

Produtividade do Fósforo em *Eucalyptus globulus*

Lobo do Vale, R.¹; Lima, M. J.²; Almeida, M. H.¹, Pereira, J. S.¹

¹Departamento Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Tapada da Ajuda, 1349-017 LISBOA

²Divisão de Parques e Zonas Verdes, Câmara Municipal de Cascais.

Resumo. O objectivo deste trabalho foi estudar a produtividade do fósforo (aumento de biomassa por unidade de fósforo na planta e por unidade de tempo, P_p) em *Eucalyptus globulus*. A metodologia utilizada foi desenvolvida por Ingestad & Lund (1979), na qual as relações nutrição/crescimento são estudadas em condições de nutrição e crescimento em equilíbrio dinâmico, ou seja, com concentrações internas de nutrientes constantes e taxa de crescimento relativo constante. As aplicações deste método são inúmeras, desde uma melhor utilização de fertilizantes em viveiro até à compreensão do comportamento das plantas e do crescimento em condições naturais, em termos fisiológicos. O estudo incluiu três clones e um lote seminal, que foi utilizado como controlo, aos quais foram aplicados 3 níveis de nutrição, um óptimo (OP, com livre acesso de nutrientes) e dois sub-óptimos de nutrição de fósforo (PA e PB, com taxas de adição relativa de fósforo de 4 e 2%, respectivamente). Determinaram-se os valores da taxa máxima de crescimento relativo (R_{Gmax}), da concentração óptima de fósforo (conteúdo mínimo de fósforo na planta necessário para alcançar a taxa máxima de crescimento relativo, P_{opt}) e da produtividade do fósforo (P_p). Observaram-se diferenças significativas na P_p entre o clone MP11 e o lote seminal. O clone MP11 foi o que apresentou a maior P_p , mas com a mais baixa R_{Gmax} , embora não significativamente diferente dos outros clones ou lote seminal (4.58 - 7.08 % dia⁻¹). Os valores obtidos para a P_p (14.1 - 29.18 g (PS) g⁻¹ (P) dia⁻¹) estão em consonância com outros estudos.

Palavras-chave: produtividade do fósforo, *Eucalyptus globulus*, clones, fósforo, nutrição, crescimento.

INTRODUÇÃO

A importância da disponibilidade de nutrientes para o crescimento das plantas tem sido reconhecida e estudada de modo sistemático desde, pelo menos, meados do século XIX, quando se estabeleceram conceitos como, p.e., a Lei do Mínimo de Leibig. As relações quantitativas foram, contudo, expressas ao nível prático, tal como a relação entre a quantidade de fertilizante adicionado e a produção (Agren & Bosatta, 1996). A técnica experimental tradicionalmente utilizada em estudos de nutrição consistia em alterações regulares da solução nutritiva, geralmente uma vez por semana, tendo como variável de estudo a concentração de nutriente na solução (Ingestad & Lund, 1979). Em outras ocasiões, utilizaram-se soluções estáticas com concentrações relativamente elevadas de nutrientes de modo a evitar o esgotamento dos nutrientes (Wild & Breeze, 1981). Contudo, a investigação demonstrou que a propriedade principal das soluções nutritivas para a taxa de absorção de nutrientes e crescimento não era a concentração, mas as quantidades de nutriente fornecidas por unidade de tempo em relação à taxa de crescimento. Como consequência, os níveis de nutrientes não se mantinham constantes durante o período experimental e os resultados reflectiam os efeitos das alterações das condições em nutrientes, em vez dos seus níveis específicos, e os processos adaptativos das plantas não seguiam a taxa de alteração que ocorreria em condições naturais (Ingestad & Lund, 1979).

No início dos anos de 1970, Ingestad & Lund (1979) desenvolveram uma técnica de crescimento, na qual as relações nutrição/crescimento foram estudadas sob nutrição e

crescimento em equilíbrio dinâmico, ou seja, com concentrações internas de nutrientes constantes e taxa de crescimento relativo (R_G) constante.

O fósforo (P) é um macronutriente essencial a todos os organismos vivos que, embora absorvido em quantidades muito menores que o azoto (0.1 a 0.4 %), não se encontra disponível em quantidade suficiente na grande maioria dos solos e culturas (Santos, 1991; Vance *et al.*, 2003). Comparados com solos agrícolas, os solos florestais são geralmente extremamente deficientes em fósforo (McLaughlin, 1996). A disponibilidade do fósforo limita a fixação do azoto nos estados iniciais do desenvolvimento dos solos e da sucessão das plantas (McLaughlin, 1996) e limita frequentemente o crescimento das plantas (Hammond *et al.*, 2004), tornando-se, por isso, necessário aplicá-lo sob a forma de fertilizantes (Santos, 1991). Contudo, a aplicação de fósforo é insustentável porque as fontes naturais de fósforo (p.e. rochas fosfatadas) poderão estar exauridas dentro de 60-90 anos (Runge-Metzger, 1995). Assim, a aplicação de fósforo deverá ser minimizada, quer seja através da utilização ou desenvolvimento de culturas que sejam eficientes na aquisição e/ou utilização do fósforo, de modo a que seja necessário aplicar uma menor quantidade de fertilizante, quer seja através do desenvolvimento de métodos eficazes na monitorização de estado nutricional das culturas, permitindo uma gestão mais eficiente da fertilização de fósforo (Hammond *et al.*, 2004). A fertilização fosfatada vem sendo uma prática comum para aumentar a concentração de fósforo até um nível que permita o crescimento óptimo da planta (Ferreira *et al.*, 2004) e há quem refira (Judd *et al.*, 1996) que a maior componente do conceito de fertilidade deva ser baseada na disponibilidade de fósforo.

A importância da *E. globulus* no nosso País é inequívoca, não só por se tratar da 3ª espécie florestal mais representativa em termos de área ocupada, mas também por constituir a base do abastecimento da indústria de celulose. As suas excepcionais características para a produção de pasta de papel de qualidade e a sua elevada taxa de crescimento, tornam-na uma espécie muito interessante em termos económicos e a mais avançada em termos de melhoramento florestal. Ocupa cerca de 21% da área florestal em Portugal (DGF, 2001), distribuindo-se por todo o país, sobretudo na zona litoral, onde se desenvolve melhor. A floresta clonal no país deve rondar actualmente os 15.000 ha com taxas anuais de florestação clonal na ordem dos 2.000 a 4.000 ha (Almeida *et al.*, 2005). Ao todo, mais de 700.000 há foram já plantados em Portugal com *E. globulus* (Costa e Silva *et al.*, 2004)

O objectivo deste trabalho foi estudar a produtividade do fósforo em clones de *E. globulus* Labill, bem como de um lote seminal. A produtividade dos nutrientes é utilizada para calcular a taxa de absorção de nutriente necessária para manter o estado interno de nutriente constante e óptimo (Ingstad, 1988).

CONCEITOS TEÓRICOS E SUA APLICABILIDADE

A nutrição em equilíbrio dinâmico (*steady-state*) implica que a taxa de absorção relativa do nutriente (R_U) seja igual à taxa de crescimento relativo (R_G), i.e.,

$$R_U = \frac{1}{n} \frac{dn}{dt} = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt} = R_G$$

Ou seja, nestas condições há, por definição, igualdade entre a taxa de absorção relativa de nutrientes e a taxa de crescimento relativo, e a taxa líquida de absorção é o produto da concentração interna e a taxa de crescimento relativo.

Experimentalmente, a R_U pode ser obtida por uma taxa de adição relativa (R_A) igual. Assim, a R_U e a R_A de um nutriente podem ser calculadas através da resolução de seguinte equação diferencial:

$$R_U = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt} = \frac{d(\ln W)}{dt} = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1} = \frac{\ln n_2 - \ln n_1}{t_2 - t_1}$$

A relação linear entre a concentração interna de nutriente e R_G ou R_U (Figura 1), observada na nutrição em equilíbrio dinâmico, pode ser expressa do seguinte modo:

$R_G = P_n (c_n - c_{n,min})$, onde P_n (produtividade do nutriente) e $c_{n,min}$ (concentração interna mínima de nutriente) são constantes, embora variem entre espécies.

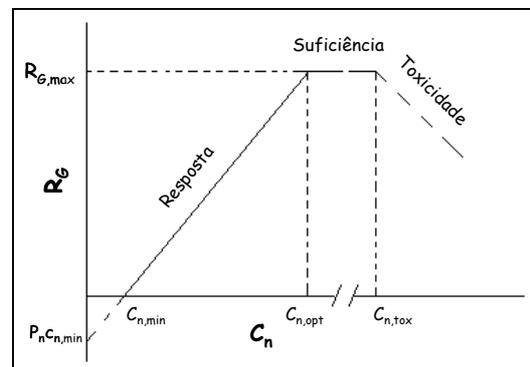


Figura 1. Esquema da relação linear entre a concentração de nutriente e a taxa de crescimento relativo

Esta equação não é válida para todas as concentrações de nutrientes. Abaixo de $C_{n,min}$ a planta está em deficiência e não há resposta ao aumento da concentração de nutriente. Com concentrações internas acima do $C_{n,min}$, a planta irá responder através do aumento da sua R_G linearmente com as concentrações internas de nutrientes até à taxa máxima de crescimento relativo (R_{Gmax}), ou seja, até à concentração ótima, a concentração mínima consistente com a R_{Gmax} . Com concentrações superiores há consumo de luxo, toxicidade, etc.

A concentração interna mínima de nutriente ($c_{n,min}$) significa o limiar de crescimento ($R_G=0$) e pode-se considerar que corresponde ao nutriente inactivo ou “estrutural”. O parâmetro P_n (o declive da recta) representa a produtividade do nutriente, o aumento de biomassa por unidade de nutriente metabolicamente activa na planta e por unidade de tempo. Assim, a R_G é uma função linear da concentração interna de nutriente, sendo a produtividade o declive e a $c_{n,min}$ a intercepção das abcissas.

Para manter constante a concentração de nutriente na planta, a sua quantidade na planta tem de aumentar com uma R_U igual à R_G . Da equação acima, vem que R_G é constante e que a alteração da quantidade de nutriente é exponencial, donde se conclui que só sob crescimento exponencial pode ser constante a concentração de nutriente na planta e vice-versa, só quando as plantas crescem a taxas de crescimento exponencial têm concentrações de nutriente constantes.

Estas relações são válidas nos intervalos sub-óptimos e no estado ótimo do nutriente ($c_n \leq c_{n,opt}$) e R_U ótima ($R_U \leq R_{U,opt}$). O ponto do ótimo é definido pela menor concentração interna ($c_{n,opt}$) para a qual ocorre a R_{Gmax} , e pode ser interpretado como o estado em nutriente para o qual os mecanismos de crescimento estão saturados relativamente ao nutriente.

Convém referir que a produtividade em nutrientes das plantas não é uma característica constante. Ela altera-se com a idade da planta, disponibilidade de nutrientes, intensidade da luz e comprimento do dia, temperatura, concentração de CO_2 na atmosfera, disponibilidade de água e etc. (Ericsson et al., 1996).

A informação recolhida na literatura sugere uma grande influência das condições do *site* (disponibilidade de água ou nutrientes) na produtividade da *E. globulus* em plantações industriais (Pereira et al., 1995), reflectindo a importância de combinar as espécies ou clones com o *site*, de acordo com a fertilidade do solo e os requisitos nutricionais da planta (Foelkel & Assis, 1995; Harper et al., 1999). Espécies que crescem em solos pobres mostram, frequentemente, uma resposta modesta à adição de nutrientes, o que poderá limitar a sua utilidade comercial de produção de madeira de elevado volume (Kriedemann & Cromer,

1996). A selecção de árvores que respondam de certo modo à fertilização pode: (1) aumentar claramente a eficiência económica da fertilização; (2) aumentar o valor dos programas de melhoramento florestal; (3) minimizar o stress mineral sem fertilização (Duryea et al., 1984). Por outro lado, o desenvolvimento de cultivares eficientes no uso do fósforo pode ser um meio possível de reduzir a procura de rocha-P dado que muitos estudos mostraram haver diferenças na tolerância a stress de baixo-P entre genótipos (Liu et al., 2004). A eficiência em nutrientes deve ser lembrada como um parâmetro de melhoramento florestal nas florestas futuras (Foelkel & Assis, 1995). Poder-se-á combinar clones com taxas de crescimento elevadas com baixas necessidades em nutrientes para utilizar em solos pobres em nutrientes.

A interpretação biológica deste conceito é que o crescimento e a absorção são proporcionais ao conteúdo proteico e verificou-se que o conceito tem uma ampla validade (Agren, 1985) e influencia de modo decisivo a regulação do crescimento e a partição da biomassa (Ingestad, 1988) e também as taxas de absorção e de distribuição dos nutrientes (Ingestad & Agren, 1988). O conceito constitui, assim, uma ferramenta para o cálculo e previsão da taxa de absorção potencial dos nutrientes e, conseqüentemente, das necessidades de fertilização das culturas (Ingestad, 1988). Uma outra vantagem deste método é que, durante o crescimento exponencial, as conclusões obtidas acerca da dependência do crescimento de outras variáveis ambientais é em larga escala independente do tamanho da planta ou da idade (Ericsson, 1995).

Este método pode ser aplicado com inúmeros objectivos e em diferentes meios de crescimento das raízes, que permitam às plantas crescer em condições estáveis de nutrientes. Nos viveiros de plantas permitirá uma melhor utilização dos fertilizantes ou o controlo de situações não óptimas, se se pretender, p.e., mais economia, melhor qualidade dos produtos ou quaisquer outras vantagens que se possam tirar desta situação. Em estudos de fisiologia, permitirá uma melhor compreensão do comportamento das plantas e do crescimento em condições naturais (Ingestad & Lund, 1979).

MATERIAL E MÉTODOS

Material Vegetal e Condições de Crescimento

A produtividade do fósforo foi estudada durante a fase juvenil em três clones e um lote seminal de *E. globulus*, tendo o último sido utilizado como controlo. A escolha inicial dos clones baseou-se num estudo anterior sobre a eficiência do uso de nutrientes (Lobo do Vale et al., em preparação), no qual se observaram comportamentos contrastantes no crescimento e na eficiência do uso dos nutrientes (N e P). Os clones utilizados pertenciam à população de produção do RAIZ (Instituto de Investigação da Floresta e do Papel, Herdade da Torre Bela Apartado 15, 2065 Alcoentre, Portugal), tendo as seguintes designações: MN52, CN5 e MP11. Os clones MN52 e CN5 estavam incluídos na recomendação clonal de 1998 daquele Instituto (ano em que se iniciou este estudo; José Araújo, comunicação pessoal). Adicionalmente, o clone CN5 é considerado ser tolerante à secura (Costa e Silva et al., 2004) e o clone MP11 demonstra um bom comportamento numa vasta gama de condições ambientais (Osório et al., 1998). A produção dos clones teve lugar no RAIZ. Utilizaram-se sementes comerciais de *E. globulus*, cedidas pelo RAIZ.

As plantas cresceram numa sala, em ambiente controlado, com temperaturas 25/20°C (dia/noite) e um fotoperíodo de 13 horas. A iluminação foi feita com lâmpadas de vapor de sódio de 400W (Osram Planta) e painéis de lâmpadas fluorescentes de 58W (Osram, Lumilux Plus). A radiação fotossinteticamente activa (PPFD) medida ao nível das folhas foi de 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e a humidade relativa de 50% aproximadamente. Utilizaram-se vasos de plástico de 1.7 litros e um substrato inerte, pedra-pomes (Pomiflor, Pumex, S.A., Lipari, Itália), de

granulometria média (0-15mm), permitindo a retenção da água necessária à manutenção das condições de equilíbrio dinâmico. Considerou-se suficiente a aplicação da rega, seguida da pipetagem da solução nutritiva, a cada 2 dias. A dotação de rega (150 ml) foi superior à necessária, de modo a permitir uma lavagem de nutrientes eventualmente não consumidos na adição anterior. Utilizou-se uma solução nutritiva adequada ao crescimento do eucalipto e com proporções adequadas de fósforo em relação aos outros nutrientes. A proporção recomendada é de 8 P para 100 N (Ericsson & Ingestad, 1988).

Consideraram-se 3 tratamentos, correspondentes a 3 níveis de nutrição de fósforo: um ótimo (OP, com livre acesso de fósforo), e dois sub-ótimos (PA e PB, com taxas de adição relativa de fósforo de 4 e 2%, respectivamente).

Uma fase de fornecimento livre de nutrientes precedeu o início dos tratamentos, propriamente ditos, que permitiu às plantas eliminar quaisquer carências nutricionais (com a duração de duas semanas), após o que submetem as plantas a diferentes taxas de adição relativa de nutrientes. De seguida houve que deixar as plantas alcançar as taxas de crescimento sub-ótimas pretendidas (4 e 2%), correspondentes a concentrações de nutrientes constantes na planta, ou seja, à condição de equilíbrio dinâmico (*lag phase*, 4 e 6 semanas, para os tratamentos PA e PB, respectivamente). no qual houve uma alteração do estado ótimo original para as condições sub-ótimas.

Para cada clone e lote seminal, foram estimados os conteúdos em fósforo baseados em dados obtidos em plantas semelhantes (dos mesmos lotes). Os conteúdos em fósforo foram utilizados para calcular as quantidades de fósforo a adicionar exponencialmente para as diferentes taxas de adição relativa de fósforo, de acordo com a metodologia desenvolvida por Ingestad (1982): 8% ao dia nas condições ótimas de nutrição de fósforo (tratamento OP) e 4% e 2% ao dia nas condições sub-ótimas (tratamentos PB e PA, respectivamente).

As taxas de adição relativa foram calculadas de acordo com a seguinte fórmula:

$$X = X_0 (\exp(R_A * t) - 1),$$

sendo X a quantidade de fósforo fornecida, X_0 a quantidade inicial de fósforo nas plantas, R_A a taxa de adição relativa (dia^{-1}) e t o tempo de fornecimento de nutrientes (dias).

Colheitas e Análises Químicas

Em cada tratamento realizaram-se 3 colheitas destrutivas, em 5 plantas por clone ou lote seminal, para quantificação da biomassa da planta (raiz, caule e folhas), área foliar e quantidade de nutrientes na planta (ao nível da planta inteira), sendo a 1ª colheita no início do período estimado para a condição de equilíbrio dinâmico nas diferentes taxas de adição relativa (R_A), a 2ª colheita, intermédia, para monitorização, e a colheita final. As raízes foram cuidadosamente lavadas e separadas do substrato. Cada componente da biomassa foi então seco em estufa durante, pelo menos, 48 horas a 70°C, seguido de colocação num excicador para determinação do peso seco. A área foliar foi medida imediatamente após a colheita com um planímetro electrónico (LI-3000A, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, EUA). Após a determinação do peso seco, foi constituída uma amostra compósita para cada planta, que foi moída num moinho de esferas e posteriormente enviada para o Laboratório Químico Agrícola Rebelo da Silva (Apartado 3228, 1301-093 Lisboa, Portugal) para análise de N (LECO CNS-2000, analisador de carbono, azoto e enxofre) e P (método ICP, inductively coupled plasma).

Análise dos Dados

O crescimento foi determinado como taxa de crescimento relativo, R_G (aumento peso seco dia^{-1}), de acordo com a seguinte forma:

$$R_G = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1)$$

sendo W_2 e W_1 o peso seco das plantas nas colheitas final e no início da fase de equilíbrio dinâmico e t_2-t_1 o número de dias da experiência.

A produtividade do fósforo foi calculada como o declive da regressão linear entre a concentração de fósforo na planta e a taxa de crescimento relativo (R_G) obtida para os tratamentos sub-óptimos (PA e PB) (Ingestad, 1982). A taxa máxima de crescimento relativo (R_{Gmax}) foi estimada a partir dos dados obtidos para o tratamento óptimo, considerando o declive da regressão linear igual a zero. A concentração óptima de fósforo (P_{opt}) foi determinada pela intersecção das duas relações lineares.

A análise estatística dos diferentes parâmetros medidos, consistiu numa ANOVA a um factor (SAS 8.01, SAS Institute Inc. Cary, NC, USA). Utilizou-se o teste de comparação múltipla de médias de Student-Newman-Keuls. O nível de confiança foi 0.05.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A relação entre o conteúdo de fósforo na planta e a taxa de crescimento relativo (R_G) para cada clone e lote seminal é ilustrada na Figura 2.

Na Tabela 1 podem observar-se os valores da produtividade do fósforo, a taxa máxima de crescimento relativo (R_{Gmax}) e a concentração óptima de fósforo (P_{opt}). Observaram-se diferenças significativas na produtividade do fósforo, que foi maior no clone MP11, e o único significativamente diferente do lote seminal, o menos produtivo. Apesar da informação disponível ser limitada, os valores obtidos para a P_p (14.1 - 29.18 g (PS) g^{-1} (P) dia^{-1} , Figura 12) estão em consonância com outros estudos, nomeadamente, com a bétula (cerca de 38.88 g (M.S.) g^{-1} (P) dia^{-1} , (Ericsson & Ingestad, 1988) e com o pinheiro bravo (14.2-23.3 mg (M.S.) mg^{-1} (P) dia^{-1}) Nguyen-Queyrens (comunicação pessoal).

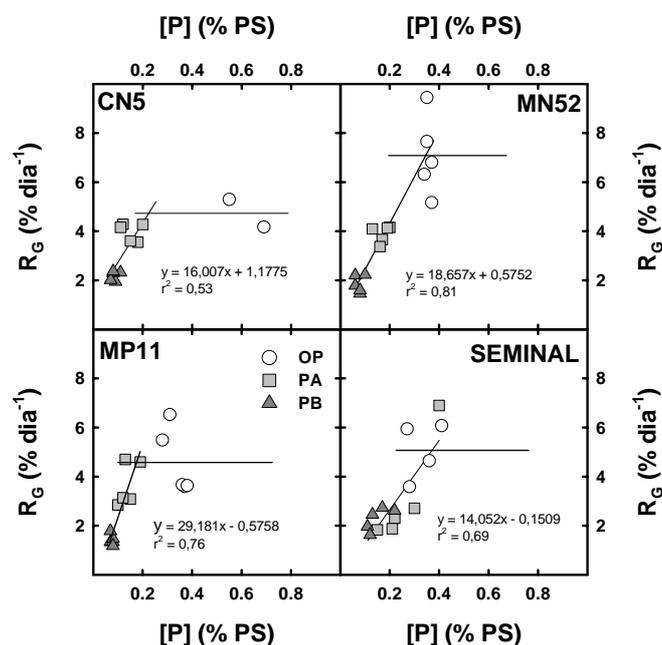


Figura 2. Relação entre o conteúdo de fósforo ([P]) e a taxa de crescimento relativo (R_G) nos diferentes clones e lote seminal nos diferentes tratamentos óptimo (OP, acesso livre) e sub-óptimos (PA e PB, $R_A = 4$ e 2% , respectivamente), a partir da qual se ajustaram as rectas que permitiram determinar a P_p , R_{Gmax} e P_{opt} . Cada ponto representa uma planta. Podem observar-se duas fases distintas. Do lado direito de cada gráfico está representado o tratamento óptimo, no qual o valor médio (declive da regressão linear igual a zero) indica a R_{Gmax} alcançada por cada clone ou lote seminal. Do lado esquerdo de cada gráfico estão representados os tratamentos sub-óptimos (PA e PB), a partir dos quais se calculou a P_p .

Tabela 1. Comparação entre clones e lote seminal para a produtividade do fósforo (P_p), taxa máxima de crescimento relativo (R_{Gmax}) e concentração ótima de fósforo (P_{opt}). Os valores representam a média±erro padrão. Valores com a mesma letra não são significativamente diferentes para $p=0.05$.

	P_p (g PS g ⁻¹ P.dia ⁻¹)	R_{Gmax} (% dia ⁻¹)	P_{opt} (% MS)
MN52	18.66 ab	7.08 ± 0.72 a	0.35
MP11	29.18 a	4.58 ± 0.18 a	0.18
CN5	16.01 ab	4.73 ± 0.56 a	0.22
Seminal	14.05 b	5.33 ± 0.53 a	0.37

A taxa máxima de crescimento relativo variou entre 4.58 ± 0.18 e 7.08 ± 0.72 , tendo o clone MN52 apresentado a maior R_{Gmax} e o lote seminal a menor R_{Gmax} . A R_{Gmax} expressa a capacidade de crescimento de um genótipo. A taxa de crescimento relativo das plantas alcançada em condições de crescimento favoráveis pode ser usada como um instrumento muito útil de avaliação da capacidade potencial das espécies para tirar vantagem das oportunidades de crescimento, ou seja, da estratégia de crescimento das espécies (Wright & Westoby, 2001). As taxas de crescimento relativo dos eucaliptos são baixas, quando comparadas com espécies de culturas ou pastagens (Grove *et al.*, 1996)

A concentração ótima de fósforo (P_{opt}), determinada pela intersecção das duas relações lineares (Figura 2, Tabela 1), dá-nos o valor mínimo do conteúdo em fósforo consistente com a R_{Gmax} (Agren, 1985), tendo-se observado que o clone MP11 necessitou de menos fósforo para alcançar a R_{Gmax} enquanto que o clone MN52 e o lote seminal necessitaram de mais fósforo. Os valores obtidos foram, no entanto, inferiores aos conteúdos em fósforo de todos os clones, podendo indicar um potencial para o consumo de luxo nestes clones. Este aspecto já tinha sido observado em *E. globulus* (Ericsson, 1994) e em *Betula pendula* (Ericsson & Ingestad, 1988). De qualquer modo, a absorção de nutrientes em excesso imediatamente a seguir às necessidades é benéfico para o crescimento e permite às plantas contrabalançar com períodos de baixa disponibilidade de nutrientes (Ericsson, 1994). Os clones MP11 e CN5 necessitaram de menos fósforo para expressar a R_{Gmax} que o lote seminal. No clone MN52, a R_{Gmax} implicou quantidades elevadas em fósforo para a sua expressão. Ericsson (1994) refere P_{opt} de 0.3 mg mg^{-1} , valor este que se encontra dentro do intervalo de variação aqui observado.

Comparando os 3 clones e o lote de semente comercial, é interessante notar que o lote seminal, ou seja material não melhorado geneticamente, apresenta a mais baixa produtividade do fósforo e o maior conteúdo deste nutriente para a R_{Gmax} , apesar de nestes parâmetros não ser significativamente diferente dos clones (excepção feita ao clone MP11 na P_p), podendo assim reflectir um desempenho inferior em termos de crescimento no campo. A aparente superioridade adaptativa do clone MP11 face à deficiência em fósforo, devido à maior P_p , não parece ser melhorada pela capacidade de uma prospecção do solo quando se reduz a nutrição em fósforo, como observado por Liu *et al.* (2004), mas sim com uma taxa de crescimento modesta associada a baixas necessidades do nutriente. O aumento da absorção de fósforo em condições não limitantes (R_A elevada), como observado no clone CN5, sem um claro efeito no crescimento indica que o fósforo foi temporariamente armazenado em quantidades excedentárias de fosfato nos vacúolos (Gusewell, 2004). Esta capacidade pode ser ecologicamente importante, dado que, na natureza, ocorrem variações sazonais da disponibilidade de fósforo (Chapin, 1983). Por último, o conteúdo das sementes pode ter influência na resposta das plantas ao stress em fósforo (Liu *et al.*, 2004).

Evidência experimental aponta a *E. globulus* como utilizador eficiente de fósforo (Ericsson, 1994; Goes, 1977), o que, no entanto, não está relacionado com necessidades fisiológicas durante a fase juvenil, de planta (Ericsson *et al.*, 1992), em que têm necessidades elevadas de

fósforo, que vão diminuindo com a idade (Barros & Novais, 1996), explicando os valores elevados aqui observados, em condições óptimas.

Observaram-se diferenças significativas no padrão de partição da biomassa entre os diferentes clones e lote seminal estudados, tanto no tratamento óptimo como nos tratamentos sub-óptimos (Figura 3). O padrão de partição da biomassa entre as diferentes partes da planta mostrou grandes semelhanças com outras espécies de crescimento rápido, como a bétula, o salgueiro ou o choupo, independentemente do regime de nutrição aplicado (Ericsson, 1994). O aumento da limitação em fósforo provocou alterações no padrão de partição da biomassa dos clones (Figura 3) que se traduziram num aumento da proporção da biomassa das raízes acompanhado por um decréscimo da proporção da biomassa das folhas, com o consequente aumento da razão raiz/parte aérea (Figura 4). Este resultado traduz a resposta conhecida das plantas em condições de crescimento limitantes em fósforo (p.e. Ericsson, 1994; Groot *et al.*, 2003; Gutierrez-Boem & Thomas, 2001; Liu *et al.*, 2004; Topa & Cheeseman, 1992).

As plantas vão disponibilizar os seus recursos de modo a aumentar a absorção do recurso que mais limita o crescimento (Weiner, 2004). Assim, o aumento relativo da partição da biomassa para as raízes permite à planta explorar maiores volumes de solo, para capturar os nutrientes necessários à continuação da expansão das folhas (Hammond *et al.*, 2004).

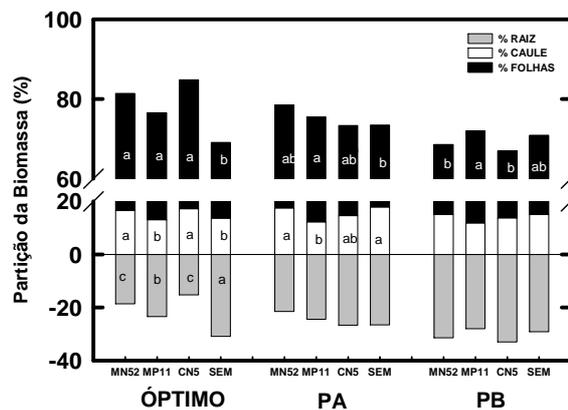


Figura 3. Partição da biomassa (% de raiz, caule e folhas) dos clones e lote seminal nos diferentes tratamentos óptimo (OP, acesso livre) e sub-óptimos (PA e PB, $R_A = 4$ e 2% respectivamente). Valores com a mesma letra não são significativamente diferentes para $p=0.05$.

Analisando a evolução dos diferentes clones, os clones MN52 e CN5 manifestaram um comportamento idêntico, ou seja, sofreram uma forte redução na proporção da biomassa das folhas e um correspondente aumento da proporção da biomassa das raízes. O clone MP11 apresentou apenas uma ligeira redução na proporção da biomassa das folhas e um ligeiro aumento na proporção da biomassa da raiz. O lote seminal constitui aqui uma exceção, por se terem mantido próximas as proporções dos componentes da biomassa. O comportamento do lote seminal poderá ser explicado pelo facto de as reservas na semente serem pequenas, o que torna a nutrição e o crescimento muito dependente do fornecimento externo de nutrientes nas fases iniciais do desenvolvimento da planta (Liu *et al.*, 2004), havendo um maior investimento no sistema radicular, para aumentar a absorção dos nutrientes. Os clones revelaram-se muito mais sensíveis à limitação do fósforo que o lote seminal.

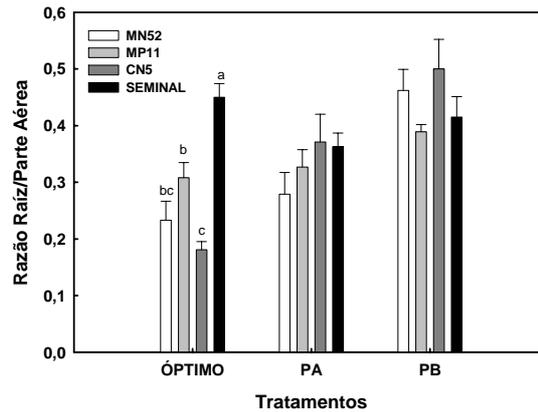


Figura 4. Razão raiz/parte aérea dos clones e lote seminal nos diferentes tratamentos ótimo (OP, acesso livre) e sub-ótimos (PA e PB, $R_A = 4$ e 2% respectivamente). Os valores representam a média±erro padrão. Valores com a mesma letra não são significativamente diferentes para $p=0.05$.

Espécies de meios pobres em nutrientes não têm necessariamente de aumentar a partição da biomassa para as raízes como as espécies provenientes de meios mais férteis (Aerts & Chapin, 2000), o que poderá explicar as ligeiras alterações observadas no clone MP11, que apresenta bons desempenhos numa vasta gama de condições ambientais (Osório *et al.*, 1998). Os clones onde se observaram as maiores alterações na partição da biomassa (MN52 e CN5) foram os que apresentaram os melhores crescimentos (Tabela 1). Igualmente, as menores alterações na partição da biomassa combinaram com os menores crescimentos (MP11 e lote seminal). Regra geral, o aumento da razão raiz/parte aérea em plantas deficientes em fósforo está correlacionado com um aumento da partição de hidratos de carbono através das raízes (Marschner, 1995; Vance *et al.*, 2003). Costa e Silva *et al.* (2004) referem valores da partição da biomassa, para o clone CN5 e em condições não limitantes, de $15.5 \pm 0.8\%$ e $51.4 \pm 1.6\%$, da raiz e das folhas, respectivamente, valores estes bastante próximos dos obtidos no tratamento OP, neste clone.

A área foliar por unidade de peso seco das folhas (SLA) variou significativamente entre clones e lote seminal no tratamento PB e decresceu com a redução na disponibilidade de fósforo (Figura 5). À semelhança de outros estudos (Kirschbaum & Tompkins, 1990), as plantas que cresceram com a mais baixa R_A de fósforo, tiveram folhas com SLA consideravelmente inferior do que as plantas dos outros tratamentos. Os intervalos de variação da SLA estão em consonância com outros estudos realizados em ambiente controlado (Close *et al.*, 2005; Costa e Silva *et al.*, 2004; Pereira *et al.*, 1994a; Whitehead & Beadle, 2004), e são superiores aos encontrados na literatura para plantações de *E. globulus* (Borrallho & Pereira, 2000; Pereira, 1983; Pereira *et al.*, 1994b; Whitehead & Beadle, 2004), como seria de esperar, dado a SLA ser normalmente maior em plantas jovens (Specht, 1996). Por outro lado, quando os eucaliptos são cultivados em ambiente controlado os valores da SLA são consideravelmente elevados, indicando uma forte adaptabilidade da SLA às condições de crescimento (Whitehead & Beadle, 2004). Pode haver uma grande variabilidade genética na SLA, ie, plantas de diferentes populações das mesmas espécies, mesmo crescendo em condições idênticas, podem exibir grandes diferenças na SLA (Shipley & Almeida-Cortez, 2003; Wilson *et al.*, 1999). Note-se aqui (Figura 5) as diferenças observadas entre os clones e o lote seminal nos tratamentos sub-ótimos.

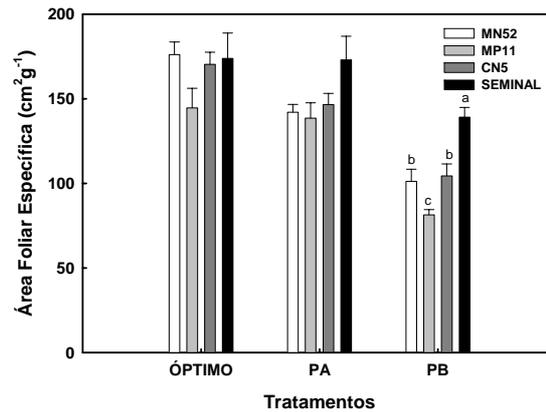


Figura 5. Área foliar específica (SLA, cm^2g^{-1}) dos clones e lote seminal nos diferentes tratamentos ótimo (OP, acesso livre) e sub-ótimos (PA e PB, $R_A = 4$ e 2% respectivamente). Os valores representam a média \pm erro padrão. Valores com a mesma letra não são significativamente diferentes para $p=0.05$.

A SLA é muito influenciada pela concentração de nutrientes (N, P, etc.) no citoplasma (Specht, 1996) e a redução da SLA com a disponibilidade de fósforo é esperada porque a deficiência em fósforo tem maior influência na expansão foliar do que na produção de assimilados (Gutierrez-Boem & Thomas, 2001), resultando em menos citoplasma e mais tecido estrutural por unidade de peso seco (Specht, 1996).

Folhas com baixo SLA apresentam um comportamento superior em ambientes pobres em recursos onde a retenção dos recursos capturados tem prioridade máxima (Wilson et al., 1999).

REFERÊNCIAS

- Aerts, R. & Chapin, F. S. (2000). The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns. *Advances in ecological research* **30**, 1-68.
- Agren, G. I. (1985). Theory for growth of plants derived from the nitrogen productivity concept. *Physiologia Plantarum* **64**, 17-28.
- Agren, G. I. & Bosatta, E. (1996). Theoretical Ecosystem Ecology. Understanding element cycles. Cambridge: Cambridge University Press.
- Almeida, M. H., Araujo, M. C., Araujo, J. A., Costa e Silva, F., Neves, I., Paiva, V., Santiago, A. & Ribeiro, D. (2005). Melhoramento genético do eucalipto: que impacto na realidade? In *5º Congresso Florestal Nacional*. Viséu.
- Barros, N. F. & Novais, R. F. (1996). Eucalypt Nutrition and Fertilizer Regimes in Brazil. In *Nutrition of Eucalypts*, eds P. M. Attiwill & M. A. Adams), pp. 335-355: CSIRO Australia.
- Borrvalho, N. M. G. & Pereira, J. S. (2000). The role of genetics and its physiological basis, to improve productivity in eucalypt plantations. In *Eucalypts in the Mediterranean basin: perspectives and new utilization*, pp. 49-56. Taormina, Italu.
- Chapin, F. S. (1983). Adaptation of Selected Trees and Grasses to Low Availability of Phosphorus. *Plant and Soil* **72**, 283-287.
- Close, D. C., Bail, I., Hunter, S. & Beadle, C. L. (2005). Effects of exponential nutrient-loading on morphological and nitrogen characteristics and on after-planting performance of *Eucalyptus globulus* seedlings. *Forest Ecology and Management* **205**, 397-403.
- Costa e Silva, F., Shvaleva, A., Maroco, J. P., Almeida, M. H., Chaves, M. M. & Pereira, J. S. (2004). Responses to water stress in two *Eucalyptus globulus* clones differing in drought tolerance. *Tree physiology* **24**, 1165-1172.
- DGF. (2001). Inventário Florestal Nacional. 3ª Revisão 1995-1998. Lisboa: Direcção Geral das Florestas.
- Duryea, M. L., Brown, G. N., Society of American Foresters. Physiology Working Group. & Society of American Foresters. Convention. (1984). Seedling physiology and reforestation success : proceedings of the Physiology

Working Group, Technical session : Society of American Foresters National Convention, Portland, Oregon, USA, October 16-20, 1983. The Hague ; Boston: M. Nijhoff/W. Junk.

- Ericsson, T.** (1994). Nutrient requirement of *Eucalyptus globulus* seedlings. In *Eucalyptus for Biomass Production*, eds J. S. Pereira & H. Pereira), pp. 224-234.
- Ericsson, T.** (1995). Growth and shoot:root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. *Plant and Soil* **168-169**, 205-214.
- Ericsson, T. & Ingestad, T.** (1988). Nutrition and growth of birch seedlings at varied relative phosphorus addition rates. *Physiologia Plantarum* **72**, 227-235.
- Ericsson, T., Rytter, L. & Linder, S.** (1992). Nutritional dynamics and requirements of short rotation forests. In *Ecophysiology of Short Rotation Forest Crops*, eds C. P. Mitchell J. B. Ford, Robertson T. Hinckley & L. Sennerby-Forsse), pp. 35-65. London: Elsevier Science Publishers LTD.
- Ericsson, T., Rytter, L. & Vapaavuori, E.** (1996). Physiology of carbon allocation in trees. *Biomass & Bioenergy* **11**, 115-127.
- Ferreira, D., Fabres, A. S., Barrocas, H., Barbas, P. & Araújo, J.** (2004). Placement strategies of phosphate fertilization: effect on aboveground growth and on roots growth and architecture of *Eucalyptus globulus*. In *Eucalyptus in a changing world*, eds. N. M. G. Borralho J. S. Pereira C. Marques J. Coutinho M. Madeira & M. Tomé), pp. 587-588. Aveiro, Portugal: RAIZ Instituto de Investigação da Floresta e do Papel, Portugal.
- Foelkel, C. & Assis, T. F. d.** (1995). New pulping technology and *Eucalyptus* wood: the role of soil fertility, plant nutrition and wood ion content. In *CRC-IUFRO Conference - Eucalypt Plantations: Improving fibre yield and quality*, vol. 1 (ed. C. A. Raymond), pp. 10-13. Hobart, Australia: CRC for Temperate Hardwood Forestry: Hobart.
- Goes, E.** (1977). Os Eucaliptos. Ecologia, Cultura, Produções e Rentabilidade. Lisboa: Portucel.
- Groot, C. C. d., Marcelis, L. F. M., Boogaard, R. v. d., Kaiser, W. M. & Lambers, H.** (2003). Interaction of nitrogen and phosphorus nutrition in determining growth. *Plant and Soil* **248**, 257-268.
- Grove, T. S., Thomson, B. D. & Malajczuk, N.** (1996). Nutritional Physiology of eucalypts: Uptake, distribution and utilization. In *Nutrition of Eucalypts*, vol. 1 eds P. M. Attiwill & M. A. Adams), pp. 77-108: CSIRO Australia.
- Gusewell, S.** (2004). N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist* **164**, 243-266.
- Gutierrez-Boem, F. H. & Thomas, G. W.** (2001). Leaf area development in soybean as affected by phosphorus nutrition and water deficit. *Journal of plant nutrition* **24**, 1711-1729.
- Hammond, J. P., Broadley, M. R. & White, P. J.** (2004). Genetic Responses to Phosphorus Deficiency. *Ann Bot* **94**, 323-332.
- Harper, R. J., Edwards, J. G., McGrath, J. F., Reilly, T. J. & Ward, S. L.** (1999). Performance of Eucalyptus plantations in south-western Australia in relation to soils and climate. In *Balancing productivity and drought risk in blue gum plantations*. Karri Valley Resort, Pemberton, Western Australia.
- Ingestad, T.** (1982). Relative addition rate and external concentration; Driving variables used in plant nutrition research. *Plant Cell Environ.* **5**, 443-453.
- Ingestad, T.** (1988). A fertilization model based on the concepts of nutrient flux density and nutrient productivity. *Scand. J. For. Res.* **3**, 157-173.
- Ingestad, T. & Agren, G. I.** (1988). Nutrient uptake and allocation at steady-state nutrition. *Physiologia Plantarum* **72**, 450-459.
- Ingestad, T. & Lund, A.** (1979). Nitrogen stress in Birch seedlings. I. Growth technique and growth. *Physiologia Plantarum* **45**, 137-148.
- Judd, T. S., Attiwill, P. M. & Adams, M. A.** (1996). Nutrient concentrations in *Eucalyptus*: A synthesis in relation to differences between taxa, sites and components. In *Nutrition of Eucalypts*, (ed. M. A. Adams), pp. 123-153. Australia: CSIRO.
- Kirschbaum, M. U. F. & Tompkins, D.** (1990). Photosynthetic responses to phosphorus nutrition in *Eucalyptus grandis* seedlings. *Aust. J. Plant Physiol.* **17**, 527-535.
- Kriedemann, P. E. & Cromer, R. N.** (1996). The nutritional physiology of the eucalypts - nutrition and growth. In *Nutrition of Eucalypts*, eds P. M. Attiwill & M. A. Adams), pp. 109-121: Csiro Australia.
- Liu, Y., Mi, G. H., Chen, F. J., Zhang, J. H. & Zhang, F. S.** (2004). Rhizosphere effect and root growth of two maize (*Zea mays* L.) genotypes with contrasting P efficiency at low P availability. *Plant Science* **167**, 217-223.
- Lobo do Vale, R., Lima, M. J., Almeida, M. H. & Pereira, J. S.** (em preparação). Genetic variation in nitrogen and phosphorus use efficiencies in *Eucalyptus globulus* clones under different water supplies.
- Marschner, H.** (1995). Mineral Nutrition of Higher Plants. London, UK: Academic Oress.

- McLaughlin, M. J.** (1996). Phosphorus in Australian forest soils. In *Nutrition of Eucalypts*, eds P. M. Attiwill & M. A. Adams), pp. 1-30. Australia: CSIRO.
- Osório, J., Osório, M. L., Chaves, M. M. & Pereira, J. S.** (1998). Effects of water deficits on ¹³C discrimination and transpiration efficiency of *Eucalyptus globulus* clones. *Aust. J. Plant Physiol.* **25**, 645-653.
- Pereira, H., Almeida, M. H., Tomé, M. & Pereira, J. S.** (1995). Eucalyptus globulus plantations: genetic, silvicultural and environmental control of fibre yield and quality. In *CRC-IUFRO Conference - Eucalypt Plantations: Improving fibre yield and quality*, vol. 1 eds. B. M. Potts N. M. G. Borralho J. B. Reid R. N. Cromer W. N. Tibbits & C. A. Raymond), pp. 46-48. Hobart, Australia: CRC for Temperate Hardwood Forestry: Hobart.
- Pereira, J. S.** (1983). Some Ecophysiological Studies on *Eucalyptus globulus*. In *Workshop On Future Expectations Of Portuguese Forestry*, pp. 1-16. Póvoa do Varzim.
- Pereira, J. S., Chaves, M. M., Carvalho, P. O., Caldeira, M. C. & Tomé, J.** (1994a). Carbon assimilation, growth and nitrogen supply in *Eucalyptus globulus* plants. In *A Whole Plant Perspective on Carbon-Nitrogen Interactions*, eds J. Roy & E. Garnier), pp. 79-89. Netherlands: SPB Academic Publishing bv, The Hague.
- Pereira, J. S., Madeira, M. V., Linder, S., Ericsson, T. & Araújo, M. C.** (1994b). Biomass Production with Optimised Nutrition in *Eucalyptus globulus* Plantations. In *Eucalypts for Biomass Production*, eds J. S. Pereira & H. Pereira), pp. 13-30. Lisboa: The State of the art. CEC - Brussels/Instituto Superior de Agronomia - Lisboa.
- Runge-Metzger, A.** (1995). Closing The Cycle: Obstacles To Efficient P Management For Improved Global Food Security. *SCOPE report* **54**, 27.
- Santos, J. Q. d.** (1991). Fertilização: Fundamentos da utilização dos adubos e correctivos. Mem Martins: Publicações Europa-América.
- Shipley, B. & Almeida-Cortez, J.** (2003). Interspecific consistency and intraspecific variability of specific leaf area with respect to irradiance and nutrient availability. *Ecoscience* **10**, 74-79.
- Specht, R. L.** (1996). The influence of soils on the evolution of the eucalypts. In *Nutrition of Eucalypts*, eds P. M. Attiwill & M. A. Adams), pp. 31-60. Australia: CSIRO.
- Topa, M. A. & Cheeseman, J. M.** (1992). Carbon and phosphorus partitioning in *Pinus serotina* seedlings growing under hypoxic and low-phosphorus conditions. *Tree physiology* **10**, 195-207.
- Vance, C. P., Uhde-Stone, C. & Allan, D. L.** (2003). Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist* **157**, 423-447.
- Weiner, J.** (2004). Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **6**, 207-215.
- Whitehead, D. & Beadle, C. L.** (2004). Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*: a review. *Forest Ecology and Management* **193**, 113-140.
- Wild, A. & Breeze, V. G.** (1981). Nutrient Uptake in Relation to Growth. In *Physiological Processes Limiting Plant Productivity*, (ed. P. C. B. Jophsnson), pp. 331-344. London, Boston, Sydney, Wellington, Durban, Toronto: Butterworths.
- Wilson, P. J., Thompson, K. & Hodgson, J. G.** (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* **143**, 155-162.
- Wright, I. J. & Westoby, M.** (2001). Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia* **127**, 21-29.