da área foliar e o número de folhas e, secundariamente, devido às baixas taxas fotossintéticas (THOMAS *et al.* 2006; REICH *et al.* 2009; BALOTA *et al.* 2011; SINGH *et al.* 2013).

A disponibilidade reduzida de fósforo pode afetar diretamente a fotossíntese devido à deficiência de trioses fosfato, usadas na regeneração da ribulose 1,5 bisfosfato (RuBP), e pela redução no consumo e na produção de ATP e NADPH (REICH *et al.* 2009; DOMINGUES *et al.* 2010). Por outro lado, plantas com adequado conteúdo de fósforo foliar, apresentam incremento na assimilação de CO<sub>2</sub>, na eficiência de carboxilação e na atividade fotoquímica, com maior eficiência no fotossistema II e maior transporte aparente de elétrons (DOMINGUES *et al.* 2010; WARREN, 2011).

Além da nutrição, outro fator que interfere no crescimento e nas trocas gasosas é o ambiente lumínico, podendo, inclusive, dependendo da intensidade de irradiância, causar modificações no particionamento de biomassa (GYMAH e NAKAO, 2007; LIMA *et al.* 2008). A luz não somente fornece a energia luminosa para assimilação do carbono, mas, também, é importante fator na regulação do metabolismo do carbono, particularmente na ativação de enzimas chaves envolvidas no ciclo de Calvin-Benson (SCHURMANN, 2003; LEE, 2013).

Como a deficiência de fósforo e a alta irradiância podem co-existir em ambientes naturais, afetando negativamente o crescimento das plantas, faz-se necessário avaliar as respostas da espécie em estudo envolvendo a interação entre esses dois fatores.

Espécies arbóreas de crescimento rápido têm sido utilizadas para minimizar os danos causados por fatores extremos que ocorrem em muitos plantios florestais, especialmente, quando a motivação é a recuperação de áreas alteradas e/ou degradadas. Dentre essas espécies, destaca-se *Ochroma pyramidale*, uma árvore pioneira de crescimento rápido (COSTA *et al.* 2012) e tolerante à luminosidade direta (MARENCO *et al.* 2001). A espécie pertence à família Malvaceae e tem sido amplamente utilizada para uma ampla variedade de fins comerciais como, por exemplo, para a construção naval (barcos, jangadas), aérea e civil (isolantes térmicos e acústicos) (MIDGLEY *et al.* 2010).

Portanto, tendo em vista a necessidade de obtenção de informações sobre as respostas ecofisiológicas de espécies arbóreas nativas da Amazônia a fatores primários, como nutrientes e irradiância, e visando à compreensão de características funcionais, este trabalho investigou os efeitos da fertilização fosfatada sobre plantas jovens de *O. pyramidale* submetidas a diferentes ambientes de luz. Para tanto, buscou-se responder as seguintes perguntas: (i) quais são os efeitos da fertilização fosfatada no crescimento, acúmulo e alocação de massa seca e, nos processos fotossintéticos? (ii) Quais são os efeitos da interação entre a fertilização e a disponibilidade de luz sobre o crescimento e fisiologia das plantas?



As informações obtidas neste estudo podem ser úteis para aumentar o conhecimento silvicultural e melhorar as técnicas de plantios de *O. pyramidale*, uma vez que, a partir do conhecimento das exigências da espécie, é possível otimizar as condições de plantio.

## 2 Material e Métodos

### *Área de estudo e condução do experimento*

O experimento foi conduzido no Laboratório de Fisiologia e Bioquímica vegetal (LFBV), localizado no Campus III (V-8) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI-INPA), em regime de casa de vegetação. Este trabalho foi realizado entre os meses de outubro de 2013 a março de 2014, totalizando 160 dias de experimentação. As sementes de *Ochroma pyramidale* (Cav.) Urb. utilizadas no experimento foram coletadas em outubro de 2012 na região de Brasília e Xapuri/ AC. A quebra da dormência das sementes foi realizada pelo método da imersão das sementes em água quente a 80°C até esfriar, por um período aproximado de 20 minutos (BARBOSA *et al.*, 2004). Em seguida, as sementes foram colocadas em gerbox plástico contendo papel toalha embebido com água e submetidas a condições controladas em câmara de germinação, programada para temperatura de 30°C e fotoperíodo de 12 h. Após a germinação, com as radículas atingindo cerca de 4 cm, as plântulas foram transferidas para bandejas plásticas contendo vermiculita, onde permaneceram até serem repicadas para sacos de 5 L, também contendo vermiculita. Essa transferência ocorreu quando as plantas atingiram cerca de 4-5 cm de altura e apresentavam, em média, dois folíolos por plântula.

Para a instalação do experimento, 40 plântulas foram selecionadas de acordo com a uniformidade de altura, número de folhas e bom estado fitossanitário e, então, distribuídas em 4 tratamentos, com 10 repetições. As plantas submetidas à baixa irradiância cresceram sob sombreamento de 13 a 15  $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$  e as demais cresceram em ambiente de alta irradiância com cerca de 1200  $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (valores registrados no período de maior luminosidade).

Em seguida, iniciou-se a aplicação de solução nutritiva, duas vezes por semana. Nos primeiros dois meses, foram realizadas aplicações de solução nutritiva a 1/5 da concentração normal, com 100 mL de solução para cada planta. A partir desse período, foi utilizada força de campo de 1/3 e solução completa.

A solução nutritiva utilizada foi a solução de Hoagland e Arnon (1950) modificada, como descrito a seguir:

**Solução +  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ :**  $\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$  (2mM);  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  (1 mM);  $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$  (2mM);  $\text{K}_2\text{SO}_4$  (1mM);  $\text{H}_3\text{BO}_3$  (0,46 mM);  $\text{MnCl}_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$  (9,1mM);  $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  (7,65 mM);  $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$  (3,2 mM);  $\text{H}_2\text{MoO}_4$  (0,56 mM). O P foi fornecido como fosfato de potássio monobásico (1mM).

**Solução -  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ :**  $\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$  (2mM);  $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$  (2mM);  $\text{K}_2\text{SO}_4$  (2mM);  $\text{H}_3\text{BO}_3$  (0,46 mM);  $\text{MnCl}_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$  (9,1mM);  $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  (7,65 mM);  $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$  (3,2 mM);  $\text{H}_2\text{MoO}_4$  (0,56 mM).

### ***Análise de Crescimento e acúmulo e alocação de biomassa***

As medidas biométricas de altura e diâmetro do coleto foram realizadas a cada 21 dias ao longo de todo o período experimental, durante 160 dias, totalizando nove medições. A mensuração da altura total das plantas (considerada até a gema apical) foi feita com régua graduada em centímetros, e o diâmetro à altura do coleto, medido na base da planta rente ao solo, utilizando-se paquímetro digital (Mitutoyo – CD-8” CX-B).

De posse dos dados de altura, diâmetro e número de folhas, foram calculadas as taxas de crescimento absoluto (TCA) e relativo (TCR) em altura e diâmetro, de acordo com metodologias descritas por [Bugbee 1996](#) e [Davanso et al. 2002](#).

A área foliar (AF) foi determinada por meio de imagens digitalizadas em scanner de mesa, na resolução de 200 dpi, arquivadas como imagem monocromática tipo bitmap e processadas no software Image J ([WIKI et al. 2007](#)). A área foliar específica (AFE) foi calculada a partir da razão entre a área foliar e a massa foliar de discos foliares de área conhecida (0,283 cm<sup>2</sup>) secos em estufa a 65°C, sendo utilizados 5 discos por planta. ([RADFORD, 1967](#); [EVANS e POORTER, 2001](#); [POORTER et al. 2012](#)).

Ao final do experimento, as plantas foram subdivididas em folhas, caule e raiz, e acondicionadas em sacos de papel para secagem em estufa a 65°C até a obtenção de massa constante. A partir do material seco foram obtidas: massa seca foliar (MSF), massa seca caulinar (MSC), massa seca de raízes (MSR) e massa seca total (MST). Também foram calculadas as razões raiz/parte aérea (raiz/PA), fração de massa foliar (FMF =  $\text{MSF} \cdot \text{MST}^{-1}$ ), fração de massa caulinar (FMC =  $\text{MSC} \cdot \text{MST}^{-1}$ ) e fração de massa radicular (FMR =  $\text{MSR} \cdot \text{MST}^{-1}$ ).

### ***Teores de nutrientes foliares***

Os teores de macro e micronutrientes foliares foram determinados a partir de folhas saudáveis, maduras e completamente expandidas. As amostras foram secas em estufa a 65°C até obtenção de massa constante. Posteriormente, as folhas foram moídas para obtenção de material finamente pulverizado. A determinação dos teores de nitrogênio foi realizada em amostras contendo 0,1 g de matéria seca submetidas à pré-digestão e, posteriormente, à digestão em duplo ácido ( $H_2O_2 + H_2SO_4$ ), utilizando-se como catalisadores o sulfato de lítio e o selênio, a temperatura gradativa até 350°C (MIYAZAWA *et al.* 1999). O nitrogênio total foi determinado de acordo com a metodologia de Kjeldahl, a partir de uma alíquota de 25 mL do extrato puro. Os teores de fósforo foram determinados em amostras contendo 0,5 g de matéria seca submetidas à digestão nitro-perclórica, com temperatura ajustada de 50 em 50°C até 210°C, em intervalos de 30 minutos. Em seguida, foram determinados por espectrofotometria a 725 nm conforme Vitti e Ferreira (1997). No mesmo extrato submetido à digestão nitro-perclórico foram retiradas alíquotas e os teores dos demais nutrientes (Ca, Mg, K, Fe, Zn e Mn) determinados por espectrometria de absorção atômica (Perkin Elmer 1100B, Uberlingen, Alemanha).

### ***Fluorescência da clorofila a***

As análises de fluorescência da clorofila *a* foram realizadas em folhas selecionadas seguindo os mesmos critérios para as medições anteriores. Para tanto, utilizou-se fluorômetro portátil (PEA, MK2 – 9600 – Hansatech, Norfolk, UK) e as análises foram realizadas entre 06:00 e 8:00 h. As folhas foram submetidas a um pulso de luz saturante de intensidade de  $3000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e comprimento de onda de 650 nm por 1 segundo (GONÇALVES *et al.*, 2001). Assim, as respostas relacionadas aos transientes de emissão da fluorescência da clorofila *a* foram obtidas a partir de software específico (Handy PEA software – v 1,30). Os parâmetros provenientes da curva OJIP foram calculados a partir dos valores de fluorescência  $F_{50\mu\text{s}}$  (considerado  $F_0$  nesse estudo),  $F_{100\mu\text{s}}$ ,  $F_{300\mu\text{s}}$ ,  $F_{2\text{ms}}$ ,  $F_{30\text{ms}}$  e  $F_M$ , de acordo com as equações do teste JIP (STRASSER *et al.* 2004; STRASSER *et al.* 2010). Neste estudo foram calculados apenas os parâmetros  $F_v/F_m$ ,  $PI_{\text{ABS}}$  e  $PI_{\text{TOT}}$ .

### ***Determinação das trocas gasosas foliares***

As medições das trocas gasosas foram realizadas em folhas maduras, completamente expandidas e em bom estado fitossanitário no período entre 08:00 e 12:00 h. As taxas de fotossíntese líquida ( $P_N$ ), condutância estomática (gs), transpiração (E) e respiração no escuro

(Rd) foram medidas com analisador de gás a infravermelho (IRGA) portátil, de sistema aberto, modelo LI 6400 (Li-Cor, USA) equipado com fonte de luz artificial 6400-02B Red Blue. O IRGA foi ajustado para trabalhar com fluxo de  $400 \mu\text{mol s}^{-1}$ , temperatura da folha de  $31^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$  e concentrações de  $\text{CO}_2$  e  $\text{H}_2\text{O}$  dentro da câmara de medição em torno de  $400 \pm 1 \mu\text{mol mol}^{-1}$  e  $21 \pm 1 \text{mmol mol}^{-1}$ , respectivamente (SANTOS JUNIOR *et al.* 2013).

Após 5 meses de experimentação, foram realizadas curvas de resposta fotossintética à irradiância ( $P_N$ -I) com o objetivo de se estimar as variáveis  $P_{N\text{max}}$  e rendimento quântico aparente ( $\alpha$ ). Para essas medições, as folhas foram inicialmente submetidas à irradiância de  $1000 \mu\text{mol (quanta) m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante um período de 3 a 5 minutos para aclimação da folha às condições da câmara de medição. As curvas  $P_N$ -I foram processadas considerando uma densidade de fluxo de fótons (PPFD) entre 0 e  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (0, 25, 50, 75, 100, 250, 500, 750, 1000, 1500, 2000) em escala decrescente de medição. O modelo exponencial foi usado para ajustar à curva de resposta fotossintética a intensidade luminosa para cada planta (IQBAL *et al.* 1997; SANTOS JUNIOR *et al.* 2013):

$$P_N = (P_{N\text{max}} + \text{Rd}) \{1 - \exp[-\alpha I / (P_{N\text{max}} + \text{Rd})]\} - \text{Rd}$$

em que I é a irradiância ( $\sim$ PPFD);  $P_N$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) é a fotossíntese líquida;  $P_{N\text{max}}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) é a fotossíntese líquida máxima sob condições de luz saturante; Rd ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) é a respiração no escuro, correspondente ao valor de  $P_N$  quando  $I = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; e  $\alpha$  é o rendimento quântico aparente da fotossíntese ( $\text{mol (CO}_2\text{) mol (quanta)}^{-1}$ ).

As curvas de fotossíntese foram ajustadas usando o algoritmo de Levenberg-Marquardt com base na rotina do programa Statistica, versão Windows 6.0 (StatSoft Inc., 2003 East 14th Street, Tulsa, OK, USA).

### ***Eficiência fotossintética no uso de nutrientes***

A eficiência fotossintética no uso de nutrientes [EFU(nutriente)] foi calculada por meio da razão entre as taxas de fotossíntese máxima ( $P_{N\text{max}}$ ) estimada e os teores de nutrientes foliares para cada planta (SANTOS JUNIOR *et al.* 2006).

### ***Delineamento experimental e análise estatística***

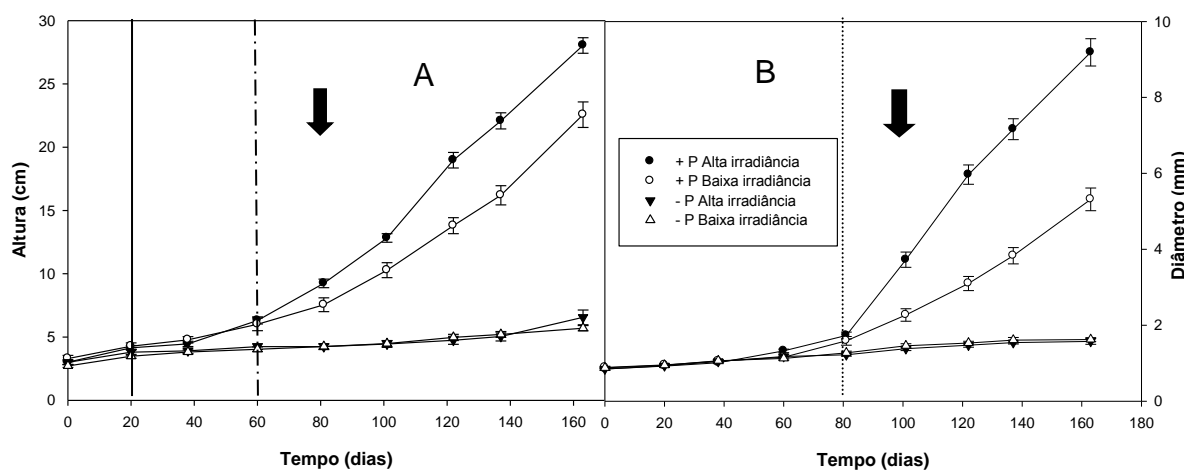
O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado (DIC), em esquema fatorial  $2 \times 2$ , com dez repetições ( $n=40$ ). Os fatores foram: (i) 2 níveis de irradiância (alta irradiância e baixa irradiância) e (ii) 2 níveis de fósforo (0 e 1mM). Os dados foram submetidos aos testes Kolmogorov-Smirnov e Levene para verificação da normalidade e

homogeneidade de variâncias, respectivamente. Em seguida, foram submetidos à análises de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Duncan ( $p < 0,05$ ). Quando não atendidas às premissas da anova, procedeu-se o teste não paramétrico Kruskal Wallis. Todas as análises foram processadas utilizando-se o software Statistica versão 7.0 (StatSoft Inc., 2004).

### 3 RESULTADOS

#### *Crescimento e acúmulo de Biomassa*

O maior crescimento em altura e diâmetro foi observado nas plantas fertilizadas com fósforo e submetidas à alta irradiância quando comparado com os demais tratamentos (Figura 1 A-B). As plantas fertilizadas com P começaram a exibir diferenças das plantas sem P a partir de 20 e 60 dias de experimento, nos tratamentos submetidos à baixa e alta irradiância, respectivamente (Figura 1A). No que se refere às diferenças em diâmetro, para essas combinações, elas ocorreram simultaneamente, aos 80 dias de experimento (Figura 1B). As diferenças de crescimento em altura e diâmetro entre plantas fertilizadas e mantidas sob alta irradiância com plantas fertilizadas com P e submetidas à baixa irradiância foram observadas aos 81 e 101 dias de experimento, respectivamente (Figura 1A-B, indicadas com setas). Ao final do experimento, plantas fertilizadas com P e submetidas à alta irradiância exibiram valores de altura (24%) e diâmetro (73%) maiores que as plantas com P, mas mantidas sob baixa irradiância (Figura 1A-B). As diferenças foram mais marcantes entre os tratamentos com fósforo, nos quais as plantas fertilizadas com P exibiram valores de altura e diâmetro 327 e 485% maiores que as plantas sem P, sob alta irradiância, e 296 e 228% maiores, sob baixa irradiância, respectivamente (Figura 1 A-B).



**Figura 1.** Crescimento em altura (cm) e diâmetro (mm) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* em resposta a

interação de tratamentos de fertilização fosfatada e ambientes contrastantes de irradiância; círculo: alta concentração de fósforo; triângulo: baixa concentração de fósforo. Para ambos (A) e (B): símbolos fechados: alta irradiância; símbolos abertos: baixa irradiância. Linha contínua: instante em que o tratamento (+P baixa irradiância) se diferenciou do tratamento (-P baixa irradiância). Linha tracejada: instante em que o tratamento (+P alta irradiância) se diferenciou do tratamento (-P alta irradiância); seta preta: instante em que o tratamento (+P alta irradiância) se diferenciou do tratamento (+P baixa irradiância); Linha pontilhada: instante em que os tratamentos (+P alta irradiância) e (+P baixa irradiância) se diferenciaram do tratamento (-P alta irradiância) e (-P baixa irradiância), respectivamente. (Altura: + P Alta irradiância =  $0,1564x - 0,4281/R^2 = 0,9265$ ; + P Baixa irradiância =  $0,1117x + 0,9/R^2 = 0,9063$ ; - P Alta irradiância =  $0,0164x + 3,125/R^2 = 0,8498$ ; - P Baixa irradiância =  $0,0164x + 2,9796/R^2 = 0,9727$  Diâmetro: + P Alta irradiância =  $0,0531x - 0,7202/R^2 = 0,869$ ; + P baixa irradiância =  $0,0261x + 0,15/R^2 = 0,86666$ ; - P alta irradiância =  $0,0048x + 0,8606/R^2 = 0,9824$ ; - P Baixa irradiância =  $0,0051x + 0,8679/R^2 = 0,9737$

A fertilização com P promoveu as maiores taxas de crescimento absoluto e relativo em ambos os ambientes de irradiância, com destaque para as plantas sob alta irradiância. Os valores de TCA-a e TCA-d variaram de 0,54 a 4,61 cm mês<sup>-1</sup> e 0,13 a 1,54 mm mês<sup>-1</sup>, respectivamente (Tabela 1) Os valores de TCR-a e TCR-d variaram de 0,13 a 0,41 cm cm<sup>-1</sup> mês<sup>-1</sup> e 0,11 a 0,44 mm mm<sup>-1</sup> mês<sup>-1</sup>, respectivamente (Tabela 1). Entre os ambientes de irradiância, para as plantas fertilizadas com P, as mantidas sob alta irradiância alcançaram valores de TCA-a e TCA-d 30 e 88% e, valores de TCR-a e TCR-d e 14 e 33% maiores do que as plantas deixadas sob baixa irradiância, respectivamente (Tabela 1).

**Tabela 1.** Crescimento absoluto em altura (cm mês<sup>-1</sup>) e diâmetro (mm mês<sup>-1</sup>) e crescimento relativo em altura (cm cm<sup>-1</sup> mês<sup>-1</sup>) e diâmetro (mm mm<sup>-1</sup> mês<sup>-1</sup>) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* sob fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.

	Alta irradiância		Baixa irradiância	
	-P	+P	-P	+P
<b>TCA-a</b>	0,68 ± 0,12 Ab	4,61 ± 0,12 Aa	0,54 ± 0,04 Ab	3,55 ± 0,17 Ba
<b>TCA-d</b>	0,13 ± 0,04 Ab	1,54 ± 0,07 Aa	0,13 ± 0,01 Ab	0,82 ± 0,06 Ba
<b>TCR-a</b>	0,15 ± 0,02 Ab	0,41 ± 0,01 Aa	0,13 ± 0,01 Ab	0,36 ± 0,01 Ba
<b>TCR-d</b>	0,11 ± 0,02 Ab	0,44 ± 0,01 Aa	0,11 ± 0,04 Ab	0,33 ± 0,01 Ba

Média ± erro padrão. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para ambientes de irradiância, e minúsculas, para tratamentos de fertilização (-P; +P) não diferem estatisticamente ( $p > 0,05$ ; Teste Duncan).

A ausência de fósforo, quando comparada com os tratamentos com P, limitou a área foliar total, o tamanho médio foliar e o número de folhas de *O. pyramidale* em 99, 95 e 83% no ambiente de alta irradiância, e em 98, 93 e 77%, no ambiente de baixa irradiância, respectivamente (Tabela 2). Nas plantas fertilizadas com P, o ambiente lumínico influenciou a área foliar e o número de folhas, para os quais as plantas sob alta irradiância exibiram valores de AFT e TFM 21 e 38% maiores e, em contraste, número de folhas 10% menores que as plantas sob baixa irradiância. Quanto à área foliar específica, as plantas mantidas sob baixa

irradiância exibiram valores mais elevados quando comparadas com as plantas sob alta irradiância (Tabela 2).

**Tabela 2.** Área foliar total (AFT), tamanho médio foliar (TMF), número de folhas e área foliar específica (AFE) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* submetidas à fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.

	Alta irradiância		Baixa irradiância	
	- P	+ P	- P	+ P
AFT (cm <sup>2</sup> )	14 ± 5 Ab	1212 ± 35 Aa	16 ± 3 Ab	1001 ± 111 Ba
TMF (cm <sup>2</sup> )	8 ± 2 Ab	148 ± 6 Aa	7 ± 1 Ab	107 ± 9 Ba
Nº folhas	1,4 ± 0,24Ab	8,3 ± 0,37 Ba	2,1 ± 0,31 Ab	9,2 ± 0,29 Aa
AFE(cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	203 ± 15 Bb	271 ± 8 Ba	357 ± 17 Ab	787 ± 11 Aa

Média ± erro padrão. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para ambientes de irradiância, e minúsculas, para tratamentos de fertilização (-P; +P) não diferem estatisticamente ( $p>0,05$ ; Teste Duncan).

Quanto à massa seca, tanto a fertilização fosfatada quanto a irradiância contribuíram para o aumento na massa seca dos compartimentos e total das plantas (Tabela 3). Além disso, a irradiância influenciou na alocação de massa seca, uma vez que as plantas mantidas sob alta irradiância investiram mais em fração de massa seca radicular, e as plantas deixadas sob baixa irradiância em fração de massa seca foliar (Tabela 3).

**Tabela 3.** Massa seca foliar (MSF), caulinar (MSC), radicular (MSR), total (MST) e fração de massa foliar (FMF), caulinar (FMC), radicular (FMR) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* submetidas à fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.

	Alta irradiância		Baixa irradiância	
	-P	+P	-P	+P
MSF (g)	0,11±0,02 Ab	6,3 ± 0,29 Aa	0,07 ± 0,01 Ab	1,8 ± 0,26 Ba
MSC (g)	0,05 ± 0,01 Ab	2,8 ± 0,20 Aa	0,03 ± 0,002 Ab	0,45 ± 0,06 Ba
MSR(g)	0,07 ± 0,02 Ab	5,38 ± 0,41 Aa	0,04 ± 0,003 Aa	0,68 ± 0,10 Ba
MST (g)	0,23 ± 0,05 Ab	14,5 ± 0,78 Aa	0,14 ± 0,003 Ab	3,0 ± 0,41 Ba
FMF (g g <sup>-1</sup> )	0,46 ± 0,03 Aa	0,44 ± 0,01 Ba	0,52 ± 0,02 Ab	0,63 ± 0,01 Aa
FMC (g g <sup>-1</sup> )	0,23 ± 0,02 Aa	0,19 ± 0,01 Ab	0,21 ± 0,01 Aa	0,15 ± 0,005 Bb
FMR (g g <sup>-1</sup> )	0,31±0,02 Ab	0,37 ± 0,01 Aa	0,27 ± 0,01 Aa	0,22 ± 0,01 Ba

Média ± erro padrão. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para ambientes de irradiância, e minúsculas, para tratamentos de fertilização (-P; +P) não diferem estatisticamente ( $p>0,05$ ; Teste Duncan).

### *Teores foliares de macro e micronutrientes*

Quanto aos teores de macronutrientes, verificou-se que as plantas fertilizadas com P e mantidas sob baixa irradiância exibiram os valores mais elevados (Tabela 4). Os teores de N variaram de 16,2 até 31,3 g kg<sup>-1</sup>, para os quais as plantas fertilizadas com P e mantidas sob baixa irradiância exibiram os maiores valores e as plantas não fertilizadas com P e deixadas



sob alta irradiância exibiram os valores mais baixos (Tabela 4). Os teores de K foram 4,4 e 6,5 vezes maiores nas plantas fertilizadas com P quando comparado com as plantas não fertilizadas, sob alta e baixa irradiância, respectivamente (Tabela 4). Para os teores foliares de P, as plantas fertilizadas com P exibiram valores 137 e 54% superiores às plantas não fertilizadas, mantidas sob alta e baixa irradiância, respectivamente (Tabela 4). Para os cátions divalentes (Ca e Mg), a fertilização fosfatada e a baixa irradiância contribuíram para o maior conteúdo foliar (Tabela 4).

**Tabela 4.** Teores foliares de macro e micronutrientes em plantas jovens de *Ochroma pyramidale* submetidas à fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.

	Alta irradiância		Baixa irradiância	
	- P	+ P	- P	+ P
<b>N (g kg<sup>-1</sup>)</b>	16,2 ± 0,5 Aa	16,8 ± 0,49 Ba	18,0 ± 0,7 Ab	31,3 ± 0,58 Aa
<b>P (g kg<sup>-1</sup>)</b>	0,45 ± 0,09 Bb	1,07 ± 0,04 Ba	0,93 ± 0,02 Ab	1,43 ± 0,04 Aa
<b>K (g kg<sup>-1</sup>)</b>	4,79 ± 1,47 Ab	21,20 ± 0,69 Ba	4,71 ± 0,04 Ab	30,74 ± 1,05 Aa
<b>Ca (g kg<sup>-1</sup>)</b>	3,03 ± 0,56 Bb	4,66 ± 0,25 Ba	4,91 ± 0,03 Ab	6,80 ± 0,17 Aa
<b>Mg (g kg<sup>-1</sup>)</b>	1,19 ± 0,21 Ba	1,41 ± 0,07 Ba	1,57 ± 0,04 Ab	2,14 ± 0,04 Aa
<b>Fe (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	368 ± 35 Aa	138 ± 21 Bb	411 ± 8 Aa	363 ± 18 Aa
<b>Zn (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	26,9 ± 0,8 Bb	37,0 ± 2,0 Aa	38,9 ± 0,8 Aa	42,7 ± 1,0 Aa
<b>Mn(mg kg<sup>-1</sup>)</b>	94,3 ± 17,3 Aa	103,7 ± 10,9 Ba	98 ± 1,2 Ab	209,7 ± 8,1 Aa
<b>Cu(mg kg<sup>-1</sup>)</b>	6,9 ± 0,8 Aa	6,8 ± 0,5 Aa	8,4 ± 0,8 Aa	9,34 ± 0,7 Aa

Média ± erro padrão. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para ambientes de irradiância, e minúsculas, para tratamentos de fertilização (-P; +P) não diferem estatisticamente ( $p > 0,05$ ; Teste Duncan).

### **Fluorescência da clorofila a e trocas gasosas**

A ausência de P na fertilização promoveu intensa redução na eficiência do transporte de elétrons, como inferido pelos valores de  $F_v/F_m$ ,  $PI_{ABS}$  e  $PI_{total}$ , em comparação às plantas fertilizadas com P (Tabela 5). Entre as plantas que receberam fertilização fosfatada, observou-se que aquelas mantidas sob alta irradiância exibiram os maiores índices de desempenho, com valores de  $PI_{ABS}$  e  $PI_{total}$  19 e 96% maiores que as plantas mantidas sob baixa irradiância, respectivamente (Tabela 5).

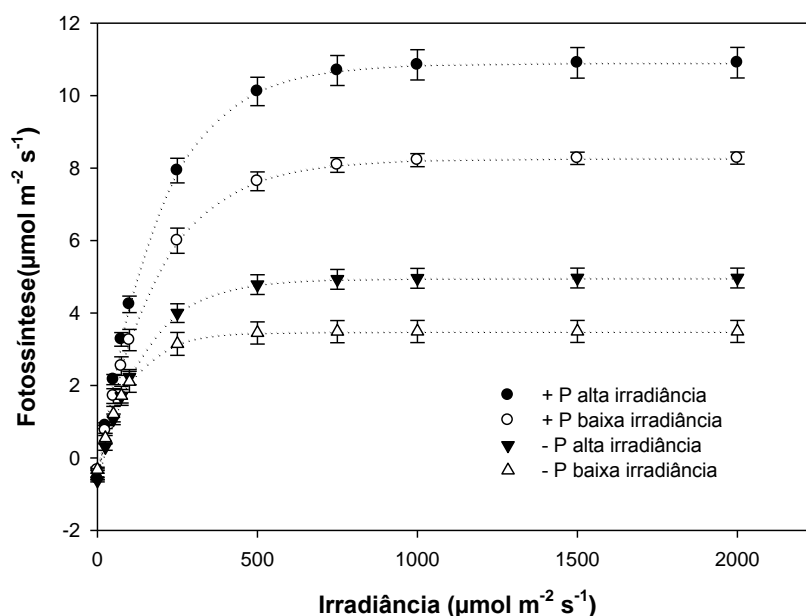


**Tabela 5.** Rendimento quântico máximo do fotossistema II (Fv/Fm), índice de desempenho (PI<sub>ABS</sub>) e índice de desempenho total (PI<sub>total</sub>), fotossíntese máxima (P<sub>Nmax</sub>;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) rendimento quântico aparente ( $\Phi$ ;  $\text{mol CO}_2 \text{ mol quanta}^{-1}$ ), respiração (R<sub>d</sub>;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) condutância estomática (g<sub>S2000</sub>;  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), transpiração (E<sub>2000</sub>;  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), eficiência no uso da água (EUA;  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ) e eficiência intrínseca no uso da água (EIUA;  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ) de plantas jovens de *Ochroma pyramidale* submetidas à fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.

	Alta irradiância		Baixa irradiância	
	- P	+ P	- P	+ P
<b>Fv/Fm</b>	0,77 ± 0,018 Ab	0,84 ± 0,002 Aa	0,78 ± 0,020 Ab	0,85 ± 0,001 Aa
<b>PI<sub>ABS</sub></b>	0,93 ± 0,14 Ab	2,17 ± 0,09 Aa	0,97 ± 0,07 Ab	1,83 ± 0,03 Ba
<b>PI<sub>total</sub></b>	0,32 ± 0,04 Ab	0,92 ± 0,06 Aa	0,24 ± 0,01 Ab	0,47 ± 0,01 Ba
<b>P<sub>Nmax</sub></b>	5,0 ± 0,3 Ab	10,9 ± 0,4 Aa	3,5 ± 0,3 Bb	8,3 ± 0,2 Ba
<b>Φ</b>	0,041 ± 0,004 Ab	0,063 ± 0,004 Aa	0,040 ± 0,007 Aa	0,047 ± 0,005 Ba
<b>Rd</b>	0,63 ± 0,04 Aa	0,57 ± 0,04 Aa	0,33 ± 0,02 Ba	0,34 ± 0,08 Ba
<b>g<sub>S2000</sub></b>	110 ± 9 Ab	301 ± 19 Aa	97 ± 15 Ab	265 ± 14 Aa
<b>E<sub>2000</sub></b>	3,0 ± 0,3 Ab	5,7 ± 0,3 Aa	2,4 ± 0,3 Ab	5,2 ± 0,3 Aa
<b>EUA</b>	1,79 ± 0,20 Aa	2,04 ± 0,08 Aa	1,57 ± 0,11 Aa	1,66 ± 0,04 Ba
<b>EIUA</b>	48,5 ± 4,6 Aa	38,6 ± 2,2 Aa	41,7 ± 5,6 Aa	32,7 ± 1,4 Aa

Média ± erro padrão. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para ambientes de irradiância, e minúsculas, para tratamentos de fertilização (-P; +P) não diferem estatisticamente ( $p > 0,05$ ; Teste Duncan).

Na [Figura 2](#) pode ser observada a taxa fotossintética em resposta ao aumento da irradiância, com destaque para as plantas fertilizadas com fósforo e submetidas à alta irradiância.



**Figura 2.** Curva de resposta fotossintética em função do aumento da irradiância em plantas jovens de *Ochroma pyramidale* submetidas à fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.

As taxas de fotossíntese máxima de plantas fertilizadas com P foram 118 e 137% maiores do que as observadas nas plantas sem fertilização fosfatada, nos ambientes de alta e baixa irradiância, respectivamente (Tabela 5). O aumento da intensidade luminosa incrementou em 31 e 43% a fotossíntese máxima, nas plantas fertilizadas e nas não fertilizadas, respectivamente (Tabela 5). O rendimento quântico respondeu à fertilização somente nas plantas submetidas a pleno sol, com valores 50% maiores quando comparadas às plantas não fertilizadas (Tabela 5). À semelhança da fotossíntese, as plantas mantidas sob alta irradiância exibiram maiores taxas de respiração do que as plantas sob baixa irradiância, em ambos os tratamentos de fertilização (Tabela 5). Quanto à condutância estomática, plantas fertilizadas com fósforo exibiram valores 2,7 vezes maiores do que as plantas não fertilizadas, em ambos os ambientes (Tabela 5). Não houve diferenças para EUA e EIUA, com exceção dos valores de EUA das plantas entre os ambientes de irradiância, para as plantas fertilizadas com P (Tabela 5).

### *Eficiência no uso de nutrientes*

As plantas fertilizadas com P exibiram maior eficiência fotossintética no uso do N, Ca, Mg e de micronutrientes (Tabela 6). Quanto à eficiência fotossintética no uso do P, os valores variaram entre 4179 e 15049  $\text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ , com os maiores valores observados para as plantas fertilizadas com P e os menores valores para as plantas não fertilizadas com P, sob baixa irradiância (Tabela 6).

**Tabela 6:** Eficiência fotossintética no uso de macro e micro nutrientes de plantas jovens de *O. pyramidale* submetidas a fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância.

	Alta irradiância		Baixa irradiância	
	- P	+ P	- P	+ P
EFUN ( $\text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	89 ± 11 Ab	236 ± 14 Ba	99 ± 12 Ab	314 ± 15 Aa
EFUP ( $\text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	7188 ± 1069 Aa	8694 ± 847 Ba	4179 ± 490 Bb	15049 ± 684 Aa
EFUK ( $\text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	876 ± 163 Aa	546 ± 33 Bb	1044 ± 124 Aa	887 ± 36 Aa
EFUCa ( $\text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	1381 ± 216 Ab	2586 ± 194 Ba	1026 ± 123 Ab	3992 ± 196 Aa
EFUMg ( $\text{mmol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	2133 ± 328 Ab	5361 ± 586 Ba	1945 ± 227 Ab	7997 ± 277 Aa
EFUFe ( $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	16 ± 2 Ab	147 ± 25 Aa	6 ± 1 Ab	110 ± 9 Aa
EFUMn ( $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	61 ± 9 Ab	171 ± 35 Aa	71 ± 9 Ab	173 ± 25 Aa
EFUZn ( $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	249 ± 31 Ab	539 ± 48 Ba	211 ± 25 Ab	1040 ± 25 Aa

Média ± erro padrão. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para ambientes de irradiância, e minúsculas, para tratamentos de fertilização (-P; +P) não diferem estatisticamente ( $p > 0,05$ ; Teste Duncan).

## DISCUSSÃO

A fertilização fosfatada e a irradiância afetaram significativamente o crescimento e o acúmulo de biomassa, os processos fotossintéticos e as estratégias de alocação de biomassa para as raízes e parte aérea em plantas jovens de *O. pyramidale* crescendo em regime de casa de vegetação. Os resultados deste estudo confirmaram que condições limitantes de P e de irradiância podem reduzir significativamente o metabolismo do carbono e, conseqüentemente, o crescimento e o acúmulo de massa seca em espécies tropicais (BLOOMFIELD *et al.* 2014).

A limitação de P prejudica o metabolismo e o crescimento devido a essencialidade e função energética desse elemento nas plantas, uma vez que é um dos principais componentes dos ácidos nucléicos, açúcares fosfatados, ATP e fosfolipídios, que exercem papel importante na fotossíntese (BIELSKI 1973; REICH *et al.* 2009). Em função do papel do P nas plantas, vários trabalhos têm demonstrado que as espécies arbóreas tropicais respondem positivamente ao aumento da disponibilidade de P e, em grande medida, isso se deve às baixas concentrações de P nos solos tropicais (NEVES *et al.* 2004; SANTOS *et al.* 2008; CORRÊA 2013; FERNANDES *et al.* 2013).

O menor crescimento e acúmulo de massa seca sob limitação de P implicam tanto na restrição da área foliar como, também, na redução da fotossíntese. Como observado neste estudo, a limitação de P promoveu forte redução na área foliar e na massa seca de plantas jovens de *O. pyramidale*, em ambos os ambientes de irradiância (Tabela 2 e 3).

Quanto ao ambiente de irradiância, as plantas de *O. pyramidale* exibiram maior crescimento e acúmulo de biomassa sob alta irradiância, em especial quando fertilizadas com P. A luz é fator que afeta o crescimento por ser essencial ao processo fotossintético. De modo geral, as espécies tropicais podem ser classificadas como pioneiras, secundárias (demandam luz) e tolerantes a sombra (BAZZAZ 2008). *O. pyramidale* é classificada como pioneira de crescimento rápido (MIDGLEY *et al.* 2010), o que justifica a sua resposta sob alta irradiância. Como demonstrado neste trabalho, a massa seca total das plantas fertilizadas com P sob alta irradiância foi cerca de 5 vezes maior do que das plantas mantidas sob baixa irradiância (Tabela 3). Estudo realizado com *O. lagopus*, no qual foram testados os efeitos de diferentes níveis de irradiância sobre o crescimento e acúmulo de biomassa de plantas jovens demonstrou que os menores valores foram observados em condições de baixa irradiância (CAMPOS E UCHIDA *et al.* 2002).

Sob condições contrastantes de nutrientes e irradiância, as plantas também tendem a exibir mudanças na arquitetura e na alocação de massa seca entre os diferentes órgãos, no intuito de otimizar a captação e utilização de recursos primários (GLEASON *et al.* 2011;

POOTER *et al.* 2012;). Assim, em condições de alta irradiância, há uma tendência de maior investimento em biomassa radicular ao passo que sob baixa irradiância as plantas tendem a investir mais em biomassa foliar. Esse comportamento foi observado nas plantas jovens de *O. pyramidale*, em especial sob condições não limitantes de P (Tabela 3). Os maiores valores de FMR nas plantas mantidas sob alta irradiância favorece a absorção de água e nutrientes, em condições onde a água torna-se menos disponível para o sistema radicular, devido a taxas elevadas de evaporação do substrato (FONSECA *et al.* 2002; CARVALHO *et al.* 2006;). Por outro lado, o maior valor de FMF nas plantas de sombra resulta da necessidade de expandir a área foliar visando o aumento da área de captação de irradiância para os processos fotossintéticos, uma vez que, nesses ambientes, a luz é um fator limitante (WISSUWA *et al.* 2005; LIMA *et al.* 2008).

Quanto aos efeitos da nutrição fosfatada sobre a alocação de biomassa das plantas, verificou-se que as plantas mantidas sob alta irradiância e fertilizadas com P exibiram maior alocação para raiz e menor alocação para o caule. Quanto aos valores de FMF, não houve diferenças. Estudos relacionados aos efeitos do investimento em fração de massa radicular em relação as dosagens de fósforo são conflitantes, uma vez que alguns indicam que o crescimento da raiz é pouco inibido, ou até aumentam sob deficiência de fósforo (SIGH *et al.* 2013; WARREN 2011), enquanto que outros estudos observam um investimento na biomassa radicular em resposta à fertilização fosfatada (SANTOS *et al.* 2008; CHEN *et al.* 2014). A fração de massa caulinar foi maior nas plantas de sol e fertilizadas com fósforo. A fração de massa caulinar de seis espécies subtropicais, incluindo espécies secundárias iniciais e tardias, não apresentou diferença entre os níveis de luz (KELLY *et al.* 2009). A área foliar total foi drasticamente limitada pela insuficiência de fósforo. Os mecanismos dessas respostas parecem estar relacionados ao papel do Pi na produção de folhas, pois limitada quantidade de P prejudica a produção de novas folha. Além disso, a expansão foliar, controlada pela divisão celular (FREEDEN 1988), tem no fósforo um importante componente no controle da divisão celular (SANO *et al.* 1999). O número de folhas, também foi significativamente limitado pela baixa disponibilidade de fósforo. Em mudas de *Mimosa caesalpinifolia*, o número de folhas na maior dosagem de fósforo foi 5 vezes maior do que no tratamento sem fósforo (COSTA FILHO *et al.* 2013). Essas evidências, de certa forma, demonstram a transversalidade funcional do P até mesmo induzindo a estruturação de novos tecidos a partir da divisão celular e da funcionalidade das membranas. A área foliar específica foi maior nas plantas de sombra, em ambos os tratamentos de fertilização. A AFE reflete a área disponível para captura de luz por unidade de fotoassimilados investidos na folha (EVANS E POORTER 2001), sendo que valores

elevados desse parâmetro tem sido associados à alta capacidade competitiva por luz, em termos de fotossíntese na base da massa (DAHLGREN *et al.* 2006), e a menores investimentos na lignificação dos tecidos, característica comum observada em plantas sob condição de sombreamento (PEREIRA *et al.* 2009; ROSSATO *et al.* 2010). A AFE foi maior nas plantas fertilizadas, provavelmente, em consequência de um maior aumento na área foliar total, apresentando valores menores para as plantas não fertilizadas. Estes resultados são consistentes com outros trabalhos (SARDANS *et al.* 2006; TURNBULL *et al.*, 2007), sendo que o aumento na espessura da folha está associado à maior alocação de biomassa para componentes estruturais do que metabólicos (REICH *et al.* 1991; SARDANS *et al.* 2006). Quanto aos teores de nutrientes foliares, observou-se que os macronutrientes P, Ca e Mg acumularam mais nas plantas de sombra, tanto nas fertilizadas com fósforo quanto nas não fertilizadas com P. Por sua vez, os teores de N e K foram maiores nas plantas mantidas na sombra somente quando elas foram fertilizadas com fósforo. A concentração de nutrientes foliares em ambientes contrastantes de luminosidade parece depender da espécie, podendo apresentar valores mais elevados nas plantas sob menor irradiância, como observado para P em *Cedrela odorata* (GYMAH E NAKAO, 2007), ou valores maiores em plantas mantidas sob alta irradiância, como observado para N, K, Fe, Mn em mudas de *Swietenia macrophylla* (GONÇALVES *et al.* 2005), ou ainda, não apresentar diferenças entre os ambientes (BREARLEY *et al.* 2007; RONQUIM *et al.* 2009; ROSSATO *et al.* 2010).

Plantas fertilizadas com fósforo apresentaram valores 138% maiores no teor de P foliar nas plantas de sol e 54% maiores nas plantas de sombra. De modo geral, espécies em condições de estresse nutricional têm menor concentração de nutrientes nos tecidos do que espécies cultivadas em ambientes com adequado balanço nutricional, devido à reduzida disponibilidade e absorção de nutrientes. Por outro lado, as baixas concentrações de nitrogênio ou fósforo nos tecidos foliares não estão necessariamente associadas à baixa concentração de outros elementos (CHAPIN, 1980). Em estudo com plantas jovens de espécies tropicais, foi observada redução acentuada do fósforo foliar no tratamento com remoção do fósforo da solução nutritiva, embora, não tenha sido encontrado efeitos no teor de N foliar (BLOOMFIELD *et al.* 2014). Também foi observada uma relação positiva entre os teores de fósforo e potássio. O estado nutricional das plantas relacionado ao potássio afeta a fotossíntese o que se explica pela função desse elemento na regulação estomática (PASQUINI e SANTIAGO, 2012). Em plantas de *Swietenia macrophylla* verificou-se relação linear e positiva entre a adubação fosfatada e a absorção de potássio nas plantas (SANTOS *et al.* 2008). Também foi observada relação positiva entre fósforo e magnésio nas plantas de sombra. Um

dos principais papéis do magnésio é a participação como co-fator em quase todas as enzimas fosforilativas, formando uma ponte entre o pirofosfato do ATP ou ADP (tri e difosfato de adenosina) e a molécula das enzimas (MAATHUIS 2009). Em estudo com sete espécies tropicais, verificou-se que a relação entre o nitrogênio e o fósforo foliar foi significativa somente nos tratamentos sem fósforo na solução nutritiva, o que indica menor liberdade para uma alocação ineficiente sob condições de deficiência de fósforo (BLOOMFIELD *et al.* 2014). Adicionalmente, observou-se uma relação positiva entre o fósforo foliar e os teores de cálcio em ambos os ambientes. Uma das importantes funções do cálcio está associada à manutenção da estabilidade de membrana, que é fundamental para a manutenção das cadeias transportadoras de elétrons e, por conseguinte, das atividades fosforilativas (MAATHUIS, 2009).

Outro fator que influencia a absorção de nutrientes, é o pH da solução nutritiva. Neste estudo, a solução sem fósforo teve um valor de 5,7, enquanto houve uma acidificação do pH na solução nutritiva com fósforo, apresentando valor de 5,2. Em solução nutritiva é recomendado um pH entre 5,5 e 5,8, condição que permite a máxima disponibilidade dos nutrientes em geral (BUGBEE, 1995).

Em relação aos parâmetros da fluorescência da clorofila *a*, observou-se que a limitação de fósforo reduziu significativamente a eficiência fotoquímica em ambos os níveis de irradiância. Nas plantas não fertilizadas, em ambos os ambientes de luz, observou-se sintomas associados à falta de P, como a senescência das folhas mais velhas, e folhas com coloração mais escura. Valores abaixo de 0,83 para a razão  $F_v/F_m$ , em muitas espécies, são indicativos de presença de certo grau de fotoinibição (BJORKMAN e ADAMS, 1987). Plantas sob deficiência nutricional tem mostrado reduções na eficiência no uso da luz (GYMAH e NAKAO, 2007), e especialmente, a deficiência de P na eficiência quântica máxima do PSII ( $F_v/F_m$ ) observa-se redução significativa nos valores deste parâmetro (CONROY *et al.*, 1986; GUO *et al.*, 2002; RIPLEY *et al.*, 2004; SINGH *et al.*, 2013).

O índice de desempenho ( $PI_{ABS}$ ) permite análises mais amplas do processo de funcionamento do aparato fotossintético e tem sido considerado um parâmetro mais sensível para a detecção e quantificação de estresse em plantas do que a resposta da eficiência máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) (CHRISTEN *et al.* 2007; OUKARROUM *et al.* 2007). Isso porque esse parâmetro relaciona a eficiência de absorção, captura e transferência de energia de excitação pelo fotossistema II, proporcionando melhor diagnóstico do grau de efeito do ambiente estressante (GONÇALVES e SANTOS JUNIOR, 2005). O  $PI_{total}$  é o índice de desempenho para a conservação de energia proveniente da absorção de fótons pelo PSII para o fluxo de redução

dos receptores finais de elétrons do PSI (DESOTGIU *et al.* 2012). A diminuição da eficiência fotoquímica e dos índices de desempenho nas plantas sob deficiência de fósforo podem estar relacionados às perdas de estabilidade e integridade das membranas dos tilacóides, uma vez que a deficiência de P prejudica a formação de fosfolipídios de membranas (OOSTERTHUIS *et al.* 2007).

Os valores de  $PI_{ABS}$  e  $PI_{total}$  foram maiores nas plantas de sol e fertilizadas com fósforo, indicando que elas foram eficientes no uso do excesso de energia sob alta irradiância (no caso deste experimento irradiância de aproximadamente  $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Em geral, plantas adaptadas a maiores irradiâncias apresentam maior capacidade de transporte de elétrons (GYMAH *et al.* 2003; LICHTENTHALER *et al.* 2007). As folhas expostas a maior disponibilidade de luz investem menos recursos na formação de complexos antena e aumentam a quantidade de alguns carregadores de elétrons (Cit  $b_6f$ , plastoquinona, plastocianina, ferredoxina) (BOARDMAN 1997). A falta de ATP, por sua vez, pode prejudicar a atividade da Rubisco e isso pode explicar, parcialmente, o fato de que folhas deficientes em fósforo tem baixa atividade da Rubisco (LIN *et al.* 2009.). No entanto, plantas fertilizadas com fósforo aumentam o desempenho do fotossistema II como resultado de um maior número de centros de reação e que esse fotossistema aprisiona energia de forma mais eficiente (RIPLEY *et al.* 2004; BOWN *et al.* 2009). Adicionalmente, a dissipação não fotoquímica, que relaciona a proporção de energia dissipada como calor, tende a reduzir com a adição de P (BOWN *et al.* 2009).

A deficiência de fósforo também reduziu a taxa fotossintética, resultados esses consistentes com outros trabalhos (REICH *et al.* 2009; WARREN 2011; WU *et al.* 2014). Essa limitação da fotossíntese ocorre devido à limitação promovida sobre regeneração da RuBP (indicada por  $J_{max}$ ) e /ou sobre a quantidade ou atividade da enzima Rubisco (indicada por  $V_{cmax}$ ) (WARREN 2011). Estudo relata que a redução da regeneração da RuBP em folhas deficientes em fósforo, não foi limitada pelo suprimento de ATP e NADPH, mas sim pela maior proporção de carbono desviado para a síntese amido (RAO *et al.* 1989). Em plantas deficientes em fósforo, tem sido observado aumento nos conteúdos de sacarose, devido às menores taxas de exportação desse açúcar (RAO *et al.* 1990). No carregamento de açúcares para o floema é requerido grande quantidade de ATP, podendo não haver ATP suficiente em folhas com baixo suprimento de fósforo para manter uma rápida taxa de exportação (RAO *et al.* 1989). Além disso, a exportação de sacarose em condições de baixa disponibilidade de fósforo pode ser limitada devido à insuficiência de drenos, como a baixa produção de folhas novas (PIETERS *et al.* 2001). As taxas de fotossíntese máximas foram maiores nas plantas



submetidas à irradiância elevada, independente dos tratamentos de fertilização. Resultados semelhantes foram observados para outras espécies arbóreas (GYIMAH e NAKAO, 2007; ROSSATO *et al.* 2010). A média de fotossíntese máxima observada neste estudo é menor do que a relatada em plantas adultas de *O. pyramidale* no campo, que exibiram valores de  $13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para essa espécie em plantio na Amazônia Central (MARENCO *et al.* 2001).

A fertilização com fósforo teve efeitos positivos na condutância estomática, em ambos os ambientes de irradiância. Resultados semelhantes foram observados em duas espécies tropicais de sub bosque *Randia canthioides* e *Cryptocarya concinna*, em que a aplicação de fósforo na floresta por 36 meses, aumentou a condutância estomática para as duas espécies (ZHU *et al.* 2014). O baixo teor de fósforo foliar pode reduzir a condutância estomática, como tem mostrado alguns estudos experimentais em regime controlado (SINGH *et al.* 2013), enquanto outros estudos sugerem não haver relação direta entre a condutância estomática e os efeitos do fósforo na fotossíntese (BOWN *et al.* 2009; WAREN, 2011). Estudos adicionais com outras espécies são requeridos para estabelecer a relação de causa e efeito entre P e gs. Outra abordagem sugere que a deficiência de fósforo pode afetar a condutância estomática devido a sua relação com características morfológicas e anatômicas da folha alteradas por causa da limitada expansão foliar (TERASHIMA *et al.* 2006; SEKIYA e YANO 2008).

O rendimento quântico foi menor nas plantas não fertilizadas e submetidas a alta irradiância. Isso sugere reduzida capacidade do sistema fotossintético em utilizar fótons para assimilação de  $\text{CO}_2$  e indica que a deficiência de fósforo pode afetar as reações fotoquímicas da fotossíntese (BRAHIM *et al.* 1996). Em *Gossypium hirsutum*, o rendimento quântico foi maior nas plantas fertilizadas com a maior dosagem de fósforo (SINGH *et al.* 2013), enquanto que o rendimento quântico não foi afetado pela variação na irradiância em *Nauclea diderrichii*, uma espécie pioneira tropical (RIDDOCH *et al.* 1991).

A redução da taxa fotossintética sob deficiência de P, explica a intensa redução na produção de massa seca pelas plantas em ambos os ambientes de irradiância, como consequência da redução do transporte de elétrons na etapa fotoquímica ( $F_v/F_m$ ;  $PI_{\text{ABS}}$  e  $PI_{\text{total}}$ ), bem como da redução na condutância estomática, na área foliar e na regeneração da Rubisco na etapa bioquímica da fotossíntese.

A respiração das plantas de *O. pyramidale* não mostrou resposta ao suprimento de P, sugerindo que as plantas dessa espécie dispõem de alternativas metabólicas da glicólise e do transporte de elétrons nas mitocôndrias, que garantem a manutenção da respiração em células sob deficiência de P (THEODOROU e PLAXTON, 1993).



As maiores taxas de transpiração foram observadas nas plantas fertilizadas, nos dois ambientes de luminosidade. Resultados semelhantes foram observados em mudas de *Alseis blackiana*, em que a fertilização com fósforo na floresta por 10 anos aumentou significativamente as taxas de transpiração dessa espécie (PASQUINI e SANTIAGO, 2012). Esse resultado está relacionado ao aumento da condutância estomática nas plantas fertilizadas com P. A eficiência no uso da água foi maior nas plantas fertilizadas e submetidas a pleno sol, que apresentaram valores similares aos reportados para a essa espécie em condições de campo (MARENCO *et al.* 2001). No entanto, a eficiência intrínseca no uso da água não diferiu entre os tratamentos.

Quanto à eficiência no uso dos nutrientes, plantas fertilizadas com fósforo apresentaram maior eficiência no uso do nitrogênio, em função dos altos valores de fotossíntese na base da massa, proporcionado por sua maior área foliar específica, apesar da maior concentração desse elemento em seus tecidos. A alta eficiência no uso do nitrogênio nas plantas submetidas ao sombreamento pode ser resultado de um maior investimento do nitrogênio na síntese de clorofila, embora outros fatores também possam estar envolvidos (POORTER E EVANS, 1998). Estudos com *Polygonum cuspidatum*, demonstraram maior eficiência no uso do nitrogênio devido a maior alocação de N para a Rubisco e menor para as proteínas estruturais da parede celular (ONODA *et al.* 2004). No entanto, não foi observada para diferentes espécies de *Eucalyptus* relação entre eficiência no uso de nitrogênio e a fração de nitrogênio alocado para as paredes celulares (HARRISON *et al.* 2009). Os resultados obtidos de eficiência no uso do fósforo, indicam maior EFUP nas plantas fertilizadas com P. Neste estudo, a menor eficiência no uso do fósforo nas plantas não fertilizadas com P, pode ser reflexo do menor particionamento de biomassa para as raízes nessas plantas bem como da redução da área de absorção das raízes, diminuindo a eficiência na absorção desse elemento. Dessa maneira, indica-se que ao utilizar mudas de *Ochroma pyramidale*, em programas de recuperação de áreas degradadas que o solo seja fertilizado. A exceção dos macronutrientes, a eficiência no uso do K, foi maior nas plantas não fertilizadas com fósforo, devido à reduzida concentração de potássio nos seus tecidos foliares.

## CONCLUSÃO

Neste estudo foi demonstrado que a deficiência de P e a baixa irradiância podem afetar negativamente o crescimento e o acúmulo de biomassa de plantas jovens de *O. pyramidale*. A redução da massa seca está estreitamente relacionada à limitação da fotossíntese pela deficiência de P, devido à redução na eficiência de transporte de elétrons na etapa fotoquímica, afetando a produção de poder redutor (NADPH). Além disso, a fotossíntese pode ter sido afetada pela redução da área foliar, sob deficiência de P, como também pela redução da condutância estomática. Quanto à baixa irradiância, esta foi limitante devido à alta demanda de energia que essa espécie possui, por ser uma pioneira de rápido crescimento. Portanto, os resultados sugerem que a fertilização com fósforo nas concentrações utilizadas neste estudo e irradiância máxima em torno de  $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  podem promover aumentos significativos no crescimento e no acúmulo de biomassa de plantas jovens de *O. pyramidale*. Contudo, faz-se necessário aprofundar os estudos sobre as demandas de irradiância e nutrição com P para essa espécie, em especial sob condições de campo. Para tanto, é importante investigar as respostas de *O. pyramidale* a outros níveis de irradiância, incluindo o sol pleno, bem como as respostas das plantas a níveis crescentes de P.

## CONCLUSÃO GERAL

Plantas jovens de *O. pyramidale* responderam bem a fertilização nitrogenada, exibindo maior crescimento, acúmulo de biomassa e fotossíntese quando submetidas a fertilização com 7,5 mM  $\text{NH}_4^+$  comparada com 7,5 mM  $\text{NO}_3^-$  e a fertilização fosfatada na concentração de 1mM nas condições experimentais adotadas. A deficiência de N ou P foram determinantes para a redução do crescimento e acúmulo de massa seca e também promoveram mudanças nas estratégias de alocação de biomassa pelas plantas. A redução no crescimento e produção de biomassa, sob deficiência de N ou P, foi resultante tanto da redução da área foliar quanto da atividade fotossintética das plantas, uma vez que a deficiência desses nutrientes afetaram tanto a eficiência no transporte de elétrons ( $F_v/F_m$ ,  $\text{PI}_{\text{ABS}}$  e  $\text{PI}_{\text{total}}$ ) reduzindo a produção de poder redutor, como a etapa bioquímica. Quanto ao nitrogênio, não somente a quantidade, mas também a forma influenciou no acúmulo de biomassa, nas estratégias de alocação de biomassa como nas concentrações de nutrientes foliares, no qual a fertilização com  $\text{NH}_4^+$  promoveu menor concentração de cátions como K e Ca. Também foi observado que a fertilização com N e P aumentou as concentrações destes nutrientes nas folhas. Outro fator

que foi determinante foi a irradiância, no qual a intensidade de aproximadamente  $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  promoveu aumento do crescimento e produção de biomassa das plantas. Isso se deve ao fato de que *O. pyramidale* é uma espécie pioneira de crescimento rápido, o que também pode ter contribuído com a preferência por  $\text{NH}_4^+$  e a não apresentação de sinais de toxicidade, havendo rápida metabolização desta forma de N. Portanto, essas informações contribuem com o entendimento das respostas de plantas jovens de *O. pyramidale* a fatores primários como disponibilidade de N e P e irradiância e abre caminhos para novas investigações que visem estudar a respostas fisiológicas desta espécie a diferentes proporções de  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ , a dosagens diferentes de P, a interação entre N e P e também a respostas a outros níveis de irradiância, tanto em condições controladas quanto no campo, favorecendo as técnicas para recuperação de áreas degradadas e os plantios florestais.

## Referências Bibliográficas

### Capítulo 2

AZEVEDO, C.G.F. Photosynthetic parameters and growth in seedlings of *Bertholletia excelsa* and *Carapa guianensis* in response to pre-acclimation to full sunlight and mild water stress. **Acta amazonica**, v. 44, n.1, p. 67-78, 2014.

BALOTA, E.L.; MACHINESKI, O.; TRUBER, P.V.; SCHERER, A.; SOUZA, F.S. Physic nut plants present high mycorrhizal dependency under conditions of low phosphate availability. **Brazilian Society of Plant Physiology**, v. 23, n.1, p. 33-44, 2011.

BARBOSA, A.P.; SAMPAIO, P.T.B.; CAMPOS, M.A.; VARELA, V.P.; GONÇALVES, C.Q.B.; IIDA, S. Tecnologia alternativa para a quebra de dormência das sementes de pau de balsa (*Ochroma lagopus* Sw. Bombacaceae). **Acta Amazonica**, v. 34, n.1, p. 107-110, 2004.

BAZZAZ, F.A. The physiological Ecology of Plant Succession. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 10, n. 1979, p. 351-371, 2008.

BIELSKI, R.L. Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. **Annual Review Plant Physiology**, v. 24, p. 225-252, 1973.

BLOOMFIELD, K.J.; FARQUHAR, G.D.; LLOYD, J. Photosynthesis-nitrogen relationships in tropical forest tree species as affected by soil phosphorus availability: a controlled environment study. **Functional Plant Biology**, v.1, p. 1-13, 2014.

BJORKMAN, O.; LEMMIG ADAMS, B. Photon Yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 k among vascular plants of diverse origins. **Planta**, v. 170, p. 489-504, 1987.

BOARDMAN, N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review Plant Physiology**, v.28, n. 3, p. 55-57, 1977.

BOWN, H.E.; MASON, E.G.; CLINTON, P.W.; WATT, M.S. Chlorophyll fluorescence response of *Pinus radiata* clones to nitrogen and phosphorus supply. **Ciência de Investigação Agrária**, v. 36, n.3, p.451-464, 2009.

BOWN, H.E.; WATT, M.S.; MASON, E.G. The influence of nitrogen and phosphorus supply on mesophyll conductance limitations to photosynthesis in *Pinus radiata*. **Tree Physiology**, v. 29, p. 143-1151, 2009.

BRAHIM, M.B.; LOUSTAU, D.; GOUDILLERE, J.P.; SAUR, E. Effects of phosphate deficiency on photosynthesis and accumulation of starch and soluble sugars in 1 year old seedlings of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait). **Annals of Forest Science**, v. 53, p. 801-810, 1996.

BREARLEY, F.; SCHOLLES, J.D.; PRESS, M.C.; PALFNER, G. How does light and phosphorus fertilization affect the growth and ectomycorrhizal community of two contrasting dipterocarp species? **Plant Ecology**, v.192, p. 237-249, 2007.

BUGBEE, B. Nutrient management in recirculating hydroponic culture. In: Annual Conference on Hydroponics. Hydroponic Society of America, p.15-30, 1995

BUGBEE, B.G. Growth, analyses and yield components. In: Salisbury, F.B. (Ed). **Units, Symbols and Terminology for plant physiology**, Oxford University Press, p.115-119, 1996.

CAMPOS, M.A.S.; UCHIDA, T. Influência do sombreamento no crescimento de mudas de três espécies amazônicas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, n. 3, p. 281-288, 2002.

CARVALHO, N.O.S.; PELACANI, C.R.; RODRIGUES, M.O.S.; CREPALDI, I. 2006. Crescimento inicial de plantas de licuri (*Syagrus coronata*) em diferentes níveis de luminosidade. **Revista Árvore**, v. 30, n. 3, p. 351-357.

CHAPIN, F.S. The mineral nutrition of wild plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.11, p.233-259, 1980.

CHEN, L.; TANG, X.; VANCE, C.; WHITE, P.J.; ZANG, F.; SHEN, J. Interactions between light intensity and phosphorus nutrition affect the phosphate-mining capacity of white lupin (*Lupinus albus*). **Journal of Experimental Botany**, v.1, p. 1-9, 2014.

CHRISTEN, D.; SCHÖNMANN, S.; JERMINI, M.; STRASSER, R.J.; DÉFAGO, G. Characterization and early detection of grapevine (*Vitis vinifera*) stress responses to esca disease by in situ chlorophyll fluorescence and comparison with drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, p. 504-514, 2007.

CONROY, K.P.; SMILLIE, R.M.; KUPPERS, M.; BEVEGE, D.I.; BARLOW, E.W. Chlorophyll *a* fluorescence and Photosynthetic and growth responses of *Pinus radiata* to phosphorus deficiency, drought stress, and high CO<sub>2</sub>. **Plant Physiology**, v. 81, p. 423-429, 1986.

CORRÊA, V.M. **Crescimento, aspectos nutricionais e fotossintéticos de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas à diferentes tratamentos de fertilização**. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 64p, 2013.

COSTA FILHO, R.T.; VALERI, S.V.; CRUZ, M.C.P. Calagem e adubação fosfatada no crescimento de mudas de *Mimosa caesalpinifolia* Benth em latossolo vermelho amarelo. **Ciência Florestal**, v. 23, n. 1, p. 89-98, 2013.

COSTA, S.G.; MORATO, E.F.; SALIMON, C.I. Densidade de bambu e estrutura populacional de duas espécies arbóreas pioneiras em florestas secundárias. **Scientia Forestalis**, v. 58, n. 10, p. 363-374, 2012.

CRAVEN, D.; DENT, D.; BRADEN, D.; ASHTON, M.S.; BERLYN, G.D.; HALL, J.S. Seasonal variability of photosynthetic characteristics influences growth of eight tropical tree species at two sites with contrasting precipitation in Panama. **Forest Ecology and Management**, v. 261, p. 1643-1653, 2011.

CRUZ, C.A.F.; PAIVA, H.N.; CUNHA, A.C.M.C. M.; NEVES, J.C.L. Produção de mudas de *Canafístula* cultivadas em latossolo vermelho amarelo álico em resposta a macronutrientes. **Cerne**, v. 18, n. 1, p. 87-98, 2012.

DAHLGREN, J.P.; ERIKSON, O.; BOLMGREN, K.; STRINDELL, M.; EHRLÉN, J. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. **Journal of Vegetation Science**. v. 17, p. 577-582, 2006.

DAVANSO, V.M.; SOUZA, L.A.; MEDRI, M.E.; PIMENTA, J.A.; BIANCHINI, E. 2002. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanadae* Lor. Ex. Griseb (Bignoniaceae) in flooded soil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.45, n. 3, p. 375-384.

DOMINGUES, T.F.; MEIR, P.; FELDPAUSCH, T.R.; SAIZ, G.; VEENENDAAL, E.M.; SCHRODT, F.; BEID, M.; DJAGBLETEY, G.; HIEN, F.; CAMPAORE, H.; DIALLO, A.; GRACE, J.; LLOYD, J. Co-limitation of photosynthetic capacity by nitrogen and phosphorus in West Africa Woodlands. **Plant, Cell and Environment**, v. 33, p. 959-980, 2010.

DESOTGIU, R.; POLLASTRINI, M. CASCIO, C.; GEROSA, G.; MARZUOLI, R.; BUSSOTTI, F. Chlorophyll a fluorescence analysis along a vertical gradient of the crown in a poplar (Oxford clone) subjected to ozone and water stress. **Tree Physiology**, v. 32, p. 976-986, 2012.

EVANS, J.R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of SLA and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant Cell & Environmental**, v. 24, p.755-768, 2001.

FERREIRA, M.J.; CARVALHO GONÇALVES, J.F.; FERRAZ, J.B.S. Crescimento e Eficiência do uso da água de plantas jovens de castanheira da Amazônia em área degradada e submetidas à adubação. **Ciência Florestal**, v. 22, n. 2, p. 393-401, 2012.

FERNANDES, A.R.; BRAZ, A.M.S.; MAIA, P.R.; VIÉGAS, I.J.M. Phosphorus fertilization and base saturation in the formation of *Swietenia macrophylla* seedlings. **Amazonian Journal of Agricultural and Environmental Sciences**, v. 56, n. 3, p. 261-267, 2013.

FONSECA, P.V.; VALERI, S.V.; MIGLIORANZA, E. Padrão de qualidade de mudas de *Trema micrantha* (L) Blume, produzidas sob diferentes períodos de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 26, n. 4, p. 515-523, 2002.

FONTES, A.G.; GAMA-RODRIGUES, A.C.G.; GAMA RODRIGUES, E.F. Eficiência nutricional de espécies arbóreas em função da fertilização fosfatada. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 33, p. 73, p. 9-18, 2013.

FREDEEN, A.L.; RAO, I.M.; TERRY, N. Influence of Phosphorus Nutrition on Growth and Carbon Partitioning in Glycine max. **Plant Physiology**, v. 89, p. 225-230, 1988.

GLEASON, S.M.; ARES, J.R.A. Biomass allocation and phosphorus economics of rain forest seedlings: effects of fertilization and radiation on soil specialists and soil generalists. **Journal of Tropical Ecology**, v. 27, p. 147-161, 2011.

GONÇALVES, J.F.C.; MARENCO, R.A.; VIEIRA, G. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two light environments. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 13, n. 2, p. 149-157, 2001.

GONÇALVES, J.F.C.; SANTOS JUNIOR, U.M. Utilization of the chlorophyll a fluorescence technique as a tool for selecting tolerant species to environments of high irradiance. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 17, n. 3, p. 307-313, 2005.

GONÇALVES, J.F.C.; VIEIRA, G.; MARENCO, R.A.; FERRAZ, J.B.; SANTOS JUNIOR, U.M.; BARROS, F.C. Nutritional status and specific area of mahogany and tonka bean under two light environments. **Acta Amazonica**, v. 35, n. 1, p. 23-27, 2005.

GONÇALVES, J.F.C.; SILVA, C.E.M.; JUSTINO, G.C.; JÚNIOR, A.R.N. Efeito do ambiente de luz no crescimento de plantas jovens de mogno (*Swietenia macrophylla* King). **Scientia Forestalis**, v. 40, n. 95, p. 337-344, 2012.

GUO, Y.P.; CHEN, P.Z.; ZHANG, L.C.Z.; ZHANG, S.L. Effects of different phosphorus nutrition levels on photosynthesis in sasuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc) leaves. **Plant Nutrition and Fertilizer Science**, v. 8, p. 186-191, 2002.

GYMAH, R.; NAKAO, T.; ZAW, M. Effects of Light Intensity and Nutrient on Growth and Electron Transport Rate of Tropical tree Seedlings found in Ghana. **Bulletin of the Faculty of Agriculture**, v. 49, n. 2, p. 69-78, 2003.

GYMAH, R.; NAKAO, T. Early growth and photosynthetic responses to light in seedlings of three tropical species differing in successional strategies. **New Forests**, v. 336, p. 217-236, 2007.

HARRISON, M.T.; EDWARDS, E.J.; FARQUHAR, G.D.; NICOTRA, A.B.; EVANS, Jr. Nitrogen in cell walls of sclerophyllous leaves accounts for little of the variation in photosynthetic nitrogen use efficiency. **Plant, Cell & Environment**, v. 32, p. 259-270, 2009.

HOAGLAND, D.R, ARNON, D.I. 1950. The water culture method for growing plants without soil. University of California. Agricultural Soil. University of California. **Agricultural Experiment Station**, Bekerley, (Circular 347), 1938.

IQBAL, R.M.; RAO, A.R.; RASUL, E.; WAHID, A. **Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model**. In: Pessaraki, M. (Ed.). Handbook of photosynthesis. Marcel Dekker Inc., New York, p. 803–810, 1997.

JAQUETTI, R.K.; GONÇALVES, J.F.C.; FERRAZ, J.B.S.; FERREIRA, M.J.; SANTOS JUNIOR, U.M.; LACERDA, C.F. Green Fertilization enhances the Photosynthetic Performance and the growth of Leguminous Trees for Restoration Plantation in Central Amazon. **American Journal of Plant Sciences**, v. 5, p. 2497-2508, 2014.

KELLY, J.; JOSE, S.; NICHOLS, D.; BRISTOW, M. Growth and physiological response of six Australian rainforest tree species to a light gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 257, p. 287-293, 2009.

LAMBERS, H.; RAVEN, J.; SHAVER, G.R.; SMITH, S.E. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 23, n. 2, p. 95-103, 2008.

LEE, K.A.; LEE, S.H.; WOO, S.Y. Rubisco activity and gene expression of tropical tree species under light stress. **African Journal of Biotechnology**, v. 12, n. 20, p. 2764-2769, 2013.

LICHTENTHALER, H.K.; MAREK, M.V.; KALINA, T.; URBAN, O. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. **Plant Physiology Biochemistry**, v. 45, p. 577-588, 2007.

LIMA, J. D.; SILVA, M.S.; MORAES, W.S.; DANTAS, V.A.A.; ALMEIDA, C.C. Efeitos da luminosidade no crescimento de mudas de Caesalpinioideae. **Acta Amazonica**, v. 38, n. 1, p. 5-10, 2008.

LIN, Z.H.; CHEN, L.S.; CHEN, R.B.; ZHANG, F.Z.; JIANG, H.X.; TANG, N. CO<sub>2</sub> assimilation, ribulose 1,5 biphosphate carboxylase/oxygenase, carbohydrates and photosynthetic electron transport probed by the JIP-test, of tea leaves in response to phosphorus supply. **BMC Plant Biology**, v. 9, n. 43, 2009



MAATHUIS, F.J.M. Physiological functions of mineral macronutrients. **Current opinion in Plant Biology**, v. 12, p. 250-258, 2009.

MARENCO, R.A.; GONÇALVES, J.F.C.; VIEIRA, G. Photosynthesis and leaf nutrients contents in *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae). **Photosynthetica**, v. 39, n.4, p. 539-543, 2001.

MENDONÇA SANTOS, M.L.; SANTOS, H.G.; COELHO, M.R.; BERNARDI, A.C.C.; MACHADO, P.L.O.A.; MANZATTO, C.V.; FIDALGO, E.C.C.C. Soil and Land Use in the Brazilian Amazon. **Soil Biodiversity in Amazon and Other Brazilian Ecosystems**, p. 13-42, 2006.

MIDGLEY, S.; BLYTH, M.; HOWCROFT, N.; MIDGLEY, D.; BROWN, A. Balsa: biology, production and economics in Papua New guinea. Canberra, 98 pp, 2010.

MIYAZAWA, M.; PAVAN, M.A.; MURAOKA, T.; CARMO, C.A.F.S.; MELLO, W.J. Chemical analysis of plant tissues. In: SILVA, F.C. Manual de análises químicas de solos, plantas e Fertilizantes. Brazilian Agricultural Research Corporation, p 172-223, 1999.

MOREIRA, A.; GONÇALVES, J.R.P.; JÚNIOR, C.G.P. **Mapa de Distribuição Aproximada da Fertilidade dos Solos do Estado do Amazonas**. Manaus, Embrapa Amazônia Ocidental, 1-28, 2005.

MOREIRA, F.L.M.; MOTA, F.O.B.; CLEMENTE, C.A.; AZEVEDO, B.M.; BOMFIM, G.V. Adsorção de fósforo em solos do Estado do Ceará. **Revista Ciência Agronômica**, v. 37, n.1, p. 7-12, 2006.

NEVES, O.S.C.; BENEDITO, D.S.; MACHADO, R.V.; CARVALHO, J.G. Crescimento, produção de matéria seca e acúmulo de N,P, K, Ca, Mg e S na parte aérea de mudas de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl.) cultivadas em solo de várzea, em função de diferentes doses de fósforo. **Revista Árvore**, v. 28, n. 3, p 343-349, 2004.

MIYAZAWA, M.; PAVAN, M. A.; MURAOKA, T.; CARMO, C. A. F. S.; MELO, W. J. Análise química de tecidos vegetais. In: Silva, F. C. (Ed.). *Manual de Análise Química de Solos, Plantas e Fertilizantes*. EMBRAPA, Brasília, p. 172-223, 1999.

ONODA, Y.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen use efficiency. **Functional Ecology**, v. 18, p. 419-425, 2004

OOSTERHUS, D.M.; BIBI, A.C.; GONIAS, E.D.; MOZAFFARI, M. Effect of Phosphorus Deficiency on Cotton Physiology. **AAES Research Series**, v. 562, p. 35-38, 2007.

OUKARROUM, A.; EL MADIDI, S.; SCHANSKER, G.; STRASSER, R.J. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP

under drought stress and re-watering. **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, p. 438–446, 2007

PASQUINI, S.C.; SANTIAGO. Nutrients limit photosynthesis in seedlings of a lowland tropical Forest tree species. **Oecologia**, v. 168, p. 311-319, 2012.

PEREIRA, D.C.; BARROS, C.F.; SCARANO, F.R. In situ variation in leaf anatomy and morphology of *Andira legalis* (Leguminosae) in two neighbouring but contrasting light environments in a Brazilian sandy coastal plain. **Acta Botanica brasiliica**, v. 23, n. 1, p. 267-273, 2009.

PIETERS, A.J.; PAUL, M.J.; LAWLOR, D.W. Low sink demand limits photosynthesis under Pi deficiency. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, n. 358, p. 1083-1091, 2001.

PLASSARD, C.; DELL, B. Phosphorus nutrition of mycorrhizal trees. **Tree Physiology**, v. 30, p. 1129-1139, 2010.

POORTER, H.; EVANS, J.R. Photosynthetic nitrogen use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. **Oecologia**, v. 116, p. 26-37, 1998.

POORTER, H.; RENKES. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. **Oecologia**, v. 83, p. 553-559, 1990.

POORTER, H.; NICLAS, K.J.; REICH, P.B.; OLEKSYN, J.; POOT, P.; MOMMER, L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, v. 193, p. 30-50, 2012.

QUESADA, C.A.; PHILIPS, O.L.; SCHUWARZ, M.; CZIMEZIKCL, BAKER, TR, PATINO, S. Fyllas, N M.; HODNETT, M.G.; HERRERA, R.; ALMEIDA, S.; *et al.* Basin wide variation in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, v. 9, p. 2203-2246, 2012.

RADFORD, P.J. Growth analysis formulae - their use and abuse. **Crop Science**, v. 7, n. 3, p. 171-5, 1967.

RAO, M.; ARULANANTAHM, R.; TERRY, N. Leaf Phosphate Status, Photosynthesis and Carbon Partitioning in Sugar Beet. **Plant Physiology**, v. 90, p. 820-826, 1989.

RAO, I.M.; FREENDEN, A.L.; TERRY, N. Leaf Phosphate Status, Photosynthesis, and Carbon Partitioning in Sugar Beet. **Plant Physiology**, v.92, p. 29-36, 1990.

REICH, P.B.; WHL, C.; WALTERS, M.B. *et al.* Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function Among 23 Amazonian tree species. **Oecologia**, v. 86, p. 16-24, 1991.

REICH, P.B.; OLEKSYN, J.; WRIGHT, I.J. Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. **Physiological Ecology**, v. 160, p. 207-212, 2009.

RIDDOCH, I.; LEHTO, I.; GRACE, J. Photosynthesis of tropical tree seedlings in relation to light and nutrient supply. **New Phytology**, v. 119, p. 137-147, 1991.

RIPLEY, B.S.; REDFERN, S.P.; DAMES, J. Quantification of the photosynthetic performance of phosphorus-deficient Sorghum by means of chlorophyll a fluorescence kinetics. **South African Journal of Science**, v. 100, p. 615-618, 2004.

RONQUIM, C.C.; PRADO, C.H.B.A.; DE SOUZA, J.P. Growth, photosynthesis and leaf water potential in Young plants of *Copaifera langsdorffii* under contrasting irradiances. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n.3, p. 97-208, 2009.

ROSSATO, D.R.; TAKAHASHI, F.S.C.; SILVA, L.C.R.; FRANCO, A.C. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 24, n. 3, p. 640-647, 2010.

SANO, T.S.; AMINA, S.I.; NAGATA, T. Phosphate as a limiting factor for the cell division Tobacco BY-2 cells. **Plant Cell Physiology**, v. 40, n. 1, p. 1-18, 1999.

SANTOS JUNIOR, U. M.; GONÇALVES, J. F. C; FEARNside, P. M. Measuring the impact of flooding on Amazonian trees: photosynthetic response models for ten species flooded by hydroelectric dams. **Trees**, v. 27, p. 193-210, 2013.

SALOMÃO, R.P.; SANTANA, A.C.; JÚNIOR, S.B. Seleção de espécies da Floresta Ombrófila densa e indicação da densidade de plantio na restauração florestal de áreas degradadas na Amazônia. **Ciência Florestal**, v. 23, n. 1, p. 139-151, 2013.

SANTOS, R.A.; TUCCI, C.A.; HARA, F.A.S.; SILVA, W.G.S. Adubação fosfatada para a produção de mudas de mogno (*Swietenia macrophylla* King). **Acta Amazonica**, v. 38, n. 3, p. 453-458, 2008.

SANTOS JUNIOR, U.M.; GONÇALVES, J.F.C.; FELDPAUSCH, T.R. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in Tropical tree species planted in degraded areas in Central Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 226, p. 299-309, 2006.

SARDANS, J.; PENUELAS, J.; RODA. Plasticity of leaf morphological traits, leaf nutrient content, and water capture in the Mediterranean evergreen oak *Quercus ilex* subsp. *ballota* in response to fertilization and changes in competitive conditions. **Ecoscience**, v. 13, n. 2, p. 258-270, 2006.

SCHURMANN, P. Redox Signaling in the Chloroplast: The Ferredoxin/Thioredoxin System. **Antioxidants**, v. 5, n. 1, p. 69-78, 2003

SEKINA, N.; YANO, K. Stomatal density of cowpea correlates with carbon isotope discrimination in different phosphorus, water and CO<sub>2</sub> environments. **New Phytologist**, v. 179, p. 799-807, 2008.

SHEN, J.; YUAN, L.; ZHANG, J.; LI, H.; BAI, Z.; CHEN, X.; ZHANG, W.; ZHANG, F. Phosphorus Dynamics: From Soil to Plant. **Plant Physiology**, v. 156, p. 997-1005, 2011

SINGH, K.; BADGUJAR, G.B.; REDDY, V.R.; FLEISHER, D.H.; TIMLIN, D.J. Effect of phosphorus Nutrition on Growth and Physiology of Cotton Under Ambient and Elevated Carbon Dioxide. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 1, p. 1-13, 2013.

STRASSER, R.J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; SRIVASTAVA, A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou, G.C.; Govindjee (Ed.). *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of photosynthesis*, Springer, Dordrecht, p.321-362, 2004

STRASSER, R. J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; QIANG, S.; GOLTSEV, V. Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodo pensis*. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1797, n. 1, p. 313-1.326, 2010.

TERASHIMA, I.; HANBA, Y.T.; TAZOE, YOUSHI; YYRAS, P.; YANO, SATOSHI. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO<sub>2</sub> diffusion: **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 2, p. 342-554, 2006.

THEODOROU, M.E.; PLAXTON, W. Metabolic adaptations of Plant Respiration to Nutritional Phosphate Deprivation. **Plant Physiology**, v. 101, p. 339-344, 1993.

TURNBULL, T.L.; WARREN, C.R.; ADAMS, M.A. Novel mannose sequestration technique reveals variation in subcellular orthophosphate pools do not explain the effects of phosphorus nutrition on photosynthesis in *Eucalyptus globules* seedlings. **New Phytologist**, v.176, p 849-861, 2007.

THOMAS, D.S.; MONTAGU, K.D.; CONROY, J.P. Leaf inorganic phosphorus as a potential indicator of phosphorus status, photosynthesis and growth of *Eucalyptus grandis* seedlings. **Forest Ecology and Management**, v. 223, p. 267-274, 2006.

VITTI, G. C.; FERREIRA, A. C. **Síntese de análises químicas em tecido vegetal**. ESALQ - Departamento de Ciência do Solo, 1997.

WARREN, C.R. How does P affect photosynthesis and metabolite profiles of *Eucalyptus globules*? **Tree Physiology**, v. 31, p. 727-739, 2011.

WISSUWA, M.; GAMAT, G.; ISMAIL, A.M. Is root growth under phosphorus deficiency affected by source or sink limitations? **Journal of Experimental Botany**, v. 56, n. 417, p. 1943-1950, 2005.

WIKA, T.; ROBAKOWISKI, P.; ZYTKOWIAK, R. Acclimation of leaves to contrasting irradiance in juvenile trees differing in shade tolerance. **Tree Physiology**, v. 27, p. 1293-1306, 2007

WU, P.F.; Ma, X.; TIGABU, M.; HUANG, Y.; ZHOU, L.; CAI, L.; HOU, X.; ODEN, P.C. Comparative accumulation and photosynthetic rate of seven species of Eucalypt in response to phosphorus supply. **Journal of Forestry research**, v. 25, n. 2, p. 377-383, 2014.

ZHU, F.; Lu, X.; MO, J. Phosphorus limitation on photosynthesis of two dominant understory species in a lowland forest. **Journal of Plant Ecology**, v. 1: p. 1-9, 2014.