

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA-INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS-CFT

**CRESCIMENTO, ASPECTOS NUTRICIONAIS E FOTOSSINTÉTICOS DE
PLANTAS JOVENS DE *Bertholletia excelsa* H. B. SUBMETIDAS À DIFERENTES
TRATAMENTOS DE FERTILIZAÇÃO**

VIVIANE MAIA CORRÊA

Manaus, Amazonas

Junho de 2013

VIVIANE MAIA CORRÊA

**CRESCIMENTO, ASPECTOS NUTRICIONAIS E FOTOSSINTÉTICOS DE
PLANTAS JOVENS DE *Bertholletia excelsa* H. B. SUBMETIDAS À DIFERENTES
TRATAMENTOS DE FERTILIZAÇÃO**

Orientador: Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves

Coorientador: Dr. Marciel José Ferreira

Dissertação apresentada ao
Instituto Nacional de Pesquisas
da Amazônia como parte dos
requisitos para obtenção do título
de Mestre em Ciências de
Florestas Tropicais

Manaus, Amazonas

Junho de 2013

Ficha catalográfica

C824 Corrêa, Viviane Maia
Crescimento, aspectos nutricionais e fotossintéticos de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* H. B. submetidas à diferentes tratamentos de fertilização / Viviane Maia Corrêa. --- Manaus : [s.n], 2013.

x, 66 f. : il. color.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2013.

Orientador : José Francisco de Carvalho Gonçalves.

Coorientadores : Marciel José Ferreira.

Área de concentração : Silvicultura.

1. Castanha-da-Amazônia. 2. Fertilização fosfatada. 3. Nutrição florestal. I. Título.

CDD 634.9724

Sinopse:

Foram estudados parâmetros de crescimento, aspectos nutricionais, fluorescência da clorofila *a*, trocas gasosas, teores de pigmentos cloroplastídicos e teores foliares de açúcares solúveis totais e amido de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* H. B. submetidas a diferentes tratamentos de fertilização em condições de casa de vegetação.

Palavras-chave: Castanha-da-Amazônia, fertilização fosfatada, nutrição florestal, ecofisiologia.

AGRADECIMENTOS

À Deus pelo cuidado durante toda a minha vida, pelas oportunidades dadas e pelo auxílio nos grandes desafios que já vivi ao longo desses anos.

Aos meus queridos e amados pais e irmãos, minha base, obrigada pelo apoio, paciência, ensinamentos, incentivo, orações e auxílio.

Ao namorado (Pedro Roriz), pelo grande apoio, paciência, companheirismo, incentivo, ajuda e grande força nos momentos mais difíceis desta jornada.

Ao Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves, pela orientação, contribuição ao meu crescimento profissional e oportunidade de execução desta pesquisa junto ao Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal (LFBV).

Ao Marciel pela colaboração, apoio, paciência, disponibilidade e incentivos durante a execução deste trabalho.

Ao Ulysses pela força, auxílio, incentivo e ânimo em momentos essenciais durante este trabalho.

Aos colegas do Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal (LFBV), Rafaela, Paulo, Maria Elísia, Aurora, Luciedi, Renah, Sabrina, Saul, Larissa, Fernanda e Karen pelo apoio em momentos essenciais.

Às minhas queridas Ana Maria e Cristiane, que vestiram a camisa e ajudaram incansavelmente nas análises durante e ao final deste trabalho, “o que seria de mim sem vocês”, um muito obrigada é pouco.

À Empresa Agropecuária Aruanã pela doação das mudas de castanheira e pelo auxílio na coleta do solo utilizado nesta pesquisa.

Ao Programa de Pós-graduação em Ciências de Florestas Tropicais (CFT) e a todos os professores e funcionários.

À equipe do Laboratório Temático de Solos e Plantas, Orlando, Jonas, Nonato e Edivaldo, pela ajuda nas análises de solo e planta.

Ao Dr. Zilton Santos e Arnon pelo auxílio na implantação deste experimento.

Aos companheiros de “casa”, pelos momentos de descontração, companheirismo e incentivo.

Enfim, a todos que contribuíram para a realização deste trabalho e passaram pelo meu caminho durante este período, o meu muito obrigada!

RESUMO

A castanheira (*Bertholletia excelsa* H. B.) tem sido uma das espécies florestais nativas mais utilizadas para compor sistemas agroflorestais e plantios homogêneos na região amazônica devido suas excelentes características silviculturais, porém são escassos trabalhos que contemplem as respostas da espécie, sob o ponto de vista do desempenho em crescimento e fisiológico, quando submetida a tratamentos de fertilização. O objetivo desta pesquisa foi investigar as respostas de crescimento, os aspectos nutricionais e as características fotossintéticas de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. O experimento foi conduzido em casa de vegetação, sendo as plantas cultivadas em Latossolo Amarelo de textura muito argilosa. Os tratamentos foram: T1 (controle – sem adubação), T2 (Ca e Mg), T3 (Ca, Mg, K, N + micronutrientes), T4 (Ca, Mg, K, N, 100 mg kg⁻¹ de P + micronutrientes), T5 (Ca, Mg, K, N, 200 mg kg⁻¹ de P + micronutrientes), T6 (Ca, Mg, K, N, 400 mg kg⁻¹ de P + micronutrientes), T7 (Ca, Mg, K, N, 500 mg kg⁻¹ de P + micronutrientes). Além das análises de fertilidade do solo, também foram estudados o crescimento em altura e diâmetro, o índice de ganho foliar, o comprimento da raiz principal, a área foliar, a área foliar específica e o acúmulo de matéria seca das plantas, bem como os teores de nutrientes foliares, a eficiência no uso dos nutrientes, as trocas gasosas, os teores de pigmentos cloroplastídicos, a fluorescência da clorofila *a* e os teores de açúcares solúveis totais e amido. Com relação ao crescimento em altura e diâmetro, enquanto o tratamento T1 cresceu em altura 3,0 cm mês⁻¹, os tratamentos T6 e T7 destacaram-se com taxas de crescimento mensal da ordem de 7,9 e 7,6 cm mês⁻¹, ao passo que, o diâmetro para estes tratamentos exibiu incremento mensal de 0,4 (T1), 0,9 (T6) e 0,8 (T7) mm mês⁻¹. Os tratamentos T5, T6 e T7 destacaram-se no acúmulo de biomassa e exibiram área foliar até três vezes maior que o tratamento T1. O comprimento da raiz principal e a razão raiz/PA foi maior no tratamento T1 (94,1 cm e 0,48), enquanto no T6 os valores para estas duas variáveis foram 38,2 cm e 0,16. Os tratamentos apresentaram diferenças significativas quanto à área foliar específica. Quanto aos teores foliares de nutrientes, T1, T6 e T7 obtiveram os maiores teores de P. As taxas de fotossíntese máxima variaram entre 7,3 e 11,0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, com as maiores taxas observadas em T1, T6 e T7. Os teores de clorofila *a* foram maiores no tratamento T5 (2,87 $\mu\text{mol g}^{-1}$), clorofila *b* no tratamento T4 (1,01 $\mu\text{mol g}^{-1}$) e carotenóides no tratamento T6 (1,11 $\mu\text{mol g}^{-1}$). As análises de fluorescência da clorofila *a* indicam que os tratamentos T1, T6 e T7 apresentaram melhor desempenho fotoquímico considerando todos os parâmetros analisados (F_v/F_m , PI_{ABS} e PI_{total}). Os teores de açúcares solúveis totais foram maiores nos tratamentos T1 e T2, enquanto os teores de amido foram maiores nos tratamentos T6 e T7. Diante destes resultados, pode-se concluir que *B. excelsa* respondeu aos tratamentos de fertilização fosfatada no que se refere às taxas de crescimento e acúmulo de massa seca, e que o desempenho fotossintético da espécie é fortemente relacionado ao teor de P nas folhas, influenciado pela maior eficiência de captação e uso da energia.

ABSTRACT

The chestnut (*Bertholletia excelsa* H. B.) has been one of the native species most used for composing agroforestry and homogeneous plantations in the Amazon region due its excellent silvicultural characteristics, but there are few studies that address the responses of species, from the point of view of performance and physiological growth when subjected to fertility treatments. The objective of this research was to investigate the responses of growth, nutritional aspects and photosynthetic characteristics of young plants of *Bertholletia excelsa* under different fertilization treatments. The experiment was carried on a greenhouse, the plants were grown in Oxisol of loamy soil. The treatments were: T1 (control - without fertilizer), T2 (Ca and Mg), T3 (Ca, Mg, K, N + micronutrients), T4 (Ca, Mg, K, N, 100 mg kg⁻¹ of P + micronutrients), T5 (Ca, Mg, K, N, 200 mg kg⁻¹ of P + micronutrients), T6 (Ca, Mg, K, N, 400 mg kg⁻¹ of P + micronutrients), T7 (Ca, Mg, K, N, 500 mg kg⁻¹ of P + micronutrients). Besides the analysis of soil fertility, were also studied growth in height and diameter, the gain index leaf, the main root length, leaf area, specific leaf area and accumulation of plant dry matter and leaf nutrient content, the efficient use of nutrients, gas exchange, the pigment contents, chlorophyll fluorescence levels of soluble sugars and starch. Regarding the growth in height and diameter, while the treatment T1 grew in height 3.0 cm month⁻¹, T6 and T7 treatments stood out with monthly growth rates of the order of 7.9 to 7.6 cm month⁻¹, while that the diameter for these treatments exhibited monthly increase of 0.4 (T1), 0.9 (T6) and 0.8 (T7) mm month⁻¹. Treatments T5, T6 and T7 stood out for biomass and leaf area showed up to three times greater than T1. Length of the main and root/PA root ratio was higher in the T1 (0,48 and 94.1 cm), whereas in the T6 values for these two parameters were 0.16 and 38,0 cm². Treatments showed significant differences in specific leaf area. Regarding nutrient content, T1, T6 and T7 had the highest levels of P. The maximum photosynthetic rates ranged between 7.3 and 11,0 mol m⁻² s⁻¹, with the highest rates observed in T1, T6 and T7. Chlorophyll contents were higher in the treatment T5 (2.87 g mol⁻¹), chlorophyll b in the treatment T4 (1, 01 g mol⁻¹) and carotenoids in treatment T6 (1.11 g mol⁻¹). Analyzes chlorophyll fluorescence indicate that T1, T6 and T7 better performance photochemical considering all parameters (F_v/F_m , and PI_{ABS} PI_{total}). Concentrations of soluble sugars were higher in T1 and T2, while the starch content was higher in treatments T6 and T7. Given these results, it can be concluded that *B. excelsa* responded to phosphate fertilization treatments in relation to growth rates and biomass accumulation, and photosynthetic performance of the specie is closely related to the P concentration in the leaves, influenced by the efficiency of uptake and use of energy.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	iii
RESUMO	iv
ABSTRACT	v
LISTA DE TABELAS	viii
LISTA DE FIGURAS	x
1.INTRODUÇÃO.....	1
2. HIPÓTESES	3
3.OBJETIVOS.....	3
3.1 Geral	3
3.2 Específicos.....	3
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	4
4.1 Localização e caracterização do experimento	4
4.2 Instalação do experimento	5
4.2.1 Preparo do solo e aplicação dos tratamentos de fertilização	5
4.2.2 Análise química do solo	7
4.2.3 Transplântio das mudas de castanheira	7
4.3 Análises do experimento	8
4.3.1 Crescimento	8
4.3.2 Determinação das trocas gasosas foliares.....	9
4.3.3 Teores foliares de nutrientes.....	10
4.3.4 Teores foliares de pigmentos cloroplastídicos.....	10
4.3.5 Fluorescência da clorofila <i>a</i>	11
4.3.6 Determinação de açúcares solúveis totais e amido.....	12
4.4 Delineamento experimental e análises estatísticas	12
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO	13
5.1 Características químicas do solo.....	13
5.2 Partição de massa seca e morfologia foliar	16
5.3 Crescimento e índice de ganho foliar	21
5.4 Teores foliares de macro e micronutrientes.....	23
5.5 Teores foliares de pigmentos cloroplastídicos e fluorescência da clorofila <i>a</i>	28
5.6 Trocas gasosas	32
5.7 Eficiência fotossintética no uso de nutrientes.....	36

5.8 Teores foliares de açúcares solúveis totais e amido	39
CONCLUSÕES	41
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	42

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1:** Composição dos tratamentos e dosagem aplicada de cada nutriente ao solo.....6
- Tabela 2:** Valores de $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$, matéria orgânica e concentrações de macro e micronutrientes no solo sob cultivo de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. As análises foram realizadas antes e após a aplicação dos tratamentos de fertilização, e após seis meses de experimentação. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3-Ca, Mg, K, N+micronutrientes; T4-100 mg kg^{-1} de P; T5-200 mg kg^{-1} de P; T6-400 mg kg^{-1} de P; T7-500 mg kg^{-1} de P..... 15
- Tabela 3:** Partição de matéria seca, comprimento da raiz principal e morfologia foliar de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* em diferentes tratamentos de fertilização. Os valores são médias \pm desvio-padrão após seis meses de experimentação. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3-Ca, Mg, K, N+micronutrientes; T4-100 mg kg^{-1} de P; T5-200 mg kg^{-1} de P; T6-400 mg kg^{-1} de P; T7-500 mg kg^{-1} de P..... 20
- Tabela 4:** Taxas de crescimento absoluto (TCA) e relativo (TCR) em diâmetro e altura, índice de ganho foliar (IGF) de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. Os valores são médias \pm desvio-padrão ($n = 10$). 22
- Tabela 5:** Teores foliares de macronutrientes em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. Os valores são médias \pm desvio-padrão. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3- Ca, Mg, K, N+micronutrientes; T4-100 mg kg^{-1} de P; T5-200 mg kg^{-1} de P; T6-400 mg kg^{-1} de P; T7-500 mg kg^{-1} de P. 26
- Tabela 6:** Teores foliares de micronutrientes em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. Os valores são médias \pm desvio-padrão. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3- Ca, Mg, K, N+micronutrientes; T4-100 mg kg^{-1} de P; T5-200 mg kg^{-1} de P; T6-400 mg kg^{-1} de P; T7-500 mg kg^{-1} de P. 27
- Tabela 7:** Teores foliares de pigmentos cloroplastídicos e fluorescência da clorofila *a* em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. Os valores são médias \pm desvio-padrão. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3- Ca, Mg, K,

N+micronutrientes; T4-100 mg kg⁻¹de P; T5-200 mg kg⁻¹de P; T6-400 mg kg⁻¹de P; T7-500 mg kg⁻¹de P..... 31

Tabela 8: Fotossíntese máxima (P_{nmax}), respiração no escuro (R_d), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e rendimento quântico (α) de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. 34

Tabela 9: Eficiência fotossintética no uso de macro e micronutrientes em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3- Ca, Mg, K, N+micronutrientes; T4-100 mg kg⁻¹de P; T5-200 mg kg⁻¹de P; T6-400 mg kg⁻¹de P; T7-500 mg kg⁻¹de P..... 38

Tabela 10: Teores foliares de carboidratos (açúcares solúveis totais – AST e amido) em folhas de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. Os valores são médias±desvio-padrão. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3- Ca, Mg, K, N+micronutrientes; T4-100 mg kg⁻¹de P; T5-200 mg kg⁻¹de P; T6-400 mg kg⁻¹de P; T7-500 mg kg⁻¹de P..... 40

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Plantas jovens de *B. excelsa* com aproximadamente dois anos de idade antes da implantação do experimento.....4
- Figura 2:** Etapas da aplicação de carbonato de cálcio (CaCO_3) e magnésio (MgCO_3) ao solo (A); irrigação com água destilada (B) e monitoramento da umidade do solo (C)..... 6
- Figura 3:** Mudanças de castanheira em raiz nua (A); mudas transplantadas distribuídas entre os sete tratamentos do experimento (B). 8
- Figura 4:** Crescimento em altura (cm) e diâmetro (mm) de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* em resposta a diferentes tratamentos de fertilização. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3-Ca, Mg, K, N+micronutrientes; T4-100 mg kg⁻¹de P; T5-200 mg kg⁻¹de P; T6-400 mg kg⁻¹de P; T7-500 mg kg⁻¹de P ($n=10$). 23
- Figura 5:** Presença da amêndoa no sistema radicular de plantas jovens de *B. excelsa* ao final de 180 dias de experimentação. 33
- Figura 6:** Relação entre as taxas de fotossíntese na unidade de massa foliar ($P_{N_{max}}$) e as concentrações foliares de fósforo (P) em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* em resposta a diferentes tratamentos de fertilização. 35
- Figura 7:** Relação entre eficiência fotossintética no uso de fósforo (P) e disponibilidade de P no solo em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. 37

1.INTRODUÇÃO

A seleção de espécies florestais nativas para a composição de plantios com objetivos de recuperação de áreas degradadas, produção de madeira ou enriquecimento de florestas secundárias, é dificultada dentre outros fatores pela escassez de informações consistentes sobre a capacidade de resposta dessas espécies à disponibilidade de nutrientes no solo (Neto *et al.*, 1999; Silva *et al.*, 2007; Wallau *et al.*, 2008; Souza *et al.*, 2010). Quando em condições adequadas de suprimento de nutrientes, as plantas tendem apresentar maior crescimento da parte aérea, aumentando o número e o tamanho das folhas, potencializando seu crescimento, acúmulo de biomassa e produtividade (Caione *et al.*, 2012). Na Amazônia, em particular, onde os solos de terra firme em sua maioria apresentam acidez elevada e baixa fertilidade, o crescimento vegetal pode ser comprometido pela restrita disponibilidade de nutrientes no solo (Mendonça Santos *et al.*, 2006; Quesada *et al.*, 2009). Dentre os macronutrientes, por exemplo, deve-se destacar a importância do fósforo (P) em ecossistemas de florestas tropicais, o qual tem sido apontado como fator mais limitante ao crescimento e desenvolvimento das espécies amazônicas, em função de suas baixas concentrações e a alta capacidade desses solos em fixar este nutriente fornecido via fertilização em plantios por processos de adsorção e/ou de precipitação com a formação de compostos insolúveis tornando o elemento pouco disponível para as plantas (Falcão e Silva, 2004).

A importância do P quanto ao desempenho em crescimento das espécies florestais tem sido evidenciada em diversos trabalhos que mostram os efeitos positivos do fornecimento deste nutriente estimulando o maior crescimento em altura, diâmetro, acúmulo de matéria seca, menor razão raiz/parte aérea, maior área foliar e melhor status nutricional das plantas (Santos *et al.*, 2008a; Santos *et al.*, 2008b; Fontes *et al.*, 2013). Do ponto de vista fisiológico, o suprimento adequado deste nutriente tem favorecido o melhor desempenho fotossintético e as trocas gasosas, a exemplo das maiores taxas de carboxilação, transporte de elétrons e maior eficiência de captação e uso da energia no processo fotoquímico (Thomas *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2006; Lin *et al.*, 2009; Warren, 2011). Sob adequada disponibilidade de P estes processos fisiológicos são otimizados devido à importância deste nutriente no metabolismo do carbono, em função de sua participação como constituinte das moléculas de ATP, que representa a principal forma de armazenamento de energia necessária ao metabolismo das plantas, fosfolipídeos, fosfoproteínas, ácidos nucleicos, sendo também essencial na síntese de carboidratos (Grant *et al.*, 2001; Vance *et al.*, 2003).

Diante do exposto, é evidente que vários aspectos ligados à eficiência fotossintética, como a utilização da energia luminosa, a assimilação de carbono e a absorção de nutrientes,

podem ser otimizados em função das diferentes demandas de cada espécie quanto ao incremento de P no solo (Veneklaas *et al.*, 2012). Embora existam estudos que revelem o papel do fósforo sobre os mecanismos fisiológicos das espécies florestais, pouco se conhece sobre as respostas ecofisiológicas de espécies nativas da Amazônia quando cultivadas sob altos níveis de fertilização fosfatada.

Dentre as espécies florestais que têm sido utilizadas em diferentes sistemas de plantios florestais na região amazônica, a espécie *Bertholletia excelsa* H. B., conhecida popularmente como castanheira, tem apresentado bom desempenho silvicultural e fisiológico sob diferentes condições edafo-climáticas, tanto na composição de sistemas agroflorestais, quanto em plantios a pleno sol para recuperação de áreas degradadas (Tonini *et al.*, 2006; Costa *et al.*, 2009; Scoles *et al.*, 2011; Gomes, 2012; Ferreira *et al.*, 2012). Embora a castanheira seja uma espécie nativa adaptada à condição de baixa disponibilidade de nutrientes no solo, quando cultivada em experimentos de fertilização tem exibido respostas positivas tanto do ponto de vista silvicultural quanto fisiológico (Ferreira *et al.*, 2009; Ferreira *et al.*, 2012; Gomes, 2012). No entanto, mesmo sendo marcante a significativa limitação do P quanto à produtividade em ecossistemas tropicais, as respostas das espécies florestais amazônicas têm sido pouco estudadas sob condições de altos níveis de P no solo (Neves *et al.*, 2004; Santos *et al.*, 2008b; Silva *et al.*, 2011). Registra-se que, para a castanheira este tipo de investigação deve ser considerado, uma vez que o nível de P foliar parece ser forte indicativo do maior potencial de produção de frutos de árvores desta espécie em populações nativas (Kainer *et al.*, 2007). Adicionalmente, a análise dos teores foliares de P também tem indicado relação significativa com o melhor desempenho quanto à captura de carbono de clones de *B. excelsa* em plantios homogêneos para produção de frutos (Ferreira, 2013). Neste cenário, informações consistentes no que diz respeito às respostas desta espécie à fertilização fosfatada, em termos de crescimento, dos aspectos nutricionais e fotossintéticos, são bastante relevantes para o aperfeiçoamento de programas silviculturais que poderão ser incorporados em ações de reflorestamento com finalidades de produção ou recuperação de áreas alteradas na região amazônica.

2. HIPÓTESES

- i) A maior disponibilidade P no solo favorecerá o melhor desempenho em crescimento de plantas jovens de *B. excelsa*;
- ii) Plantas jovens de *B. excelsa* desenvolverão diferentes estratégias quanto à partição de matéria seca entre os compartimentos parte aérea e sistema radicular conforme a disponibilidade de P no solo;
- iii) Plantas jovens de *B. excelsa* apresentarão maior capacidade de conservação e eficiência fotossintética no uso de nutrientes sob baixa disponibilidade de nutrientes no solo;
- iv) O maior acúmulo de P foliar favorecerá o melhor desempenho fotossintético e a capacidade para síntese de carboidratos em plantas jovens de *B. excelsa*.

3.OBJETIVOS

3.1 Geral

Investigar o desempenho em crescimento, os aspectos nutricionais e as características fotossintéticas de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização.

3.2 Específicos

Analisar as estratégias de crescimento, partição de matéria seca e as características morfológicas foliares de plantas jovens de *B. excelsa* sob condições de baixa disponibilidade de P no solo e quando submetida a dosagens deste nutriente;

Investigar a capacidade de acúmulo e eficiência no uso de nutrientes de plantas jovens de *B. excelsa* sob condições de deficiência de P no solo;

Analisar o desempenho de *B. excelsa* quanto à captação e uso de energia no processo fotossintético (teores de pigmentos cloroplastídicos e fluorescência da clorofila *a*) sob diferentes tratamentos de fertilização;

Investigar as estratégias de controle das trocas gasosas foliares (fotossíntese, condutância estomática, transpiração e respiração no escuro), bem como o metabolismo do carbono em plantas jovens de *B. excelsa* cultivadas sob diferentes tratamentos de fertilização.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Localização e caracterização do experimento

O experimento foi conduzido em casa de vegetação do Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal (LFBV), localizada no Campus III (V-8) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, entre os meses de setembro de 2012 a março de 2013, totalizando 180 dias de experimentação. As mudas de *Bertholletia excelsa* H. B. utilizadas no experimento foram adquiridas no viveiro da Empresa Agropecuária Aruanã S.A., situada no município de Itacoatiara - AM, km 213 da Rodovia AM - 010 (03°0'30.63"S e 58°50'1.50"W). As mudas possuíam idade aproximada de 2 anos, e apresentavam em média 42 cm de altura, 5 mm de diâmetro do coleto e 4 folhas completamente expandidas. Os critérios considerados na seleção das mudas incluíram o estado fitossanitário, vigor e uniformidade de tamanho (Figura 1). As plantas selecionadas já haviam sido submetidas à poda de raízes e da parte aérea, prática rotineira da empresa com o objetivo de prolongar o tempo de permanência das mudas em viveiro.



Figura 1: Plantas jovens de *B. excelsa* com aproximadamente dois anos de idade antes da implantação do experimento.

4.2 Instalação do experimento

4.2.1 Preparo do solo e aplicação dos tratamentos de fertilização

O solo para cultivo das mudas foi coletado da camada superficial (0-20 cm) de um Latossolo Amarelo Distrófico muito argiloso em plantios de Castanheira-da-amazônia da Empresa Agropecuária Aruanã S.A. Em seguida, este solo foi submetido à secagem ao ar, destorroamento e peneiramento em peneira com malha de 2 mm, sendo posteriormente utilizado para preenchimento de vasos de 10 L. Após este procedimento, coletou-se amostras de solo em 35 vasos para compor uma amostra composta que foi submetida a análises para caracterização física (granulometria) e química (pH, teores de macro e micronutrientes) (EMBRAPA, 1999). De posse dos resultados efetuou-se os cálculos da necessidade de calagem e adubação mineral, seguindo metodologia e recomendações propostas por Malavolta (1980) e Ribeiro *et al.* (1999).

O corretivo aplicado ao solo constituiu uma mistura de carbonato de cálcio (CaCO_3) e carbonato de magnésio (MgCO_3) p.a, para elevar a saturação por bases a 50%, com PRNT de 100% (Figura 2A). Após a aplicação do corretivo, o solo foi incubado por 20 dias, tempo estimado para a completa reação do calcário no solo e neutralização da acidez. Neste período manteve-se a umidade do solo em torno de 30% (capacidade de campo para latossolos em relação ao peso do solo seco) por meio de irrigações com água destilada, sendo a umidade monitorada por meio de pesagens dos vasos a cada 4 dias (Figura 2B e 2C), conforme sugerido por Tucci (1996). Ao longo do período de incubação foram retiradas 10 amostras aleatórias para monitoramento do $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$. Após 20 dias da aplicação do calcário, os 10 kg de solo de cada vaso foram submetidos à secagem ao ar para aplicação dos tratamentos de fertilização. A exceção do enxofre, aplicado via sólida, todos os macro e micronutrientes foram aplicados via solução. O nitrogênio foi aplicado parceladamente a cada 40 dias, utilizando-se uréia [$\text{CO}(\text{NH}_2)_2$] como fonte, em dose total de 400 mg kg^{-1} , sendo parcelado em quatro aplicações de 100 mg kg^{-1} . O fornecimento de P e a fertilização básica foram efetuados com o uso de sais p.a, balanceados para que somente as concentrações de fósforo (P) variassem em todos os tratamentos submetidos à fertilização fosfatada (Tabela 1).

Tabela 1: Composição dos tratamentos e dosagem aplicada de cada nutriente ao solo

Tratamento	Composição	Dose do nutriente
T1 (controle)	-	-
T2	Ca+Mg	1,089 e 0,26 g kg ⁻¹
T3	Ca+Mg	1,089 e 0,26 g kg ⁻¹
	K, N, S	0,631; 4,0 e 0,26 g kg ⁻¹
	B, Zn, Cu, Mo, Mn	0,8; 5,0 e 1,5 mg kg ⁻¹ 0,15 e 3,6 mg kg ⁻¹
T4	Ca+Mg	1,089 e 0,26 g kg ⁻¹
	K, P, N, S	0,631; 1,0; 4 e 0,26 g kg ⁻¹
	B, Zn, Cu, Mo, Mn	0,8; 5,0 e 1,5 mg kg ⁻¹ 0,15 e 3,6 mg kg ⁻¹
T5	Ca+Mg	1,089 e 0,26 g kg ⁻¹
	K, P, N, S	0,631; 2,0; 4 e 0,26 g kg ⁻¹
	B, Zn, Cu, Mo, Mn	0,8; 5,0 e 1,5 mg kg ⁻¹ 0,15 e 3,6 mg kg ⁻¹
T6	Ca+Mg	1,089 e 0,26 g kg ⁻¹
	K, P, N, S	0,631; 4,0; 4 e 0,26 g kg ⁻¹
	B, Zn, Cu, Mo, Mn	0,8; 5,0 e 1,5 mg kg ⁻¹ 0,15 e 3,6 mg kg ⁻¹
T7	Ca+Mg	1,089 e 0,26 g kg ⁻¹
	K, P, N, S	0,631; 5,0; 4 e 0,26 g kg ⁻¹
	B, Zn, Cu, Mo, Mn	0,8; 5,0 e 1,5 mg kg ⁻¹ 0,15 e 3,6 mg kg ⁻¹

**Figura 2:** Etapas da aplicação de carbonato de cálcio (CaCO_3) e magnésio (MgCO_3) ao solo (A); irrigação com água destilada (B) e monitoramento da umidade do solo (C).

Após a aplicação dos macro e micronutrientes, o solo foi novamente transferido aos vasos e 20 dias depois realizou-se o transplântio das mudas e a segunda coleta de solo para caracterização química.

4.2.2 Análise química do solo

A análise química do solo foi realizada no Laboratório Temático de Solos e Plantas do INPA, em três períodos: anteriormente a aplicação dos tratamentos de fertilização, após a aplicação da fertilização mineral e ao final do experimento. Em cada vaso coletou-se uma amostra de aproximadamente 500 g para as dez repetições por tratamento para compor uma amostra composta do respectivo tratamento. Em seguida, as amostras foram secas ao ar, destorroadas e peneiradas quando necessário, e submetidas à análise das concentrações de macro (N, P, K, Ca e Mg) e micronutrientes (Fe, Zn e Mn), $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$, e acidez potencial (H^+Al). As extrações de Ca, Mg e Al foram realizadas a partir de uma solução extratora de KCl 1 M (Miyazawa *et al.*, 1999), sendo o Ca e Mg determinados por espectrofotometria de absorção atômica e o Al pelo método de titulação com NaOH.

Os macronutrientes P e K e os micronutrientes Fe, Zn e Mn foram extraídos com solução Mehlich 1 (HCl 0,05 M + H_2SO_4 0,0125 M), com o P determinado pelo método azul de molibdato e por espectrofotometria ($\lambda=660$ nm), K e micronutrientes foram determinados por espectrofotometria de absorção atômica (Perkin-Elmer 1100B). O N total foi determinado conforme o método de Kjeldahl (EMBRAPA, 1999). O $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ foi analisado utilizando eletrodo combinado, imerso em solução de solo e água (1:2,5). Após 1 minuto de agitação individual das amostras e 1 hora de repouso da solução efetuou-se a leitura em pHmetro (EMBRAPA, 1999).

4.2.3 Transplântio das mudas de castanheira

Previamente ao transplântio, as mudas foram aclimatadas durante 60 dias em casa de vegetação com cobertura de sombrite de malha 50% permanecendo em sacos de polietileno com dimensões de 12 cm x 18 cm. Após 20 dias de incubação do solo com solução nutritiva, realizou-se o transplântio. As mudas foram retiradas cuidadosamente do antigo recipiente, mantidas de molho em bacia com água destilada para facilitar o completo desprendimento do torrão preso ao sistema radicular. Em seguida realizou-se o transplântio para os vasos plásticos em raiz nua (Figura 3A). As 70 mudas transplantadas foram distribuídas entre sete tratamentos, sendo 10 plantas para cada tratamento. Os vasos foram dispostos em bancadas suspensas em casa de vegetação e submetidos ao rodízio periódico para evitar possíveis efeitos de posicionamento dentro da casa de vegetação (Figura 3B). Ao longo dos 180 dias de

experimentação as plantas foram mantidas sob irrigação com água destilada e temperatura controlada de modo a alcançar o máximo de 34°C nos períodos mais quentes do dia.



Figura 3: Mudanças de castanheira em raiz nua (A); mudas transplantadas distribuídas entre os sete tratamentos do experimento (B).

4.3 Análises do experimento

4.3.1 Crescimento

As medidas biométricas foram realizadas a cada 21 dias ao longo de todo o período experimental, durante seis meses, totalizando nove medições. Realizou-se o monitoramento dos lançamentos foliares, a mensuração da altura total das mudas (considerada até a gema apical) com uma trena graduada em centímetros e o diâmetro 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), relativo (TCR) e o índice de ganho foliar (IGF) (Bugbee 1996; Davanso *et al.* 2002).

As variáveis morfológicas estudadas foram: área foliar (AF), 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 DDA (Ferreira *et al.*, 2008), área foliar específica (AFE), determinada a partir da razão AF/massa foliar seca em estufa a 70°C, a partir de discos foliares de área conhecida (0,283 cm²), sendo utilizados 10 discos por planta. Também se calculou a massa foliar específica (MFE) a partir da razão massa foliar/AF (Radford, 1967; Evans e Poorter, 2001; Poorter *et al.*, 2012).

Ao final do experimento, foi medido o comprimento da raiz principal (CRP), sendo as plantas seccionadas em folhas, caule e raiz, e acondicionadas em sacos de papel para secagem

em estufa a 70°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), e calculadas as razões raiz/parte aérea (raiz/PA), razão de massa foliar (MSF/MST), razão de massa caulinar (MSC/MST) e razão de massa radicular (MSR/MST).

4.3.2 Determinação das trocas gasosas foliares

As medições das trocas gasosas foram realizadas no período entre 08:00 e 12:00 h. Considerou-se também para essas medidas somente folhas maduras, completamente expandidas e em bom estado fitossanitário. As taxas de fotossíntese líquida ($P_{N_{max}}$), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e respiração no escuro (R_d) foram medidas com um analisador de gás a infravermelho (IRGA) portátil, de sistema aberto, modelo LI 6400 (Licor, USA) equipado com fonte de luz artificial 6400-02B *Red Blue*. O IRGA foi ajustado para trabalhar com fluxo de $400 \mu\text{mol s}^{-1}$, concentração de CO_2 e H_2O dentro da câmara de medição em torno de $380 \pm 4 \mu\text{mol mol}^{-1}$ e $21 \pm 1 \text{ mmol mol}^{-1}$, respectivamente. A temperatura do bloco foi mantida em torno de $31^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$. Após 166 dias de experimentação foram realizadas curvas de resposta fotossintética à intensidade luminosa (P_N -I) com o objetivo de se estimar as variáveis $P_{N_{max}}$ e rendimento quântico aparente (α). Para estas medições as folhas foram inicialmente submetidas a 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 (PPDF) 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 Júnior *et al.*, 2012):

$$P_n = (P_{n_{max}} + R_d) \{1 - \exp[-\alpha I / (P_{n_{max}} + R_d)]\} - R_d$$

em que I é a irradiância (\sim PPFD); P_N é a fotossíntese líquida ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); $P_{N_{max}}$ é a fotossíntese líquida máxima sob condições de luz saturante ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); R_d é a respiração no escuro ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) correspondente ao valor de P_N quando $I = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; e α 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).

4.3.3 Teores foliares de nutrientes

Os teores de macro e micronutrientes foliares foram determinados ao final do experimento. Na seleção das amostras foram considerados o aspecto fitossanitário e a idade foliar, coletando-se somente folhas aparentemente saudáveis, maduras e completamente expandidas. As amostras foram secas em estufa a 65°C até obtenção de massa constante. Posteriormente foram moídas para obtenção de material finamente pulverizado. A determinação dos teores de nitrogênio foi realizada a partir de amostras contendo 0,1 g de matéria seca submetidas à pré-digestão durante uma noite, e posteriormente a digestão com 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 a partir de 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). A partir do mesmo extrato nitro-perclórico foram retiradas alíquotas e os teores dos demais nutrientes (Ca, Mg, K, Fe, Zn e Mn) foram determinados por espectrofotometria de absorção atômica (Perkin Elmer 1100B, Uberlingen, Alemanha).

A eficiência fotossintética no uso de nutrientes [EFU(nutriente)] foi calculada por meio da razão entre as taxas de fotossíntese máxima (P_{Nmax}) estimada e os teores de nutrientes foliares para cada planta (Santos Junior *et al.*, 2006).

4.3.4 Teores foliares de pigmentos cloroplastídicos

A determinação dos pigmentos cloroplastídicos foi realizada ao final do experimento em folhas semelhantes às utilizadas nas medições anteriores. As folhas foram coletadas no terço médio das plantas, envolvidas em papel alumínio, e conduzidas ao Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal (LFBV-INPA) para a determinação dos teores de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides (Lichtenthaler e Wellburn, 1983).

Para a determinação dos teores de pigmentos cloroplastídicos, foram retiradas amostras de 0,1 g de material vegetal fresco, as quais foram maceradas com 10 mL de acetona (100% v/v) + 10 mL de solução de acetona (80% v/v) contendo $MgCO_3$ (0,5% p/v). Posteriormente o extrato foi filtrado em papel filtro qualitativo nº 2 e o extrato filtrado foi

usado para determinar a absorvância nos comprimentos $\lambda=663, 645$ e 480 nm, com auxílio do espectofotômetro, a fim de obter as concentrações de clorofila *a* (chl *a*), clorofila *b* (chl *b*) e carotenóides (c_{x+c}), respectivamente. As concentrações foram calculadas na base da massa foliar ($\mu\text{mol. g}^{-1}$), a partir das equações descritas por Hendry e Price (1993):

$$\text{chl } a \text{ (}\mu\text{mol g}^{-1}\text{)} = \frac{(12,7. A663 - 2,69. A645). 1,119. V}{1000.\text{unidade peso (g)}}$$

$$\text{chl } b \text{ (}\mu\text{mol g}^{-1}\text{)} = \frac{(22,9. A645 - 4,68. A663). 1,102. V}{1000.\text{unidade peso (g)}}$$

$$c_{x+c} \text{ (}\mu\text{mol g}^{-1}\text{)} = \frac{(A480 + 0,114. A663 - 0,638. A645) V. 1000}{112,5. \text{unidade peso (g)}}$$

A = absorvância no comprimento de onda indicado

V = volume final do extrato clorofila-acetona (ml)

Por último foram calculadas as concentrações de clorofila total (chl *a* + chl *b*), as razões chl *a*/chl *b* e clorofila total/ carotenóides (chl_{total}/ c_{x+c}).

4.3.5 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 um fluorômetro portátil (PEA, MK2 – 9600 – Hansatech, Norfolk, UK) e as análises foram realizadas entre 04:00 e 5:20 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_{ABS} e PI_{total} .

4.3.6 Determinação de açúcares solúveis totais e amido

O material vegetal foliar foi seco em estufa a 65°C por 72 horas e, posteriormente, moído, até obtenção de material finamente pulverizado. Para a extração de açúcares solúveis utilizou-se 0,2 g do material triturado e homogeneizado em 3 mL de álcool etílico (80%), sendo a mistura aquecida em banho-maria por 30 minutos a 75°C. Sob centrifugação (10.000 rpm, 5 minutos, 4°C), o sobrenadante resultante foi reservado e ao precipitado acrescentou-se 3 mL de álcool etílico (80%) repetindo o procedimento três vezes (Buckeridge e Dietrich, 1990).

Após a extração, o sobrenadante e o precipitado foram secos em estufa a 45°C durante 48 horas. O material residual do sobrenadante foi ressuspenso em água deionizada para análises de açúcares solúveis e o precipitado submetido à digestão do amido com 1 mL de ácido perclórico 35% sendo, posteriormente, quantificados pelo método fenol-sulfúrico em leitura a 490 nm em espectrofotômetro (Ultrospec, 2100 pro), utilizando-se a glicose como padrão (Dubois *et al.* 1956; Passos, 1996).

4.4 Delineamento experimental e análises estatísticas

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado (DIC), sendo sete tratamentos (T1, T2, T3, T4, T5, T6 e T7) com 10 repetições cada. Os dados de cada variável estudada foram submetidos aos testes Kolmogorov-Sminorv e Levene para verificação do atendimento às premissas de normalidade e homogeneidade de variâncias, respectivamente. Em seguida, foram submetidos a análise de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Duncan ($P < 0,05$). Quando não atendidas às premissas, procedeu-se o teste não paramétrico Kruskal Wallis. Todas as análises foram processadas utilizando-se o software Statistica versão 7.0 (StatSoft Inc., 2004).

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1 Características químicas do solo

Os valores de $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ do solo na condição natural até o final do experimento, variaram de 3,79 (T1) a 5,64 (T5) (Tabela 2). Os resultados obtidos indicam aumento em torno de 30% em relação ao pH na amostra inicial nos tratamentos que receberam calagem, 25 dias após a fertilização do solo. Por outro lado, completados seis meses de experimentação, houve diminuição do $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ nos tratamentos que receberam fertilização, sendo esta mais acentuada nos tratamentos que receberam além da calagem, adição de macro e micronutrientes.

A diminuição do pH pode ter sido ocasionada em função da aplicação de enxofre elementar (S^0), conforme já demonstrado em alguns estudos em que a geração de prótons H^+ pela oxidação do S^0 influenciou o pH do solo, decrescendo em até 3 unidades após a aplicação do enxofre elementar em latossolo aos 86 dias do início das análises (Horowitz, 2003). Outra hipótese sugere que essa diminuição poderia ter sido influenciada pela aplicação de N mineral na forma de ureia, como já confirmado em experimento em solos ácidos do sul da China, submetidos a três tratamentos (controle, adição de ureia e adição de sulfato de amônio), foi observado que ao final de 90 dias de experimentação a diminuição do pH em função da aplicação da ureia foi significativa entre os tratamentos estudados, atribuindo esse decréscimo ao processo de nitrificação da amônia (NH_4) que libera íons hidrogênio ao solo, ocorrendo também aumento dos teores de H^+ e Al^{3+} (Zhou *et al.*, 2013).

Este mesmo comportamento foi observado nas análises de Al. No início do experimento foram encontrados baixos teores de Al no solo com valores próximos de zero nos tratamentos que receberam calcário. No entanto, nas análises finais em que todas as doses de N já haviam sido aplicadas ao solo, observou-se aumento dos teores de Al em todos os tratamentos que receberam adição de ureia, enquanto os teores do tratamento T2 permaneceram constantes.

As concentrações de N após a fertilização e ao final do experimento foram muito semelhantes entre os tratamentos variando entre 1,3 e 1,4 g kg^{-1} (Tabela 2). Ao se comparar estes valores com a amostra inicial do solo, a maior concentração encontrada no tratamento T3 (1,46 g kg^{-1}) após a adição de N foi cerca de 103% superior a amostra inicial do solo e apenas 10% superior ao tratamento controle (T1). Ao final do experimento o maior teor no T4 (1,47 g kg^{-1}) foi apenas 13% superior ao T1 (1,31 g kg^{-1}). Os valores de C e M.O foram semelhantes entre os tratamentos tanto após a fertilização, quanto ao final do experimento,

variando entre 32,2 e 40,6 g kg⁻¹ para C e entre 55,4 e 69,8 g kg⁻¹ para M.O., resultados estes dentro da mesma faixa de interpretação e considerados bons níveis (Ribeiro *et al.*, 1999).

Os teores de P no solo após a fertilização nos tratamentos que receberam fertilização fosfatada (T4, T5, T6 e T7), foram 14 (40,86 mg kg⁻¹), 37 (107,25 mg kg⁻¹), 83 (238,20 mg kg⁻¹) e 110 vezes (316,58 mg kg⁻¹) maiores que o tratamento T1 (2,87 mg kg⁻¹) (Tabela 2). Os valores de P obtidos nos tratamentos citados são considerados muito altos, enquanto a concentração do tratamento controle é considerada baixa (Ribeiro *et al.*, 1999). Não foi observado aumento na disponibilidade de P com a calagem nos tratamentos T2 e T3, permanecendo com concentrações semelhantes ao tratamento T1. Com os resultados das análises de solo realizadas após a finalização do experimento, observou-se diminuição nos teores de fósforo em todos os tratamentos que receberam adição deste nutriente, embora ainda sejam considerados muito altos (Ribeiro *et al.*, 1999).

Essa diminuição nos teores de P pode ter sido ocasionada pela absorção do nutriente pela planta e/ou por processos de adsorção, uma vez que os solos da Amazônia são conhecidos pela alta capacidade de fixar o P aplicado como fertilizante, a qual pode ser mais acentuada ao longo do tempo, sendo possível que apenas 5 a 25% do fósforo solúvel adicionado ao solo seja aproveitado pela cultura, enquanto 95 a 75% seja fixado (Alcarde *et al.*, 1991; Falcão e Silva, 2004).

Os teores de K variaram entre 0,05 (T1) e 1,26 cmol_c kg⁻¹ (T3). O maior valor de K no tratamento T3 (1,05 cmol_c kg⁻¹) ao final do experimento foi cerca de 35 vezes maior que T1 e T2 (0,03 cmol_c kg⁻¹). Os valores de Ca foram maiores nos tratamentos que receberam adição de calcário ao solo. Após a fertilização os valores foram cerca de 75 vezes maiores que o tratamento T1. Houve redução nas concentrações deste nutriente ao final do experimento em todos os tratamentos que receberam sua aplicação, sendo menos acentuada no tratamento T2. As concentrações de Mg tiveram comportamento semelhante ao nutriente anterior, com valores variando entre 0,04 (T1) e 0,97 cmol_c kg⁻¹ (T5) após a fertilização do solo. Estes valores foram cerca de 31 vezes maiores nos tratamentos T2 a T7 quando comparados ao T1.

Tabela 2: Valores de pH_{H2O}, matéria orgânica e concentrações de macro e micronutrientes no solo sob cultivo de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. As análises foram realizadas antes e após a aplicação dos tratamentos de fertilização, e após seis meses de experimentação. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3-Ca, Mg, K, N+micronutrientes; T4-100 mg kg⁻¹ de P; T5-200 mg kg⁻¹ de P; T6-400 mg kg⁻¹ de P; T7-500 mg kg⁻¹ de P.

Período da análise	Tratamento	pH H ₂ O	N	M.O g kg ⁻¹	C	P mg kg ⁻¹	K	Ca cmol _c kg ⁻¹	Mg	Al	Fe	Zn mg kg ⁻¹	Mn
Início do experimento	A. C.	4,15	0,72	24,85	14,45	1,00	9,00	0,05	0,03	1,40	46,00	0,00	0,10
Após a fertilização	T1	4,40	1,33	69,83	40,60	2,87	0,05	0,04	0,04	1,52	170,75	0,50	0,50
	T2	5,17	1,37	62,41	36,29	2,11	0,45	3,14	0,95	0,18	146,83	0,47	0,17
	T3	5,12	1,46	66,77	38,82	1,89	1,26	3,13	0,95	0,18	146,33	2,17	2,03
	T4	5,63	1,43	69,35	40,32	40,86	1,08	3,45	0,93	0,05	154,33	1,87	1,57
	T5	5,64	1,40	68,86	40,04	107,25	1,12	3,14	0,97	0,03	168,00	1,97	1,63
	T6	5,31	1,43	66,12	38,44	238,20	1,05	3,07	0,95	0,12	167,00	1,97	1,53
	T7	5,27	1,31	68,16	39,63	316,58	1,08	3,03	0,95	0,07	191,00	1,87	1,73
Final do experimento	T1	3,79	1,31	63,44	36,88	2,05	0,03	0,09	0,04	1,63	175,94	1,22	0,79
	T2	4,88	1,33	63,62	36,99	1,83	0,03	2,85	1,05	0,19	156,20	1,03	1,12
	T3	4,17	1,32	55,48	32,26	2,11	0,89	1,86	0,73	0,70	123,83	1,35	2,35
	T4	4,07	1,47	64,22	37,34	26,06	1,05	1,75	1,13	0,75	155,17	3,81	3,02
	T5	4,04	1,33	61,99	36,04	56,51	0,75	1,84	0,72	0,78	155,00	1,86	2,64
	T6	3,98	1,37	67,86	39,46	137,58	1,03	1,87	0,98	0,70	195,20	2,19	3,30
	T7	4,06	1,43	63,16	36,72	165,66	0,98	2,23	0,73	0,53	195,10	1,83	3,30

5.2 Partição de massa seca e morfologia foliar

O acúmulo de massa seca foliar, caulinar e massa seca total (Tabela 3) foram significativamente influenciados pela aplicação de P no solo, com incremento significativo até a dosagem de 400 mg P kg⁻¹ (T6), e pequena redução na maior dose aplicada de 500 mg P kg⁻¹ (T7). O acúmulo de massa seca foliar (MSF) e massa seca total (MST) foram maiores para os tratamentos T5, T6 e T7 (Tabela 3), os quais não diferiram significativamente. Observou-se maior valor de biomassa foliar em T6 com 20,2 g, valor 190% maior que o tratamento com menor acúmulo, T1 (7,0 g). O acúmulo de MST no tratamento T6 foi 75% maior que o obtido em T1 (28,3 g).

Estes resultados indicam que a partição de matéria seca foliar e total foi significativamente influenciada pela disponibilidade de P no solo que favoreceu maior investimento em acúmulo de massa seca da parte aérea e total. Os maiores valores encontrados no presente trabalho são inferiores aos encontrados em plantas jovens de *B. excelsa* submetidas à fertilização em plantio homogêneo a pleno sol (56,3 e 66,4 g) (Gomes, 2012). Alguns trabalhos têm demonstrado o bom desempenho em crescimento desta espécie em ambientes com altos níveis de irradiância, mostrando-se capaz de otimizar o uso da energia luminosa com maior investimento em ganho de biomassa (Costa *et al.*, 2009; Scoles *et al.*, 2011; Gomes, 2012; Ferreira *et al.*, 2012).

Respostas significativas quanto ao acúmulo de matéria seca total foram obtidas para quatro espécies arbóreas (mogno, sabiá, cedro-rosa e cedro-australiano) submetidas a cinco dosagens de fósforo (20, 100, 200, 300 e 400 mg dm⁻³) destacando-se a espécie sabiá com melhor resposta à adição de P (Fontes *et al.*, 2013). Espécies florestais amazônicas como andiroba e mogno também responderam a dosagens de P ao solo com maior acúmulo de massa seca total à medida que se aumentou as doses de fósforo aplicadas (Neves *et al.*, 2004; Santos *et al.*, 2008b).

Os valores de massa seca do caule (MSC) variaram de 12,1 a 22,5 g, sendo que os maiores resultados foram observados nos tratamentos que receberam adição de P solo (T4 a T7). Para massa seca da raiz (MSR) os valores variaram entre 6,6 g (T6) e 9,6 g (T2). Neste caso, o maior valor no tratamento T2 foi 46% superior ao tratamento T6. O tratamento controle (T1) que não recebeu qualquer tipo de fertilização, diferenciou-se apenas do tratamento T3 e T6. Pôde-se observar também ao final do experimento, que o tratamento T1 exibiu morfologia radicular específica, com grande número de raízes finas e presença de grande volume de pêlos radiculares, exibindo arquitetura radicular do tipo “espinha de peixe”

(Fitter e Stickland, 1991), em que a ramificação ocorre predominantemente no eixo principal. Essa ramificação pode aumentar significativamente o volume de solo explorado pela planta e o contato com o P em baixa disponibilidade.

As modificações na morfologia e arquitetura radicular constituem estratégias adaptativas observadas em plantas crescidas em solos com baixa disponibilidade de P (Bonser *et al.*, 1996; Silva e Delatorre, 2009; Fita *et al.*, 2011), como por exemplo os solos da região amazônica, onde as reduzidas concentrações de P representam as maiores limitações ao crescimento e desenvolvimento das plantas (Mendonça-Santos *et al.*, 2006). Os resultados obtidos para a variável comprimento da raiz principal (CRP) também refletem a modificação na morfologia do sistema radicular (Tabela 3). Neste caso, o tratamento T1 obteve valor 146% superior (94,1 cm) ao valor obtido em T6 (38,2 cm). A partir desses resultados, é possível observar que o incremento no comprimento da raiz principal nos tratamentos que receberam fertilização foram bem menores quando comparados ao tratamento controle (T1), estratégia essa que também tem sido observada em outros estudos (Fita *et al.*, 2011; Zhang *et al.*, 2013).

Os resultados da razão raiz/PA refletiram a estratégia de maior acúmulo de biomassa no sistema radicular das plantas nos tratamentos T1 e T2 (0,48), ao contrário do observado para o tratamento T6 (0,16), resultados estes semelhantes aos encontrados em outras pesquisas (Gomes *et al.*, 2004; Gomes *et al.*, 2008). As modificações observadas em T1 e T2 ao final da experimentação tanto com relação à morfologia e massa seca radicular, quanto o investimento em massa seca da parte aérea, podem ser consideradas estratégias desenvolvidas pelas plantas para máxima absorção em condições de baixa disponibilidade de nutrientes no solo, principalmente no que diz respeito ao P, pois quando em condições limitantes deste nutriente, o crescimento da parte aérea é muito mais comprometido do que o sistema radicular (Marschner, 2012).

Com relação aos dados da razão de massa foliar (RMF), os tratamentos T6 e T7 exibiram os maiores valores, enquanto os menores foram observados nos tratamentos T1 e T2 (Tabela 3). Quanto aos resultados da razão de massa caulinar (RMC), os tratamentos não foram diferentes significativamente entre si. Por outro lado, foram encontradas diferenças para os tratamentos quanto à razão de massa radicular (RMR). Neste caso, os tratamentos T1 e T2 apresentaram o maior valor (0,32), ao passo que o menor valor foi obtido nos tratamentos que receberam adição de macro e micronutrientes no solo. O comportamento encontrado, considerando as variáveis RMF e RMR, foi semelhante aos observados em plantas de *Eucalyptus globulus* submetidas a diferentes dosagens de P, as quais exibiram

incremento em RMF e diminuição de RMR á proporção que se aumentava as doses deste nutriente (Warren, 2011).

Os resultados das razões de matéria seca, de maneira geral, refletem a estratégia das plantas em T1 e T2 investirem predominantemente no acúmulo de biomassa de raízes, ao passo que as plantas nos tratamentos com adição de macro e micronutrientes investiram de maneira mais acentuada em parte aérea, e apenas uma pequena parte em biomassa de raízes. Enquanto as plantas nos tratamentos T1 e T2 investiram cerca de 67% em parte aérea e 33% em biomassa de raízes, nos tratamentos T3 ao T7 investiram de 77 a 87% em parte aérea e 13 a 23% em raízes, respectivamente, observando-se tendência de diminuição no investimento em biomassa radicular conforme o aumento da disponibilidade de P no solo.

Quanto à área foliar (AF), os tratamentos que receberam fertilização fosfatada (T4, T5, T6 e T7) exibiram os maiores resultados (Tabela 3). Os valores encontrados no tratamento T6 (3224 cm²) foram aproximadamente três vezes superiores aos tratamentos T1 (1046 cm²) e T2 (1006 cm²). Estes resultados são característicos de plantas com baixo suprimento de P, que diminuem a área foliar total, em consequência da redução do número de folhas e, secundariamente, da limitação à expansão foliar (Lynch *et al.*, 1991; Rodríguez *et al.*, 1998). Os valores encontrados nesse trabalho podem ser considerados altos quando comparados aos observados em plantio homogêneo da mesma espécie sob diferentes tratamentos de fertilização, cujos valores variaram entre 74,8 cm² para o tratamento que recebeu adição de Ca, Mg, K e micronutrientes no solo e 114,2 cm² para o tratamento que recebeu os mesmos nutrientes do tratamento anterior incluindo adição de N (Gomes, 2012).

Mimosa caesalpinifolia Benth. submetida a cinco doses de fósforo exibiu mesmo comportamento, com incremento em área foliar à proporção que se aumentava a dose deste nutriente, com leve diminuição na dosagem mais alta (Filho *et al.*, 2013). A redução da área foliar em função da baixa disponibilidade de P também é fato comprovado em alguns estudos, seja pela diminuição do número total de folhas ou pela redução individual da área de superfície foliar (Mason *et al.*, 2000; Chiera *et al.*, 2002). O baixo suprimento de P pode limitar a produção de novas folhas, ao mesmo tempo em que a diminuição da área foliar reduz a quantidade de drenos na planta em função da menor produção de folhas novas (Rogríguez *et al.*, 1998; Chiera *et al.*, 2002).

No que diz respeito à área foliar específica (AFE), observou-se diferenças significativas entre os tratamentos, cujos valores variaram entre 143,4 (T2) e 169,3 cm² g⁻¹ (T5). Estes valores são superiores aos encontrados em plantio de castanheira aos quatro anos de idade sob tratamentos de adubação em área degradada, que variaram entre 78,0 cm² g⁻¹

para o tratamento com adubação verde e $91,0 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ para o tratamento com adubação química (Ferreira *et al.*, 2012). Investigando a influência da temperatura do ar e do teor de fósforo no solo nas características de 122 espécies arbóreas de duas florestas tropicais, foi observado que baixos valores de área foliar específica estiveram sempre associados à condições limitantes de P no solo (Long *et al.*, 2011).

Plantas crescendo em condições de deficiência de P no solo possuem menor área de captura de luz por unidade de massa foliar, resultando em uma menor capacidade fotossintética por unidade de massa foliar (Wright *et al.*, 2001). *Eucalyptus globulus* crescendo em casa de vegetação sob diferentes níveis de fertilização fosfatada, não obteve diferença significativa entre os tratamentos para a variável AFE (Warren, 2011). Por outro lado, *Alseis blackiana*, uma espécie arbórea tropical, submetida a oito tratamentos a partir de diferentes combinações de NPK durante 10 anos em floresta tropical úmida exibiram os maiores valores de AFE nos tratamentos em que não houve omissão de P (Pasquini e Santiago, 2012).

A massa foliar específica (MFE), parâmetro indicativo de espessura foliar, foi superior nos tratamentos T1 e T2 ($0,007 \text{ g cm}^2$), indicando que estes dois tratamentos investiram mais em espessura da folha. Investigando o efeito de diferentes dosagens de fertilização fosfatada em espécies arbóreas, não foram encontradas diferenças significativas para esta variável entre os tratamentos, no entanto observou-se decréscimo nos valores à medida que se aumentou as doses de P (Tissue e Lewis, 2010; Zhao *et al.*, 2013). Em 21 espécies arbóreas tropicais em três florestas com diferentes disponibilidades de P no solo, observou-se que a massa foliar específica aumentou significativamente com a diminuição da disponibilidade de P no solo (Hidaka e Kitayama, 2011). Em ambientes de baixa disponibilidade de nutrientes, particularmente quanto às concentrações de P no solo, é estratégia comum das plantas tolerantes apresentarem folhas duras e espessas com maior MFE com o objetivo de aumentar a longevidade foliar (Ellsworth e Reich, 1996; Hikosaka, 2004).

Tabela 3: Partição de matéria seca, comprimento da raiz principal e morfologia foliar de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* em diferentes tratamentos de fertilização. Os valores são médias±desvio-padrão após seis meses de experimentação. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3- Ca, Mg, K, N+micronutrientes; T4-100 mg kg⁻¹ de P; T5-200 mg kg⁻¹ de P; T6-400 mg kg⁻¹ de P; T7-500 mg kg⁻¹ de P.

Variável	Tratamento						
	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
MSF (g)	7,0±1,5 c	7,2±1,7 c	10,9±1,7 b	13,6±2,9 b	17,4±3,4 a	20,2±5,2 a	17,2±4,1 a
MSC (g)	12,1±2,5 b	13,2±1,8 b	14,3±1,7 b	16,9±1,9 a	20,9±3,3 a	22,5±6,7 a	19,6±4,4 a
MSR (g)	9,1±2,5 a	9,6±2,2 a	6,7±1,9 b	9,3±3,0 a	9,0±1,8 a	6,6±2,2 b	7,6±2,5 ab
MST (g)	28,3±5,7 c	30,0±4,1 c	31,9±4,8 b	39,8±7,4 b	47,4±6,8 a	49,3±14,2 a	44,4±10,7 a
Raiz/PA	0,48±0,11 a	0,48±0,14 a	0,27±0,07 bc	0,3±0,07 b	0,24±0,05 cd	0,16±0,03 e	0,2±0,03 de
CRP (cm)	94,1±25,7 a	61,2±28,0 b	39,7±17,3 cd	47,0±17,5 bcd	43,4±9,0 bcd	38,2±12,5 d	57,0±13,0 bc
RMF	0,25±0,04 d	0,24±0,04 d	0,34±0,06 c	0,34±0,04 c	0,37±0,04 bc	0,41±0,04 a	0,39±0,06 ab
RMC	0,43±0,05 a	0,44±0,04 a	0,45±0,03 a	0,43±0,05 a	0,44±0,02 a	0,45±0,02 a	0,44±0,05 a
RMR	0,32±0,05 a	0,32±0,06 a	0,21±0,04 bc	0,23±0,04 b	0,19±0,03 cd	0,13±0,02 e	0,17±0,02 de
AF (cm ²)	1046±259 d	1006±255 d	1607±376 c	2115±458 b	2766±729 a	3224±990 a	2981±727 a
AFE (cm ² g ⁻¹)	149,7±9,7 b	143,4±11,4 b	163,3±13,1 a	164,8±14,4 a	169,3±12,7 a	163,4±9,5 a	166,3±19,0 a
MFE (g cm ²)	0,007±0,000 a	0,007±0,000 a	0,006±0,000 b				

Variáveis: Massa seca foliar (MSF), massa seca do caule (MSC), massa seca radicular (MSR), massa seca total (MST), razão raiz/parte aérea (Raiz/PA), comprimento da raiz principal (CRP), razão de massa foliar (RMF), razão de massa caulinar (RMC), razão de massa radicular (RMR), área foliar (AF), área foliar específica (AFE) e massa foliar específica (MFE). Médias seguidas da mesma letra para cada variável não diferem entre si pelo teste de Duncan ($p \geq 0,05$).

5.3 Crescimento e índice de ganho foliar

Os tratamentos apresentaram diferenças significativas quanto às taxas de crescimento absoluto em diâmetro (TCA-d) (Tabela 4) O tratamento T6 proporcionou TCA-d de 0,95 mm mês⁻¹, valor 94% superior ao tratamento T1 (0,49 mm mês⁻¹). Padrão semelhante de resposta foi observado para as taxas de crescimento relativo em diâmetro. As plantas dos tratamentos T6 e T7 alcançaram as maiores taxas de crescimento absoluto em altura (TCA-a) com incrementos médios mensais de 7,9 e 7,6 cm. As taxas foram 155 e 148% maiores que o T1 (3,1 cm mês⁻¹).

Para as taxas de crescimento relativo em altura (TCR-a) o comportamento foi semelhante a variável discutida anteriormente, variando de 0,05 a 0,13 cm mês⁻¹. Mudanças de mogno obtiveram incrementos significativos em altura e diâmetro à medida que se aumentava as doses de fósforo aplicadas ao solo, constatando-se que em condições de baixa disponibilidade este nutriente é limitante ao crescimento desta espécie (Santos *et al.*, 2008b), a semelhança dos resultados obtidos por Souza *et al.* (2010), que ao analisar o requerimento nutricional desta mesma espécie observou que o P é o nutriente que mais limita o desenvolvimento e a absorção dos outros nutrientes.

Mudas de *Pinus radiata* submetidas a diferentes dosagens de P e N, exibiram diferenças significativas entre os tratamentos de dosagens de P, no entanto o crescimento em diâmetro não foi influenciado pelas diferentes concentrações de P no solo (Hernández e Rubilar, 2012). Plantas de *Eucalyptus grandis* submetidas a dez dosagens de P responderam positivamente quanto ao crescimento em altura e diâmetro mediante o aumento da oferta de P, sendo que ao final do experimento os incrementos destas variáveis foram superiores a 500 e 450% (Thomas *et al.*, 2005).

B. excelsa sob os tratamentos T5, T6 e T7 alcançou índice de ganho foliar (IGF) seis vezes superior quando comparada crescendo nos tratamentos T1 e T2. Enquanto T1 e T2 tiveram incrementos mensais da ordem de 115 e 101,7%, os tratamentos T5, T6 e T7 aumentaram o número de lançamentos foliares em torno de 641, 610 e 566% ao mês (Tabela 3). O mesmo comportamento obtido neste trabalho quanto aos lançamentos foliares também foi alcançado em plantas de *Mimosa caesalpinifolia* submetidas a calagem e adubação fosfatada (Filho *et al.*, 2013). Plantas de *Eucalyptus grandis* quando submetidas a dez dosagens de P apresentaram redução nos lançamentos foliares com baixo suprimento de P no solo, e exibiram maior incremento foliar na maior dose em estudo (1000 mg kg⁻¹) (Thomas *et al.*, 2006). É importante ressaltar também que, além do maior investimento em biomassa

foliar e crescimento da parte aérea, as plantas submetidas aos tratamentos de fertilização tiveram alterações na arquitetura de crescimento da parte aérea com produção de ramificações laterais, sendo mais acentuada nos tratamentos que receberam adição de fósforo, influenciando assim o número de lançamentos foliares e o acúmulo de matéria seca.

Tabela 4: Taxas de crescimento absoluto (TCA) e relativo (TCR) em diâmetro (d) e altura (a), índice de ganho foliar (IGF) de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. Os valores são médias±desvio-padrão ($n = 10$).

Tratamento	TCA-d (mm mês ⁻¹)	TCR-d (mm mm ⁻¹ mês ⁻¹)	TCA - a (cm mês ⁻¹)	TCR-a (cm cm ⁻¹ mês ⁻¹)	IGF (%)
T1	0,49±0,23 c	0,06±0,02 c	3,1±1,4 c	0,05±0,02 d	115,0±83,7 b
T2	0,58±0,17 c	0,09±0,02 bc	3,6±0,9 c	0,07±0,01 cd	101,7±91,1 b
T3	0,62±0,21 bc	0,09±0,02 abc	4,8±1,3 bc	0,09±0,02 bc	271,7±153,6 ab
T4	0,72±0,15 abc	0,10±0,02 ab	5,0±1,7 bc	0,09±0,03 bc	415,0±96,4 ab
T5	0,88±0,11 ab	0,11±0,02 ab	6,8±1,0 ab	0,11±0,02 ab	641,7±175,6 a
T6	0,95±0,27 a	0,13±0,03 a	7,9±2,0 a	0,13±0,03 a	610,0±208,8 a
T7	0,89±0,30 ab	0,12±0,04 ab	7,6±1,9 a	0,12±0,03 a	566,7±110,6 a

Médias seguidas da mesma letra para cada variável não diferem entre si pelo teste de Duncan ($p \geq 0,05$).

Analisando o desempenho de *B. excelsa* quanto ao crescimento em altura e diâmetro ao longo de seis meses de experimentação (Figura 4), constatou-se que *B. excelsa* obteve padrão linear de crescimento inicial para todos os tratamentos até o final desta pesquisa, mesmo no tratamento que não recebeu adição de macro e micronutrientes (T1). A partir da sétima coleta observou-se diferenças mais acentuadas entre os tratamentos em relação ao crescimento em diâmetro e altura, supondo que a partir deste período, as plantas começaram a responder mais efetivamente as dosagens de P aplicadas ao solo. Todas as análises de regressão foram significativas exibindo valores de r^2 considerados satisfatórios. Vários trabalhos tem demonstrado o efeito positivo e significativo da aplicação de doses de fósforo quanto às variáveis de crescimento em altura e diâmetro exibindo comportamento linear mediante o aumento da dosagem deste nutriente (Neves *et al.*, 2004; Brondani *et al.*, 2008; Santos *et al.*, 2008a; Filho *et al.*, 2013, Schumacher *et al.*, 2013).

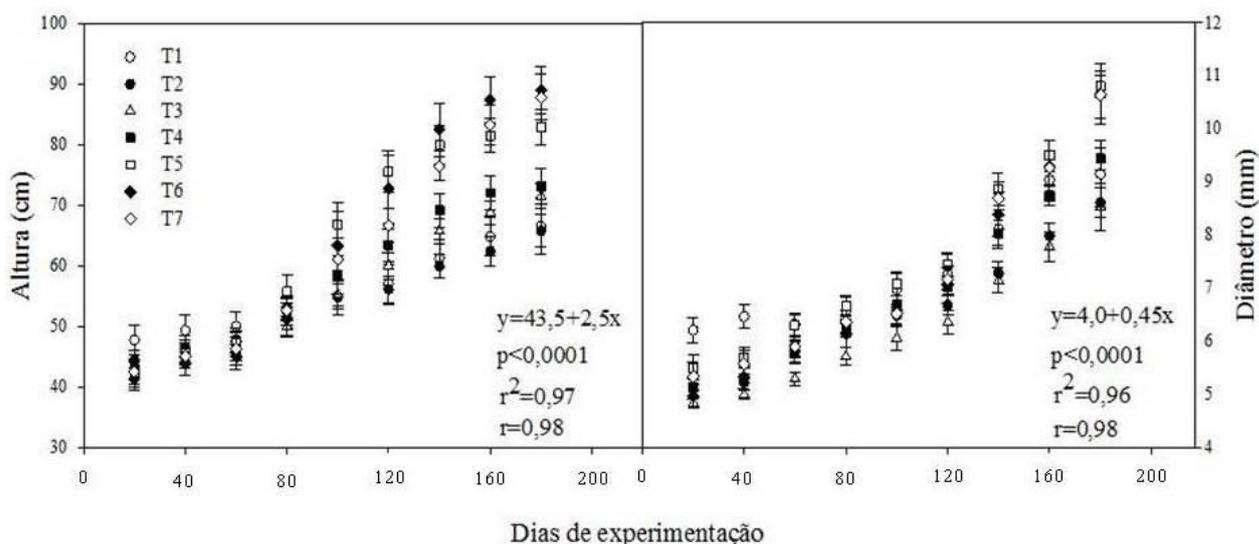


Figura 4: Crescimento em altura (cm) e diâmetro (mm) de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* em resposta a diferentes tratamentos de fertilização. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3-Ca, Mg, K, N+micronutrientes; T4-100 mg kg⁻¹ de P; T5-200 mg kg⁻¹ de P; T6-400 mg kg⁻¹ de P; T7-500 mg kg⁻¹ de P ($n=10$).

5.4 Teores foliares de macro e micronutrientes

Os teores de N foliar variaram entre 17,5 e 31,6 g kg⁻¹ (Tabela 5). Os maiores teores foram obtidos nos tratamentos T7 (31,6 g kg⁻¹) e T6 (30,4 g kg⁻¹) (Tabela 5). O teor de N no tratamento T7 foi 81% superior ao menor valor observado no tratamento T2 (17,5 g kg⁻¹). O aumento da dose de P no solo parece ter influenciado positivamente os teores de N foliar, pois com o aumento da dose, observa-se uma tendência de incremento nos teores de N nas folhas. Estes valores foram superiores aos encontrados na mesma espécie aos quatro anos de idade em área degradada sob tratamentos de adubação, os quais variaram entre 10,7 g kg⁻¹ para o tratamento controle e 15,1 g kg⁻¹ para o tratamento com adubação verde g kg⁻¹ (Ferreira, 2009). A incorporação de doses de P (50, 100, 150, 200 e 250 mg dm⁻³) ao substrato de mudas de *Bauhinia forficata* L. também promoveu aumento das concentrações de nitrogênio nas folhas (Brondani *et al.*, 2008).

O acúmulo de N foliar em plantas de *Carapa guianensis* submetidas a quatro doses de fósforo, apresentou repostas positivas, com incremento nas doses iniciais e a partir de doses maiores (300 e 450 mg dm⁻³) o acúmulo decresceu. Os autores atribuíram este decréscimo ao fato de que sob doses maiores de P o crescimento das plantas foi comprometido e como consequência resultou no menor acúmulo deste nutriente (Neves *et al.*, 2004). Mudanças de *Eucalyptus grandis* submetidas a tratamentos com diferentes dosagens de N e P, exibiram

aumento no teor de N foliar com o aumento das doses de P, que foram quase seis vezes superiores ao tratamento controle (Graciano *et al.*, 2006).

A causa da diminuição da absorção de N em condições limitantes de P pode ser devido à diminuição da produção de ATPs que são requeridas para o funcionamento das enzimas do metabolismo de N (Alves *et al.*, 1996 Groot *et al.*, 2003). A exemplo, a absorção de nitrato é um processo ativo que requer energia metabólica para o transporte contra um gradiente de potencial eletroquímico, necessitando assim de ATP (Kleinhofs e Warner, 1990). Portanto, a limitação no fornecimento de P pode resultar em menor taxa de absorção de NO_3^- e NH_4^+ (Magalhães *et al.*, 1995). Estes nutrientes interagem de forma sinérgica, e quando aplicados em doses adequadas, normalmente promovem incrementos na produção vegetal maiores que aqueles obtidos com aplicação de cada nutriente isoladamente (Shuman, 1994; Graciano *et al.*, 2006).

O maior teor de P também foi observado no tratamento T7 (1,2 g kg^{-1}), seguido dos tratamentos T6 (1,2 g kg^{-1}) e T1 (1,1 g kg^{-1}) (Tabela 5). O teor de P em T7 foi cerca de 162 e 123% superior aos teores encontrados nos tratamentos T3 (0,5 g kg^{-1}), T4 (0,5 g kg^{-1}) e T5 (0,6 g kg^{-1}), que não foram diferentes entre si. No entanto, o tratamento T3 com menor teor de P foliar, não recebeu aplicação desse nutriente no solo e ainda assim teve maior incremento foliar que T1 que exibiu maiores teores foliares de P. Da mesma forma, os tratamentos T4 e T5 tiveram incrementos foliares quase quatro e seis vezes maiores que o tratamento T1, havendo possível efeito de diluição de P devido as maiores taxas de crescimento, produção de biomassa e lançamentos foliares, efeito este já observado em outros estudos com a mesma abordagem (Fernandes *et al.*, 2000; Santos *et al.*, 2008a).

Em *Eucalyptus grandis*, por exemplo, os teores de P foliar não foram significativos, ou seja, o P foliar não respondeu positivamente as adições de P ao solo, ao contrário decresceram até a dosagem de 250 mg kg^{-1} de P, havendo a partir de então aumento até a última dosagem estudada (1000 mg kg^{-1}). Os autores atribuem este resultado a diluição em função do crescimento, evento este que poderia explicar a falta de qualquer incremento substancial de P nos tecidos foliares em resposta ao aumento da oferta de P no solo para coníferas e espécies arbóreas nativas australianas (Thomas *et al.*, 2006).

Por outro lado, sob baixa disponibilidade de P no solo, as plantas investem geralmente mais no crescimento de raízes de modo a aumentar a absorção de P (Schachtman *et al.*, 1998; Thomas *et al.*, 2006), ao mesmo tempo em que o P pode ser retranslocado de folhas mais velhas para folhas mais novas. O retranslocamento de P de folhas senescentes pode resultar em folhas novas com teor de P moderado, porém retarda o crescimento vegetal (Thomas *et*

al., 2006; Marschner, 2012). O retranslocamento de P tem indicado relação inversa com a taxa de crescimento relativo, pois quando o percentual de P proveniente da remobilização aumenta, a taxa de crescimento relativo decresce (Veneklaas *et al.*, 2012).

No presente experimento, enquanto as plantas do tratamento controle cresciam 3 cm por mês em altura, as que receberam fertilização fosfatada chegaram a crescer 8 cm por mês. O número de lançamentos foliares nos tratamentos de fertilização chegou a ser seis vezes maior que o tratamento controle (sem fertilização) que apresentou também o maior comprimento da raiz principal. Comparando estes resultados com valores obtidos para a mesma espécie em plantios jovens, verificou-se que as concentrações de P foram semelhantes aos tratamentos controle ($1,2 \text{ g kg}^{-1}$) e adubação química ($1,3 \text{ g kg}^{-1}$) e inferiores ao tratamento de adubação verde ($2,4 \text{ g kg}^{-1}$) (Ferreira, 2009).

Os tratamentos foram diferentes significativamente quanto aos teores foliares de K. O maior valor foi encontrado nas folhas do tratamento T3 ($15,4 \text{ g kg}^{-1}$) e o menor em T2 ($2,5 \text{ g kg}^{-1}$). O teor de K do tratamento T3 foi seis vezes maior que o valor em T2, tratamento este que mostrou durante o experimento sintoma visual aparente de deficiência do respectivo nutriente em algumas folhas, com alguns indivíduos com clorose nas bordas das folhas expandindo-se em direção a nervura central. Observou-se ainda uma resposta positiva em relação aos teores foliares de K nos tratamentos de dosagens de P em plantas de *Bauhinia forficata*, com valores variando entre 12,11 e 19,04 g kg^{-1} (Brondani *et al.*, 2008). Em plantas de *Carapa guianensis* a dose de 244,5 mg dm^{-3} de P promoveu o máximo acúmulo de potássio nas folhas, com decréscimo no acúmulo a partir de doses superiores a 300 e 450 mg dm^{-3} de P (Neves *et al.*, 2004).

Quanto aos teores de Ca, o tratamento T2 exibiu as maiores concentrações, diferenciando-se significativamente dos demais (Tabela 5). O tratamento T2 ($11,3 \text{ g kg}^{-1}$) foi aproximadamente três vezes superior ao menor valor obtido em T4 ($3,9 \text{ g kg}^{-1}$). É importante mencionar que no tratamento T2 foram adicionados somente Ca e Mg ao solo, ao passo que os outros tratamentos receberam além destes nutrientes, aplicação de K. O teor de K na planta pode inibir as taxas de absorção de Ca e Mg (Marschner, 2012). Em experimento com mudas de mogno em casa de vegetação cultivadas em solução nutritiva com omissão de K, observou-se aumento nos teores de Ca e Mg na parte aérea das plantas (Wallau *et al.*, 2008). As respostas dos tratamentos considerando os teores foliares de Mg foram semelhantes ao de Ca. O tratamento T2 ($4,8 \text{ g kg}^{-1}$) exibiu os maiores teores, quase quatro vezes superior ao menor valor no tratamento T4 ($1,4 \text{ g kg}^{-1}$). Não foram observadas diferenças entre os tratamentos T1, T3, T4, T5, T6 e T7. Essa diminuição em Ca e Mg a partir do tratamento T3, pode em parte

ser atribuída ao antagonismo existente entre esses dois nutrientes e K, pois quando o K encontra-se em altas concentrações no meio de cultivo, a absorção de Ca e Mg pode ser desfavorecida (Malavolta *et al.*, 1997; Vitti *et al.*, 2006). Além da presença do K, a absorção de Ca e Mg também pode ser fortemente reduzida pelo NH_4^{++} e pelos íons H^+ em baixo pH (Kerbaudy, 2008). Este processo pode ter ocorrido nas plantas do tratamento T3 ao T7 em consequência da adição de fosfato de potássio monobásico, sulfato de potássio e ureia, que pode ter induzido ação competitiva isolada de um único nutriente ou em conjunto (Epstein e Bloom, 2004).

Tabela 5: Teores foliares de macronutrientes em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. Os valores são médias \pm desvio-padrão. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3- Ca, Mg, K, N+micronutrientes; T4-100 mg kg⁻¹de P; T5-200 mg kg⁻¹de P; T6-400 mg kg⁻¹de P; T7-500 mg kg⁻¹de P.

Tratamento	Macronutriente				
	N (g kg ⁻¹)	P (g kg ⁻¹)	K (g kg ⁻¹)	Ca (g kg ⁻¹)	Mg (g kg ⁻¹)
T1	20,2 \pm 2,0 c	1,1 \pm 0,2 b	5,5 \pm 1,3 c	4,2 \pm 1,4 b	1,5 \pm 0,3 b
T2	17,5 \pm 1,9 d	0,8 \pm 0,1 c	2,5 \pm 0,4 d	11,3 \pm 3,7 a	4,8 \pm 0,6 a
T3	21,5 \pm 1,0 c	0,5 \pm 0,0 d	15,4 \pm 2,9 a	3,9 \pm 0,8 b	1,7 \pm 0,3 b
T4	20,6 \pm 3,0 c	0,5 \pm 0,1 d	10,6 \pm 1,6 b	3,9 \pm 0,7 b	1,4 \pm 0,3 b
T5	26,7 \pm 2,1 b	0,6 \pm 0,1 d	11,4 \pm 2,6 b	5,0 \pm 0,9 b	1,7 \pm 0,3 b
T6	30,5 \pm 2,3 a	1,2 \pm 0,1 ab	9,9 \pm 1,1 b	4,3 \pm 0,9 b	1,5 \pm 0,2 b
T7	31,64 \pm 2,85 a	1,2 \pm 0,2 a	10,2 \pm 2,7 b	4,6 \pm 1,0 b	1,6 \pm 0,4 b

Médias seguidas da mesma letra para cada variável não diferem entre si pelo teste de Duncan ($p \geq 0,05$).

Os teores de Fe foliar variaram entre 37,8 mg kg⁻¹ (T3) e 65,9 mg kg⁻¹ (T6) (Tabela 6). Os maiores valores foram obtidos nos tratamentos T6 e T7, enquanto o menor valor foi obtido no tratamento T3. Os teores de Zn variaram entre 18,4 mg kg⁻¹ (T5) e 36,7 mg kg⁻¹ (T1), não havendo diferenças significativas entre os tratamentos. Quanto aos teores de Mn, o maior teor foi obtido no tratamento T1 (52,9 mg kg⁻¹), ao passo que o menor resultado foi encontrado no tratamento T5 (7,0 mg kg⁻¹). A exceção do Fe observou-se diminuição nos teores de Zn e Mn a partir dos tratamentos que receberam aplicação de calcário (T2 ao T7). Comportamento semelhante já foi encontrado em alguns trabalhos, que relacionaram a correção da acidez do solo à redução da concentração dos micronutrientes foliares, uma vez que a absorção desses elementos pelas plantas decresce com a elevação do pH em decorrência da formação de

óxidos e hidróxidos de baixa solubilidade (Oliveira Jr *et al.*, 2000; Roque *et al.*, 2004; Silva *et al.*, 2006).

Outra possibilidade para redução dos teores foliares de micronutrientes nos tratamentos de fertilização seria o comportamento antagônico observado entre Zn e P, uma vez que a diminuição na concentração de Zn poderia estar relacionada a aplicação da fertilização fosfatada, que pode ocasionar diminuição nos teores de zinco foliar pela formação de fosfatos de Zn de muito baixa solubilidade no solo (Biasioli, 2003; Gonçalves *et al.*, 2005; Dechen e Nachtigall, 2006). Apesar das concentrações adequadas de Fe para um crescimento adequado das plantas situarem entre 50 e 100 mg kg⁻¹, de Mn entre 20 e 500 mg kg⁻¹ e Zn teores superiores a 25 mg kg⁻¹ (Dechen e Nachtigall, 2006), alguns tratamentos estiveram abaixo desses teores, mas em nenhum momento durante o período experimental foram observados sintomas aparentes de deficiência visual desses nutrientes. Além disso, é importante destacar a ausência de estudos na literatura científica que apontem os níveis críticos de deficiência nutricional para esta espécie. Desta forma, mesmo os teores deste estudo estando abaixo dos valores encontrados na literatura como mais adequados ao crescimento vegetal, estes poderiam ainda não limitar o crescimento de *B. excelsa*.

Tabela 6: Teores foliares de micronutrientes em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. Os valores são médias±desvio-padrão. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3- Ca, Mg, K, N+micronutrientes; T4-100 mg kg⁻¹de P; T5-200 mg kg⁻¹de P; T6-400 mg kg⁻¹de P; T7-500 mg kg⁻¹de P.

Tratamento	Micronutriente		
	Fe (mg kg ⁻¹)	Zn (mg kg ⁻¹)	Mn (mg kg ⁻¹)
T1	39,3±18,8 bc	36,7±9,8 a	52,9±14,1 a
T2	46,4±5,6 bc	22,5±6,0 a	37,4±19,0 ab
T3	37,8±10,3 c	21±8,5 a	11,7±5,7 cd
T4	52±3,3 abc	25,1±1,6 a	10,2±2,2 cd
T5	52±10,1 abc	18,4±7,2 a	7,0±1,6 d
T6	65,9±11,6 a	23,9±3,8 a	18,7±8,3 abc
T7	59,7±13,8 ab	26,5±2,9 a	13,8±4,8 bcd

Médias seguidas da mesma letra para cada variável não diferem entre si pelo teste de Duncan ($p \geq 0,05$).

5.5 Teores foliares de pigmentos cloroplastídicos e fluorescência da clorofila *a*

O tratamento T5 ($2,87 \mu\text{mol g}^{-1}$) apresentou os maiores teores de clorofila *a* (Chl *a*) enquanto os tratamentos T4 e T5 exibiram teores de clorofila *b* (Chl *b*) superiores aos demais tratamentos, com $1,01$ e $0,99 \mu\text{mol g}^{-1}$, respectivamente (Tabela 7). O tratamento T6 exibiu os maiores teores de carotenóides, ($1,11 \mu\text{mol g}^{-1}$). O tratamento T7 alcançou os maiores valores da razão Chl *a*/ Chl *b*. Os tratamentos T4 e T5 exibiram resultados superiores quanto aos teores de clorofila total (Chl total), com $3,70$ e $3,86 \mu\text{mol g}^{-1}$, respectivamente. A razão Chl total/ C_{x+c} foi maior no tratamento T1.

De modo geral, as plantas dos tratamentos T3 ao T7 obtiveram os maiores teores de pigmentos cloroplastídicos. Os maiores teores de clorofilas *a*, *b* e total observados nas plantas desses tratamentos podem estar relacionados ao fornecimento de nitrogênio proveniente da fertilização com ureia, uma vez que a correlação entre teores foliares de nitrogênio e clorofila já é bastante conhecida na literatura (Evans e Seeman, 1989; Reich *et al.*, 1994; Berg e Perkins, 2004; Schlemmer *et al.*, 2005; Pinkard *et al.*, 2006). Plantas de *Populus deltoides* submetidas a diferentes dosagens de P, não diferiram significativamente entre os tratamentos quanto aos teores de clorofila (Tissue e Lewis, 2010).

Os teores de pigmentos cloroplastídicos obtidos neste estudo são superiores aos encontrados em folhas de plantas jovens de *B. excelsa* em plantio homogêneo (Gomes, 2012), mas semelhantes aos valores encontrados em plantio de 10 anos (Morais *et al.* 2007). É importante destacar que as plantas jovens do plantio homogêneo estavam submetidas à alta irradiância o que pode ter influenciado nos resultados obtidos, uma vez que a clorofila é constantemente sintetizada e degradada na presença de luz, mas sob alta intensidade de luz, a taxa de degradação pode ser mais acentuada desequilibrando os dois processos (Mendes *et al.*, 2001; Gonçalves *et al.*, 2012). Assim, os teores de clorofila obtidos neste estudo podem ter relação com a condição em que as plantas estavam submetidas (ambiente de casa de vegetação), o que ocasionou o investimento em estratégias que garantissem a máxima captura de energia.

No que diz respeito à eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m), apesar da semelhança entre os valores absolutos obtidos, foram encontradas diferenças significativas entre os tratamentos (Tabela 7). Os tratamentos T1, T6 e T7 ($0,85$) apresentaram valores superiores quando comparados aos demais tratamentos. Os resultados indicam que esses tratamentos tiveram melhor desempenho no rendimento quântico máximo do PSII e que as reduções de F_v/F_m nos outros tratamentos podem indicar uma redução na eficiência da transferência de energia em função do aumento de dissipação não fotoquímica (Gonçalves *et*

al., 2009). Apesar das diferenças significativas encontradas entre os tratamentos, é importante destacar que os valores foram similares na faixa de 0,8 e que talvez esta semelhança possa não refletir algum nível de estresse mais acentuado quanto ao desempenho dos processos fotoquímicos. No entanto, os tratamentos T3 e T4 poderiam se encontrar em situação indicativa de estresse leve a moderado, pois estes tratamentos exibiram valores da razão F_v/F_m abaixo de 0,83 (Björkman e Demming-Adams, 1987).

Estas respostas podem estar associadas ao potencial desequilíbrio nutricional em T3, pois pela “lei do mínimo de Liebig”, o crescimento, desenvolvimento e funcionamento metabólico vegetal são limitados pelo nutriente cuja concentração é próxima a mínima necessária (Ronquim, 2010), enquanto os menores teores foliares de P em T4 como consequência da diluição deste nutriente devido às altas taxas de crescimento e incremento no número de folhas. Os teores foliares de P podem exercer influência sobre a eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m), uma vez que sob condições de deficiência deste nutriente houve redução significativa nos valores deste parâmetro (Guo *et al.*, 2002; Ripley *et al.*, 2004). Os valores desta pesquisa foram sempre superiores aos encontrados por Ferreira *et al.* (2009) e Gomes (2012) para a mesma espécie.

O índice de desempenho (PI_{ABS}) pode refletir análise mais ampla do processo de funcionamento do aparato fotossintético e tem sido considerado como parâmetro mais sensível para a detecção e quantificação de estresse em plantas do que a análise individual da eficiência máxima do fotossistema II (F_v/F_m) (Christen *et al.*, 2007; Oukarroum *et al.*, 2007). Isto porque esta variável relaciona a eficiência de absorção, captura e transferência de energia de excitação pelo fotossistema II além dos aceptores primários de elétrons (quinona A) proporcionando resultados mais consistentes do efeito do ambiente estressante (Gonçalves e Santos Junior, 2005).

Os resultados de PI_{ABS} variaram entre 0,87 e 2,6. O tratamento T6 (2,6) com os maiores valores para este parâmetro foi até três vezes superior ao T3 (0,87). Os valores de PI_{ABS} tiveram comportamento similar ao P foliar, uma vez que os tratamentos que exibiram os maiores índices de desempenho são aqueles com maiores teores de P (Tabela 5 e 7). Em plantas de *E. grandis* submetidas a diferentes dosagens de fertilização fosfatada o baixo suprimento de P diminuiu a eficiência de captação de energia pelo PSII, o contrário do observado em plantas com maiores teores de P foliar (Thomas *et al.*, 2006). Portanto, os menores valores de PI_{ABS} obtidos no tratamento T3 (0,87) podem ter sido ocasionados por um possível estresse por desequilíbrio nutricional, no que se refere às concentrações foliares de fósforo.

Quanto ao índice de desempenho total (PI_{total}), o tratamento T6 exibiu valores superiores, seguido pelos tratamentos T1 e T7. O PI_{total} é o índice de desempenho para a conservação de energia proveniente da absorção de fótons pelo PSII direcionada à redução dos aceptores finais de elétrons do PSI (Desotgiu *et al.*, 2012). Resultados semelhantes de PI_{total} foram obtidos em folhas de sombra no período de alta precipitação em clones de *B. excelsa* em plantios de produção (Ferreira, 2013). Os valores de PI_{total} entre tratamentos mostraram padrões de diferenças semelhantes aos resultados encontrados para os parâmetros F_v/F_m e PI_{ABS} , confirmando o desempenho diferenciado das plantas de *Bertholletia excelsa* quanto à eficiência de captação e uso da energia sob variações na disponibilidade de nutrientes no solo. Estes resultados podem indicar que o desempenho fotoquímico das plantas pode ser comprometido em consequência de possível desequilíbrio nutricional, sendo que folhas com menores teores de P (T3 e T4), podem exibir redução na capacidade de transporte de elétrons limitando assim a síntese de ATP e NADPH. Em último caso, a produção deficiente de ATP tem como consequência o comprometimento das etapas de redução e regeneração do Ciclo de Calvin, fatores estes que podem contribuir para a redução da assimilação de CO_2 sob deficiência de P no solo (Streusand e Portis, 1987; Lin *et al.*, 2009).

Tabela 7: Teores foliares de pigmentos cloroplastídicos e fluorescência da clorofila *a* em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. Os valores são médias±desvio-padrão. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3- Ca, Mg, K, N+micronutrientes; T4-100 mg kg⁻¹de P; T5-200 mg kg⁻¹de P; T6-400 mg kg⁻¹de P; T7-500 mg kg⁻¹de P.

Variáveis	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
Chl <i>a</i> (μmol g ⁻¹)	1,89±0,78 bc	1.47±0,33 c	2.09±0,75 abc	2.69±0,28 ab	2.87±0,37 a	2.29±0,80 ab	1.96±0,29 bc
Chl <i>b</i> (μmol g ⁻¹)	0.62±0,26 bc	0.51±0,15 c	0.84±0,31 ab	1.01±0,18 a	0.99±0,16 a	0.76±0,32 abc	0.60±0,10 bc
C _{x+c} (μmol g ⁻¹)	0.62±0,24 c	0.53±0,11 c	0.78±0,30 bc	0.95±0,16 ab	1.02±0,17 ab	1.11±0,15 a	0.95±0,14 ab
Chl <i>a</i> /Chl <i>b</i>	3.02±0,18 abc	2.92±0,45 bc	2.5±0,07 d	2.71±0,32 cd	2.90±0,20 bc	3.10±0,26 ab	3.29±0,13 a
Chl total (μmol g ⁻¹)	2.51±1,04 b	1.99±0,47 b	2.93±1,05 ab	3.70±0,45 a	3.86±0,52 a	3.05±1,12 ab	2.55±0,39 b
Chl total/C _{x+c}	4.04±0,17 a	3.75±0,31 ab	3.78±0,16 ab	3.93±0,35 ab	3.80±0,27 ab	2.74±0,85 b	2.70±0,30 b
Fv/Fm	0.85±0,003 a	0.84±0,01 abc	0.8±0,03 c	0.82±0,03 bc	0.84±0,01 abc	0.85±0,005 ab	0.85±0,006 ab
PI _{ABS}	2.13±0,34 b	1.63±0,63 c	0.87±0,33 d	1.61±0,62 c	1.8±0,63 bc	2.6±0,42 a	2.09±0,47 bc
PI _{total}	1.09±0,28 a	0.74±0,30 bc	0.34±0,10 d	0.56±0,29 cd	0.74±0,26 bc	1.16±0,24 a	0.96±0,24 ab

Médias seguidas da mesma letra para cada variável não diferem entre si pelo teste de Duncan ($p \geq 0,05$).

5.6 Trocas gasosas

As taxas de fotossíntese máxima ($P_{N_{max}}$) diferiram entre os tratamentos de fertilização, com as maiores resultados para os tratamentos submetidos às maiores doses de fósforo (T6 e T7), seguidos pelo tratamento T1. As menores taxas foram obtidas em T3. Baixas concentrações de P foliar podem limitar as taxas de assimilação de carbono a partir da redução na produção de ATP, de açúcares fosfato e regeneração do substrato ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) (Thomas *et al.*, 2006). Plantas jovens de *B. excelsa* aos 4 anos de idade, alcançaram valores de taxa fotossintética de $4,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para o tratamento sem fertilização, $8,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para o tratamento com adubação química e $13,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para o tratamento com adubação verde (Ferreira *et al.*, 2009).

A mesma espécie crescendo em plantio homogêneo com idade aproximada de 2 anos, exibiu valores entre $9,0$ e $10,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sendo o maior valor obtido no tratamento que recebeu a adição de todos os macro e micronutrientes, com exceção do fósforo (Gomes, 2012). O maior valor de $P_{N_{max}}$ neste estudo é cerca de 17% superior aos encontrados em folhas de sol em plantio de 10 anos (Morais, 2003). As altas taxas de fotossíntese obtidas nos estudos de Ferreira *et al.* (2009) no tratamento com adubação verde ($13,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e Gomes (2012) no tratamento em que foi adicionado N ao solo ($10,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) podem ser reflexo da melhoria dos atributos químicos e físicos do solo, e do ambiente de crescimento das plantas, pois em plantios a pleno sol combinados com tratamentos de adubação, *B. excelsa* tem exibido altas taxas de crescimento e bom desempenho fisiológico (Ferreira *et al.*, 2009; Scoles *et al.*, 2011; Gomes, 2012; Ferreira *et al.*, 2012).

As altas taxas de fotossíntese no tratamento T1, semelhantes aos tratamentos com maiores dosagens de P (T6 e T7), e os altos teores de P foliar deste tratamento podem ser provenientes da sua reserva nutricional contida na amêndoa, que com aproximadamente 3 anos de idade continuaram presentes na planta jovem como verificado neste estudo (Figura 5). É provável que esta reserva seja suficiente para sua manutenção e suprimento nos processos fotossintéticos e metabólicos, não sendo suficiente para o investimento em crescimento. Nos tratamentos que receberam fertilização fosfatada (T4 e T5), o efeito de diluição de P devido às altas taxas de crescimento e maiores lançamentos foliares causaram diminuição no teor de P foliar e conseqüentemente reduções nas taxas fotossintéticas nos tratamentos que receberam fertilização fosfatada (Fernandes *et al.*, 2000; Thomas *et al.*, 2006; Santos *et al.*, 2008a).



Figura 5: Presença da amêndoa no sistema radicular de plantas jovens de *B. excelsa* ao final de 180 dias de experimentação.

A capacidade de resposta das espécies florestais a diferentes níveis de P no solo tem se mostrado estar relacionada à espécie analisada. A exemplo, *Eucalyptus globulus* crescendo sob diferentes níveis de P em solução nutritiva em ambiente de casa de vegetação, apresentou incremento significativo nas taxas de $P_{N_{max}}$ da ordem de 40% à medida que se aumentava as dosagens de P (Warren, 2011). Por outro lado, *Alseis blackiana*, espécie arbórea típica de sub-bosque em florestas tropicais do Panamá, submetida à fertilização NPK durante 10 anos, não exibiu resposta significativa em $P_{N_{max}}$ sob nenhum dos tratamentos de fertilização que receberam adição de fósforo em combinação com outros nutrientes (NP, PK, NPK) ou ainda de forma isolada (P) (Pasquini e Santiago, 2012).

De modo semelhante, em experimento com a espécie *Caragana microphylla* em casa de vegetação submetida a diferentes dosagens de P no solo, as taxas de $P_{N_{max}}$ não foram diferentes significativamente entre as dosagens de P aplicadas ao solo (Zhao *et al.*, 2013). Em casa de vegetação, plantas de *Pinus pinsater* submetidas a diferentes dosagens de P, tiveram incremento significativo em $P_{N_{max}}$ conforme o aumento da dose deste nutriente, embora no segundo experimento deste mesmo estudo com mudas crescendo em campo, apesar de respostas significativas quanto ao crescimento não exibiu diferenças significativas para $P_{N_{max}}$ (Warren e Adams, 2002). Os trabalhos citados demonstram, portanto, as diferentes capacidades de resposta das espécies florestais a fertilização fosfatada.

Tabela 8: Fotossíntese máxima (P_{Nmax}), respiração no escuro (R_d), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e rendimento quântico (α) de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização.

Tratamento	P_{Nmax} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	g_s 2000 ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	E_{2000} ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	α (mol CO_2 mol quanta^{-1})
T1	10,2±1,7 ab	0,49±0,15 a	352±91 a	4,6±0,9 ab	0,051±0,003 a
T2	8,7±2,5 abc	0,53±0,12 a	229±85 ab	3,7±0,9 bc	0,037±0,018 a
T3	7,3±1,2 c	0,31±0,09 b	158±25 b	2,8±0,5 c	0,026±0,022 a
T4	8,1±0,8 bc	0,49±0,10 a	221±44 ab	4,1±0,6 ab	0,029±0,016 a
T5	8,6±2,3 abc	0,57±0,13 a	284±183 ab	4,2±1,5 ab	0,045±0,005 a
T6	11,0±1,1 a	0,60±0,10 a	331±69 a	5,0±0,6 a	0,050±0,004 a
T7	11,0±1,1 a	0,66±0,11 a	365±140 a	5,4±0,9 a	0,047±0,006 a

Os valores são médias±desvio-padrão. Valores médios seguidos pelas mesmas letras entre os tratamentos não diferem pelo teste de Duncan ($p \leq 0,05$).

As taxas de respiração no escuro (R_d) variaram entre 0,31 e 0,66 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. O tratamento T3 obteve o menor valor de respiração (0,31 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e se diferenciou dos demais tratamentos. Essas taxas não foram influenciadas pelo suprimento de P no solo. Resultados semelhantes foram obtidos em mudas de *Eucalyptus grandis* que não diferiu significativamente entre os diferentes tratamentos de fertilização fosfatada (Thomas *et al.*, 2006). Estes valores são inferiores aos encontrados em plantio de *B. excelsa* em área degradada (entre 0,97 e 1,30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Ferreira *et al.*, 2009), e aos encontrados por Gomes (2012) em plantio homogêneo da mesma espécie, que exibiu resultados na faixa de 0,9 a 1,1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sendo que em ambas as pesquisas não houve diferenças significativas entre os tratamentos de fertilização.

As taxas de condutância estomática (g_s), por sua vez, variaram entre 158 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (T3) e 365 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (T7) (Tabela 8). Os maiores valores foram obtidos nos tratamentos T1, T6 e T7. Os resultados encontrados para g_s parecem não ter sido influenciados pela adição de diferentes dosagens de P ao solo, comportamento este semelhante ao obtido em *Eucalyptus globulus* quando submetido a diferentes níveis de P em solução nutritiva (Warren, 2011). No entanto, o comportamento de condutância estomática (g_s), com maiores valores nos tratamentos T1, T6 e T7, é semelhante ao encontrado para as taxas de fotossíntese máxima (P_{Nmax}) e o teor de P foliar (Tabela 5), indicando uma relação indireta de g_s com P como já observada em outros trabalhos (Pasquini e Santiago, 2012; Singh *et al.*, 2013). Estes

resultados são inferiores aos encontrados em *B. excelsa* em plantio homogêneo em tratamentos de fertilização (Gomes, 2012).

Os tratamentos foram diferentes significativamente quanto às taxas de transpiração, sendo as maiores taxas nos tratamentos observadas em T6 ($5,0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e T7 ($5,4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e as menores, em T3 ($2,8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Não foram observadas diferenças significativas entre os tratamentos para rendimento quântico aparente (α), no entanto, os valores variaram entre 0,03 e 0,05. A partir destes últimos resultados, é possível destacar o melhor desempenho da espécie *B. excelsa* crescendo sob os tratamentos T1, T6 e T7 no que se refere à eficiência de captação de energia e captura de carbono, sendo evidente também o pior desempenho das plantas em T3, fato este que pode ter sido influenciado pelo desbalanço nutricional, uma vez que o tratamento T3 recebeu adição de todos os macro e micronutrientes, à exceção do fósforo.

Por último, observou-se haver relação linear e positiva entre $P_{N_{\max}}$ e as concentrações foliares de P (Figura 6). Este comportamento reflete que o incremento em $P_{N_{\max}}$ é fortemente influenciado pelo aumento da concentração foliar de P, que já foi observado em outros trabalhos com espécies florestais (Hidaka e Kitayamat, 2009; Warren, 2011) e até mesmo com indivíduos adultos de *B. excelsa* em plantios de produção na Amazônia (Ferreira, 2013).

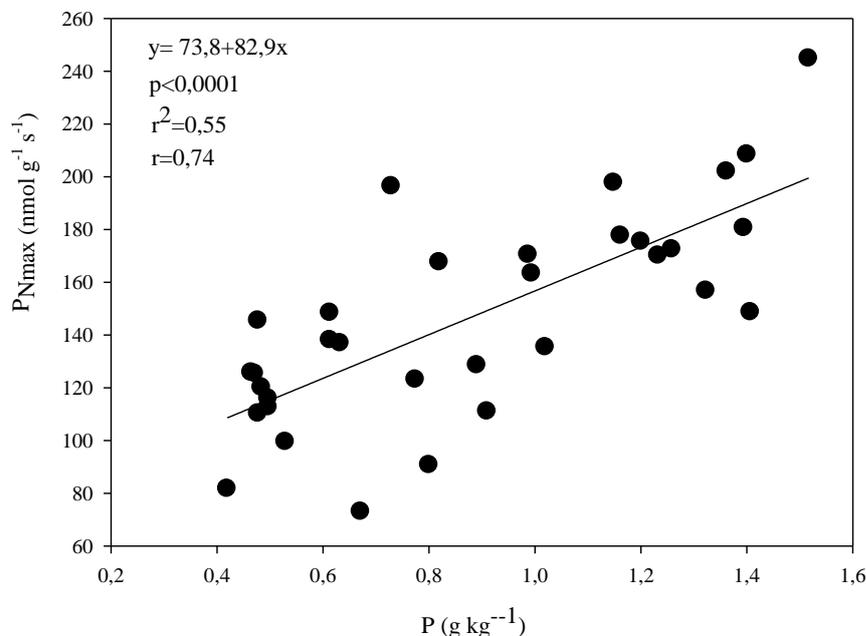


Figura 6: Relação entre as taxas de fotossíntese na unidade de massa foliar ($P_{N_{\max}}$) e as concentrações foliares de fósforo (P) em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* em resposta a diferentes tratamentos de fertilização.

5.7 Eficiência fotossintética no uso de nutrientes

Os tratamentos variaram quanto à eficiência fotossintética no uso dos nutrientes ($EFU_{\text{Nutriente}}$), porém não houve padrão quanto ao tratamento mais eficiente para todos os nutrientes. No entanto, é possível observar que o tratamento T4 foi mais eficiente fotossinteticamente no uso dos macronutrientes primários nitrogênio (N) e fósforo (P). Os tratamentos que não receberam fertilização potássica foram mais eficientes no uso do K, ao passo que os tratamentos que receberam fertilização fosfatada (T4 ao T7) foram mais eficientes quanto ao uso de Mg. Quanto ao uso dos micronutrientes, os tratamentos que receberam fertilização (T2 ao T7) foram mais eficientes, a exceção do Fe (Tabela 9).

Informações relacionadas à eficiência no uso de nutrientes, principalmente ao uso do fósforo, são importantes para a seleção de espécies a serem utilizadas na composição de plantios para recuperação de áreas degradadas, que mesmo sob condições desfavoráveis de disponibilidade de nutrientes no solo possuem capacidade de absorver e utilizar de maneira eficiente os nutrientes necessários distribuindo-os nos diversos componentes da planta, sem comprometer sua produção (Caldeira *et al.*, 2004). Quanto a esse aspecto, *B. excelsa* parece utilizar estratégias para conservação e utilização de P, uma vez que neste trabalho o tratamento T1 (controle) não recebeu a adição de qualquer nutriente ao solo e mesmo assim alcançou teores semelhantes de P foliar quando comparado aos tratamentos que receberam as maiores dosagens de P no solo.

Embora com menor r^2 e um valor de p não significativo, pode-se observar uma tendência de decréscimo na EFUP à medida que se aumenta os teores de fósforo no solo (Figura 7). Geralmente, plantas submetidas a condições de baixa disponibilidade de P no solo, tendem utilizá-lo de forma mais eficiente, contrariamente ao que se observa quando é submetida a uma condição de maior fertilidade (Balieiro *et al.*, 2001). Este mesmo comportamento já foi observado em trabalhos com adição de adubação fosfatada no substrato de crescimento de espécies florestais (Resende *et al.*, 2000; Santos *et al.*, 2008a).

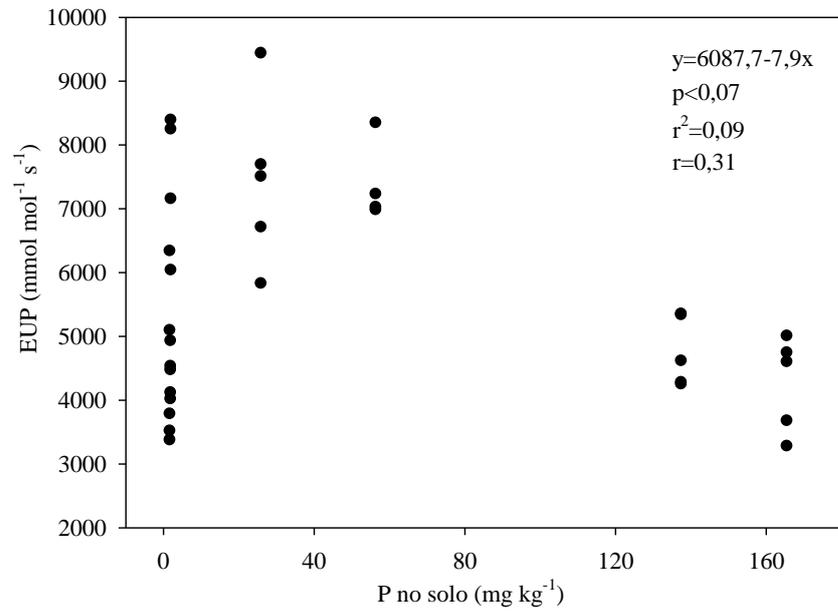


Figura 7: Relação entre eficiência fotossintética no uso de fósforo (P) e disponibilidade de P no solo em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização.

Tabela 9: Eficiência fotossintética no uso de macro e micronutrientes em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3- Ca, Mg, K, N+micronutrientes; T4-100 mg kg⁻¹de P; T5-200 mg kg⁻¹de P; T6-400 mg kg⁻¹de P; T7-500 mg kg⁻¹de P.

EUNutriente	Tratamentos						
	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
EFUN (mmol mol ⁻¹ s ⁻¹)	99±10 a	97±42 a	74±13 a	102±36 a	76±16 a	84±7 a	78±16 a
EFUP (mmol mol ⁻¹ s ⁻¹)	4408±362 b	4416±1269 b	7451±1095 a	7429±1341 a	7390±643 a	4760±546 b	4254±743 b
EFUK (mmol mol ⁻¹ s ⁻¹)	1397±1179 a	1692±1041 a	299±85 b	463±77 ab	463±233 ab	704±81 ab	675±194 ab
EFUCa (mmol mol ⁻¹ s ⁻¹)	1728±967 a	642±269 b	1145±242 a	1431±162 a	1326±392 a	1725±299 a	1578±241 a
EFUMg (mmol mol ⁻¹ s ⁻¹)	1969±621 b	858±402 c	1707±314 b	2211±557 ab	2338±876 ab	2854±504 a	2831±672 a
EFUFe (μmol mol ⁻¹ s ⁻¹)	435±562 a	157±77 a	224±89 a	143±26 a	152±36 a	138±31 a	193±69 a
EFUZn (μmol mol ⁻¹ s ⁻¹)	289±142 a	403±163 a	361±120 a	346±52 a	509±186 a	529±88 a	468±110 a
EFUMn (μmol mol ⁻¹ s ⁻¹)	166±31 e	244±82 de	417±147 cd	778±178 ab	994±168 a	538±183 bc	949±423 a

Médias seguidas da mesma letra para cada variável não diferem entre si pelo teste de Duncan ($p \geq 0,05$).

5.8 Teores foliares de açúcares solúveis totais e amido

Os tratamentos T1 (30,7 mg g⁻¹ MS) e T2 (30,8 mg g⁻¹ MS) obtiveram maiores teores foliares de açúcares solúveis totais (AST) (Tabela 10), os quais foram cerca de 87% superiores ao tratamento T3 (16,46 mg g⁻¹ MS). Estes teores parecem não ter sido influenciados pela aplicação de diferentes dosagens de P ao solo. Entretanto, os teores de amido foram mais elevados nos tratamentos T6 (60,5 mg g⁻¹ MS) e T7 (59,6 mg g⁻¹ MS) que receberam as maiores doses de P no solo (400 e 500 mg kg) com diferenças significativas quando comparados aos tratamentos T1 (42,48 mg g⁻¹ MS) e T2 (45,26 mg g⁻¹ MS). Nesta mesma direção, alguns trabalhos também têm relatado ausência de respostas das espécies aos incrementos de P sobre os teores foliares de carboidratos (Nanamori *et al.*, 2004; Tissue e Lewis, 2010; Warren, 2011), atribuindo este comportamento ao tempo em que as plantas são expostas a baixos teores de P no solo, devendo ser necessário um maior período de experimentação para que sejam minimizados os efeitos da presença de carboidratos de reserva nas plantas.

Estudos avaliando as respostas de *Populus deltoides* Bartram ex Marsh a diferentes níveis de fósforo no substrato de crescimento, indicaram que os teores foliares de açúcares solúveis totais (AST) não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos de fósforo, enquanto os teores de amido tiveram acréscimo à medida que se aumentava as dosagens de fósforo no substrato (Tissue e Lewis, 2010), resultados estes semelhantes aos encontrados no presente trabalho. Quando em condições de baixa disponibilidade de P no solo, as plantas podem desenvolver estratégias para o menor investimento em crescimento, e seus tecidos foliares reduzem a atividade de dreno de carboidratos em relação à capacidade de fonte (Field *et al.*, 1992; Lewis *et al.*, 1994; Lewis *et al.*, 2002). Redução na atividade de fonte pode ocorrer por meio de alterações fisiológicas, tais como diminuição da capacidade fotossintética (Moore *et al.*, 1999) e também alterações morfológicas, como a redução da massa foliar específica (MFE) (Ghannoum *et al.*, 2010). Ao longo do período experimental observou-se que as folhas dos tratamentos T1 e T2 possuíam aparência mais coriácea com maior espessura do limbo foliar se comparadas aos demais tratamentos.

Do ponto de vista da redução significativa no transporte de fotoassimilados a partir das folhas fontes, as maiores taxas de acúmulo de açúcares solúveis nas folhas em condições de baixa disponibilidade de P no solo, por exemplo, têm sido atribuídas à redução da exportação de sacarose e não ao aumento de sua síntese ou diminuição da sua degradação. A exportação em plantas em condições de baixa disponibilidade de P pode ser limitada devido à insuficiência de drenos, como a baixa produção de folhas novas. Assim, o acúmulo de

fotoassimilados em folhas maduras pode estar relacionado ao fato das taxas de assimilação de carbono serem menos afetadas que a exportação de açúcares em tratamentos com baixa disponibilidade de P no solo (Rao *et al.*, 1990; Rodríguez *et al.*, 2000). Dessa forma, as plantas dos tratamentos que receberam maiores dosagens de P, tiveram maior demanda metabólica devido ao grande número de lançamentos foliares (folhas drenos), o que deve ter proporcionado maior exportação de sacarose nestes tratamentos.

Tabela 10: Teores foliares de carboidratos (açúcares solúveis totais – AST e amido) em folhas de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos de fertilização. Os valores são médias±desvio-padrão. T1-controle; T2-Ca e Mg; T3- Ca, Mg, K, N+micronutrientes; T4-100 mg kg⁻¹de P; T5-200 mg kg⁻¹de P; T6-400 mg kg⁻¹de P; T7-500 mg kg⁻¹de P.

Tratamento	AST (mg g⁻¹ MS)	Amido (mg g⁻¹ MS)
T1	30,7±7,0 a	42,5±5,9 b
T2	30,8±9,0 a	45,3±12,3 b
T3	16,5±5,6 b	51,4±9,2 ab
T4	16,6±5,0 b	54,7±15,4 ab
T5	17,1±5,5 b	48,3±3,8 ab
T6	21,3±7,1 b	60,5±7,5 a
T7	21,9±5,0 b	59,6±9,5 a

Médias seguidas da mesma letra para cada variável não diferem entre si pelo teste de Duncan ($p \geq 0,05$).

CONCLUSÕES

Plantas jovens de *B. excelsa* possuem maior capacidade de crescimento e acúmulo de biomassa sob condições de alta disponibilidade de P no solo;

B. excelsa adota estratégias de maior investimento em crescimento e biomassa do sistema radicular quando cultivada em solos com baixa disponibilidade de P, enquanto sob alta disponibilidade deste nutriente, a espécie mostra-se capaz de intensificar o crescimento do caule e a produção de biomassa foliar, com alterações na arquitetura da parte aérea;

Plantas jovens de *B. excelsa* podem possuir maior eficiência fotossintética no uso de P foliar em solo com baixa disponibilidade deste nutriente;

A baixa disponibilidade de P no solo afeta mais primariamente o desempenho em crescimento que o processo fotossintético e o metabolismo de carbono de plantas jovens de *B. excelsa*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alcarde, J. C.; Guidolin, J. A.; Lopes, A. S. 1991. *Os adubos e a eficiência das adubações*. 2 ed. ANDA, São Paulo. 35pp.
- Alves, V. M. C.; Novais, R. F. de; Oliveira, M. F. G.; Barros, N. F. de. 1996. Efeito da omissão de fósforo na absorção de nitrogênio por híbridos de milho (*Zea mays*, L.). *Revista Ceres*, 43(248): 435-443.
- Balieiro, F. C.; Oliveira, I. G.; Dias, L. E. 2001. Formação de mudas de *Acacia holosericea* e *Acacia auriculiformis*: resposta a calagem, fósforo, potássio e enxofre. *Revista Árvore*, 25(2): 183-191.
- Berg, A. K. V. D.; Perkins, T. D. 2004. Evaluation of a portable chlorophyll meter to estimate chlorophyll and nitrogen contents in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) leaves. *Forest Ecology and Management*, 200: 113-117.
- Biasioli, G. M. 2003. *Influência do pH e da força iônica na liberação de fósforo de compostos do tipo Fe-K-P presentes em superfosfatos*. Dissertação de mestrado. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, São Paulo. 76p.
- Björkman, O.; Demming-Adams, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77k among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170: 489-504.
- Bonser, A. M.; Lynch, J.; Snapp, S. 1996. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*. *New Phytologist.*, 132:281-288.
- Brondani, G. E.; Silva, A. J. C.; Araujo, M. A.; Grossi, F.; Wendling, I.; Carpanezzi, A. A. 2008. Phosphorus nutrition in the growth of *Bauhinia forficata* L. seedlings. *Acta Scientiarum Agronomy*, 30: 665-671.
- Buckeridge, M.S.; Dietrich, S.M.C. 1990. Galactomanans from Brazilian legume seeds. *Revista Brasileira de Botânica*, 13: 109-112.
- Bugbee, B.G. 1996. Growth, analyses and yield components. In: Salisbury, F. B. (Ed.). *Units, Symbols and Terminology for plant physiology*, Oxford University Press, p. 115-119.

- Caione, G.; Lange, A.; Schoninger, E. L. 2012. Crescimento de mudas de *Schizolobium amazonicum* (Huber ex Ducke) em substrato fertilizado com nitrogênio, fósforo e potássio. *Scientia Forestalis*, 40(94): 213-221.
- Caldeira, M. V. W.; Rondon Neto, R. M.; Schumacher, M. V. 2004. Eficiência do uso de micronutrientes e sódio em três procedências de acácia-negra (*Acacia mearnsii* De Wild.). *Revista Árvore*, 28(1): 39-47.
- Chiera, J., Thomas, J., Ruffy, T., 2002. Leaf initiation and development in soybean under phosphorus stress. *Journal Experimental Botany*, 53, 473–481.
- Christen, D.; Schönmann, S.; Jermini, M.; Strasser, R.J.; Défago, G. 2007. 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*, 60: 504-514.
- Costa, J. R.; Castro, A. B. C.; Wandelli, E. V.; Coral, S. C. T.; Souza, S. A. G. 2009. Aspectos silviculturais da castanha-do-brasil (*Bertholletia excelsa*) em sistemas agroflorestais na Amazônia central. *Acta Amazonica*, 39(4): 843-850.
- Davanso, V.M.; Souza, L.A.; Medri, M.E.; Pimenta, J.A.; Bianchini, E. 2002. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanedae* Lor. Ex. Griseb (Bignoniaceae) in flooded soil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 45(3):375-384.
- Dechen, A. R.; Nachtigall, G. R. 2006. Micronutrientes. In: Fernandes, M. S. (Ed.). *Nutrição Mineral de Plantas*. SBCS, p. 328-352.
- Desotgiu, R.; Pollastrini, M. Cascio, C.; Gerosa, G.; Marzuoli, R.; Bussotti, F. 2012. Chlorophyll *a* fluorescence analysis along a vertical gradient of the crown in a poplar (Oxford clone) subjected to ozone and water stress. *Tree Physiology*, 32: 976-986.
- Dubois, M.; Gilles, K.A.; Hamilton, J.K.; Rebers, P.A.; Smit, F. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Annalical Chemistry*, 28: 350-356.

Ellsworth, D. S.; Reich, P. B. 1996. Photosynthesis and leaf nitrogen in five Amazonian tree species during early secondary succession. *Ecology*, 77: 581-594.

EMBRAPA. 1999. *Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes*. Brasília. 370pp.

Epstein, E.; Bloom, A. J. 2004. *Nutrição mineral de plantas: princípios e perspectivas*. 2. ed. Editora Planta, Londrina, Paraná. 401pp.

Evans, J. R.; Seeman, J. R. 1989. The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: consequences and control. In Brigs, W. R. (Eds.), *Photosynthesis*. New York: Alan R. Liss.

Evans, J.R.; Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of SLA and nitrogen partitioning in maximising carbon gain. *Plant Cell & Environment*, 24:755–768.

Falcão, N. P. de S.; Silva, J. R. A. da. 2004. Características de adsorção de fósforo em alguns solos da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 34(3): 337-342.

Fernandes, L. A.; Furtini Neto, A. E.; Fonseca, F. C.; Vale, F. R. do. 2000. Crescimento inicial, níveis críticos de fósforo e frações fosfatadas em espécies florestais. *Pesquisa agropecuária brasileira*, 35(6): 1191-1198.

Ferreira, O. G. L.; Rossi, F. D.; Andrighetto, C. 2008. DDA: Determinador Digital de Áreas – Software para determinação de área foliar, índice de área foliar e área de olho do lombo. Versão 1.2. Santo Augusto: IFFarroupilha.

Ferreira, M. J. 2009. *Crescimento, estado nutricional e características fotossintéticas de Bertholletia excelsa sob tratamentos de adubação em área degradada na Amazônia central*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 67 p.

Ferreira, M. J. 2013. *Características ecofisiológicas de clones de Bertholletia excelsa H. & B. em plantios de produção na Amazônia Central*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 94 p.

Ferreira, M. J.; Gonçalves, J. F. C.; Ferraz, J. B. S. 2009. Photosynthetic parameters of Young Brazil nut (*Bertholletia excels* H. B.) plants subjected to fertilization in a degraded area in Central Amazonia. *Photosynthetica*, 47(4): 616-620.

Ferreira, M. J.; Gonçalves, J. F. de C.; Ferraz, J. B. S. 2012. Crescimento e eficiência no uso da água de plantas jovens de castanheira-da-amazônia em área degradada e submetidas à adubação. *Ciência florestal*, 22(2): 393-401.

Field, C. B.; Matson, P. A.; Mooney, H. A. 1992. Responses of terrestrial ecosystems to a changing atmosphere. A resource-based approach. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23:201-235.

Filho, R. T. da C.; Valeri, S. V.; Cruz, M. C. P. da. 2013. Calagem e adubação fosfatada no crescimento de mudas de *Mimosa caesalpinifolia* Benth. em latossolo vermelho-amarelo. *Ciência florestal*, 23(1): 89-98.

Fita, A.; Nuez, F.; Picó, B. 2011. Diversity in root architecture and response to P deficiency in seedlings of *Cucumis melo* L. *Euphytica*, 181: 323-339.

Fitter, A. H.; Stickland, T. R. 1991. Architectural analysis of plant root systems 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytologist*, 118:383-389.

Fontes, A. G.; Rodrigues, A. C. G.; Rodrigues, E. F. G. 2013. Eficiência nutricional de espécies arbóreas em função da fertilização fosfatada. *Pesquisa florestal brasileira*, 33(73): 09-18.

Ghannoum, O.; Phillips, N. G.; Sears, M. A.; Logan, B. A.; Lewis, J. D.; Conroy, J. P.; Tissue, D. T. 2010. Photosynthetic responses of two eucalyptus to industrial-age changes in atmospheric (CO₂) and temperature. *Plant Cell & Environment*, 33:1671-1681.

Gomes, K. C. de O.; Paiva, H. N. de; Neves, J. C. L.; Barros, N. F. de; Silva, S. R. 2004. Influência da saturação por bases e do fósforo no crescimento de mudas de angico-branco. *Revista Árvore*, 28(6): 785-792.

Gomes, I. B. 2012. *Respostas ecofisiológicas de plantas jovens de Bertholletia excelsa Bonpl. submetidas à fertilização em plantio homogêneo*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 59 p.

- Gomes, K. C. de O.; Paiva, H. N. de; Neves, J. C. L.; Barros, N. F. de; Silva, S. R. 2008. Crescimento de mudas de garapa em resposta à calagem e ao fósforo. *Revista Árvore*, 32(3): 387-394.
- Gonçalves, E. de O.; Gomes, H. N. de P.; Neves, J. C. L.; Gomes, J. M. 2012. Nutrição de mudas de angico-vermelho (*Anadenanthera macrocarpa* (Benth.) Brenan) submetidas a doses de N, P, K, Ca e Mg. *Revista Árvore*, 36(2): 219-228.
- Gonçalves, J. F. C.; Santos Junior, 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: 307-313.
- Gonçalves, J. F. C.; Silva, C. E. M. da; Justino, G. C.; Junior, A. R. N. 2012. Efeito do ambiente de luz no crescimento de plantas jovens de mogno (*Swietenia macrophylla* King). *Scientia Forestalis*, 40(95): 337-344.
- Gonçalves, J. F. de C.; Vieira, G.; Marenco, R. A.; Ferraz, J. B. S.; Junior, U. M. dos S.; Barros, F. C. F. 2005. Nutritional status and specific leaf area of mahogany and tonka bean under two light environments. *Acta amazonica*, 35(1): 23-27.
- Gonçalves, J. F. de C.; Silva, C. E. M. da; Guimarães, D. G. 2009. Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. *Pesquisa agropecuária brasileira*, 44(1): 8-14.
- Graciano, C.; Goya, J. F.; Frangi, J. L.; Guiamet, J. J. 2006. Fertilization with phosphorus increases soil nitrogen absorption in young plants of *Eucalyptus grandis*. *Forest Ecology and Management*, 236: 202-210.
- Grant, C. A.; Flaten, D. N.; Tomasiewicz, D. J.; Sheppard, S. C. 2001. A importância do fósforo no desenvolvimento inicial da planta. Potafos – Associação Brasileira para Pesquisa de Potassa e do Fosfato. *Informações Agronômicas*, 95: 1-5.
- Groot, C. C. de; 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.

Guo, Y. P.; Chen, P. Z.; Zhang, L. C.; Zhang, S. L. 2002. Effects of different phosphorus nutrition levels on photosynthesis in satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) leaves. *Plant nutrition and fertilizer science*, 8: 186-191.

Hendry, G. A. F.; Price, A. H. 1993. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: Hendry, G. A. F.; Grime, J. P. (Eds.). *Methods in Comparative Plant Ecology*, 148-152.

Hernández, A. C.; Rubilar, R. P. 2012. Efecto de la fertilización nitrogenada y fosforada em El desarrollo y fenologia de brotes de setos de *Pinus radiata*. *Bosque*, 33(1): 53-61.

Hidaka, A.; Kitayama, K. 2011. Allocation of foliar phosphorus fractions and leaf traits of tropical tree species in response to decreased soil phosphorus availability on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Ecology*, 99: 849-857.

Hidaka, A.; Kitayamat, K. 2009. Divergent patterns of photosynthetic phosphorus-use efficiency versus nitrogen-use efficiency of tree leaves along nutrient-availability gradients. *Journal of Ecology*, 97: 984-991.

Hikosaka, K. 2004. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of Plant Research*, 117: 481-494.

Horowitz, N. 2003. *Oxidação e eficiência agrônômica do enxofre elementar em solos do Brasil*. Tese de Doutorado. Universidade federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Rio Grande do Sul. 126pp.

Iqbal, R.M.; Rao, A.R.; Rasul, E.; Wahid, A. 1997. 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.

Kainer, K. A.; Wadt, L. H. O.; Staudhammer, C. L. 2007. Explaining variation in Brazil nut fruit production. *Forest Ecology and Management*, 250: 244-255.

Kerbauy, G. B. 2008. *Fisiologia Vegetal*. 2.ed. Editora Guanabara Koogan. Rio de Janeiro. 431pp.

Kleinhofs, A.; Warner, R. L. 1990. Advances in nitrate assimilation in intermediary nitrogen metabolism. In: Miflin, B. J.; Lea, P. J., eds. *The biochemistry of plants*. San Diego, Academic Press, 16: 89-120.

Lewis, J. D.; Griffin, K. L.; Thomas, R. B.; Strain, B. R. 1994. Phosphorus supply affects the acclimation of photosynthesis in loblolly pine to elevated carbon dioxide. *Tree Physiology*, 14:1229-1244.

Lewis, J. D.; Wang, X. Z.; Griffin, K. L.; Tissue, D. T. 2002. Effects of age and ontogeny on photosynthetic responses of a determinate annual plant to elevated CO₂ concentrations. *Plant cell & environment*, 25: 359-368.

Lin, Z. H.; Chen, L. S.; Chen, R. B.; Zhang, F. Z.; Jiang, H. X.; Tang, N. 2009. CO₂ assimilation, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, carbohydrates and photosynthetic electron transport probed by the JIP-test, of tea leaves in response to phosphorus supply. *Plant biology*, 9: 43-55.

Lichtenthaler, H. K.; Wellburn, A. R. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophyll *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Societ Transactions*, 591-603.

Long, W.; Zang, R.; Ding, Y. 2011. Air temperature and soil phosphorus availability correlate with trait differences between two types of tropical cloud forests. *Flora*, 206: 896-903.

Lynch, J.; Läuchli, A.; Epstein, E. 1991. Vegetative growth of the common bean in response to phosphorus nutrition. *Crop Science.*, 31:380-387.

Magalhães, J. R.; Huber, D. M.; Tsai, C. Y. 1995. Influence of the form of nitrogen on ammonium, aminoacids and N-assimilating enzyme activity in mayze genotypes. *Journal Plant Nutrition*, 18: 747-763.

Malavolta, E. 1980. *Elementos de nutrição mineral de plantas*. Piracicaba: Agronômica Ceres, 251pp.

Malavolta, E.; Vitti, G. C.; Oliveira, S. A. 1997. *Avaliação do estado nutricional de plantas: princípios e aplicações*. Piracicaba, Potafos, 308p.

- Marschner, P. 2012. *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*. 3ª edição, Elsevier, 643 p.
- Mason, P.A., Ingleby, K., Munro, R.C., Wilson, J., Ibrahim, K., 2000. Interactions of nitrogen and phosphorus on mycorrhizal development and shoot growth of *Eucalyptus globulus* (Labill.) seedlings inoculated with two different ectomycorrhizal fungi. *Forest Ecology and Management*, 128, 259–268.
- Mendes, M. M.; Gazarini, L. C.; Rodrigues, M. L. 2001. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments – effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environmental and Experimental Botany*, 45: 165-178.
- Mendonça-Santos, M. L.; Santos, H. G. dos; Coelho, M. R.; Bernardi, A. C. C.; Machado, P. L. O. A.; Manzatto, C. V.; Fidalgo, E. C. C. 2006. Soil and land use in the Brazilian Amazon. In: Moreira, F. M. S.; Siqueira, J. O.; Brussaard, L. (Eds.). *Soil Biodiversity in Amazonian and Other Brazilian Ecosystems*. CAB International, pp. 13-42.
- Miyazawa, M.; Pavan, M. A.; Muraoka, T.; Carmo, C. A. F. S.; Melo, W. J. 1999. Análise química de tecidos vegetais. In: Silva, F. C. (Ed.). *Manual de Análise Química de Solos, Plantas e Fertilizantes*. EMBRAPA, Brasília, p. 172-223.
- Moore, B. D.; Cheng, S. H.; Sims, D.; Seemann, J. R. 1999. The biochemical and molecular basis for photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO₂. *Plant Cell & Environment*, 22:567-582.
- Morais, R. R. 2003. *Ecofisiologia de espécies arbóreas crescidas sob condições de plantios na Amazônia Central*. Tese de Doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Manaus, Amazonas. 158 p.
- Morais, R. R.; Gonçalves, J. F. C.; Santos Júnior, U. M.; Dünisch, O.; Santos, A. L. W. 2007. Chloroplastid pigment contents and chlorophyll *a* fluorescence in Amazonian tropical three species. *Revista Árvore*, 31(5): 959-966.
- Nanamori, M.; Shinano, T.; Wasaki, J.; Takuya, Y.; Rao, I. M.; Osaki, M. 2004. Low phosphorus tolerance mechanisms: phosphorus recycling and photosynthate partitioning in

the Tropical Forage Grass, *Brachiaria* Hybrid cultivar mulato compared with rice. *Plant Cell Physiology*, 45(4): 460-469.

Neves, O. S. C.; Benedito, D. S.; Machado, R. V.; Carvalho, J. G. 2004. 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*, 28(3): 343-349.

Neto, A. E. F.; Resende, A. V. de; Vale, F. R. do; Faquin, V.; Fernandes, L. A. 1999. Acidez do solo, crescimento e nutrição mineral de algumas espécies arbóreas, na fase de muda. *Revista Cerne*, 5(2): 001-012.

Oliveira Jr., J. A.; Malavolta, E.; Cabral, C. P. 2000. Efeitos do manganês sobre a soja cultivada em solo de cerrado do triângulo mineiro. *Pesquisa agropecuária brasileira*, 35(8): 1629-1636.

Oukarroum, A.; El Madidi, S.; Schansker, G.; Strasser, R.J. 2007. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLCJIP under drought stress and re-watering. *Environmental and Experimental Botany*, 60: 438-446.

Passos, L.P. 1996. *Métodos analíticos e laboratoriais em Fisiologia Vegetal*. Embrapa, Coronel Pacheco, MG: Embrapa-CNPGL, 223p.

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

Pinkard, E. A.; Patel, V.; Mohammed, C. 2006. Chlorophyll and nitrogen determination for plantation-grown *Eucalyptus nitens* and *E. globules* using a non-destructive meter. *Forest Ecology and management*, 223: 211-217.

Poorter, H.; Niklas, K.J.; Reich, P.B.; Oleksyn, J.; Poot, P.; Mommer, L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. Tansley Review. *New Phytologist*, 193:30-50.

Quesada, C. A.; Lloyd, J.; Schwarz, M.; Baker, T. R.; Phillips, O. L.; Patiño, S.; Czimczik, C.; Hodnett, M. G.; Herrera, R.; Arneeth, A.; Lloyd, G.; Malhi, Y.; Dezzee, N.; Luizão, F. J.;

Santos, A. J. B.; Schmerler, J.; Arroyo, L.; Silveira, M.; Priante Filho, N.; Jimenez, E. M.; Paiva, R.; Vieira, I.; Neill, D. A.; Silva, N.; Peñuela, M. C.; Monteagudo, A.; Vásquez, R.; Prieto, A.; Rudas, A.; Almeida, S.; Higuchi, N.; Lezama, A. T.; López-González, G.; Peacock, J.; Fyllas, N. M.; Dávila Alvarez, E.; Erwin, T.; di Fiore, A.; Chao, K. J.; Honorio, E.; Killeen, T.; Peña Cruz, A.; Pitman, N.; Núñez Vargas, P.; Salomão, R.; Terborgh, J.; Ramírez, H. 2009. Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. *Biogeosciences*, 6: 3993-4057.

Radford, P.J. 1967. Growth analysis formulae - their use and abuse. *Crop Science*, 7(3):171-5.

Rao, M.; Fredeen, A. L.; Terry, N. 1990. Leaf phosphate status, photosynthesis, and carbon partitioning in sugar beet. *Plant Physiology*, 92: 29-36.

Reich, P. B.; Walters, M. B.; Ellsworth, D. S.; Uhl, C. 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. I. Patterns among species and communities. *Oecologia*, 97: 62-72.

Resende, A. V. de; Neto, A. E. F.; Curi, N.; Muniz, J. A.; Faria, M. R. de. 2000. Acúmulo e eficiência nutricional de macronutrientes por espécies florestais de diferentes grupos sucessionais em resposta à fertilização fosfatada. *Ciência Agrotécnica*, 24(1): 160-173.

Ribeiro, A. C.; Guimarães, P. T. G.; Alvarez, V. H. (Eds.). 1999. *Comissão de Fertilidade do Solo do Estado de Minas Gerais: Recomendações para o uso de corretivos e fertilizantes em Minas Gerais – 5ª Aproximação*. Viçosa, Minas Gerais.

Ripley, B. S.; Redfern, S. P.; Dames, J. 2004. Quantification of the photosynthetic performance of phosphorus-deficient Sorghum by means of chlorophyll a fluorescence kinetics. *South African Journal science*, 100: 615-618.

Rodríguez, D; Keltjens, W. G; Goudriaan, J. 1998. Plant leaf area expansion and assimilate production in wheat (*Triticum aestivum* L.) growing under low phosphorus conditions. *Plant Soil*, 200:227-240, 1998.

Rodríguez, D.; Zubillaga, M.M.; Ploschuk, E.L.; Keltjens,W.G.; Goudriaan, J.; Lavado, R.S. 1998. Leaf area expansion and assimilate production in sunflower (*Helianthus annus* L.) growing under low phosphorus conditions. *Plant Soil*. 202, 133–147.

Rodríguez, D.; Andrade, F. H.; Goudriaan, J. 2000. Does assimilate supply limit leaf expansion in wheat grown in the field under low phosphorus availability? *Field Crops research*, 67: 227-238.

Ronquim, C. C. 2010. Conceitos de fertilidade do solo e manejo adequado para as regiões tropicais. *Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento*, nº 8. Embrapa Monitoramento por Satélite, Campinas, 26p.

Roque, C. G.; Prado, R. M.; Natale, W.; Beutler, A. N.; Centurion, J. F. 2004. Estado nutricional e produtividade da seringueira em solo com calcário aplicado superficialmente. *Pesquisa agropecuária brasileira*, 39(5): 485-490.

Santos Júnior, U. M.; Gonçalves, J. F. C.; Feldpausch, 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 Management*, 226: 299-309.

Santos, J. Z. L.; Resende, Á. V. de; Neto, A. E. F.; Corte, E. F. 2008a. Crescimento, acúmulo de fósforo e frações fosfatadas em mudas de sete espécies arbóreas nativas. *Revista Árvore*, 32(5): 799-807.

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

Santos Junior, U. M.; Gonçalves, J. F. C.; Fearnside, P. M. 2012. Measuring the impact of flooding on Amazonian trees: photosynthetic response models for ten species flooded by hydroelectric dams. *Trees*, 27:193-210

Schelemmer, M. R., Shanaham, J. F., Francis, D. D., Schepers, J. S. 2005. Remotely measuring chlorophyll content in corn leaves with differing nitrogen levels and relative water content. *Agronomy Journal*, 97:106-112.

Schachtman, D.P.; Reid, R.J.; Ayling, S.M. 1998. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiology* 116, 447-453

Schumacher, M. V.; Viera, M.; Londero, E. K.; Calil, F. N.; Lopes, V. G.; Witschoreck. 2013. Crescimento da acácia-negra em resposta a aplicação de nitrogênio, fósforo e potássio. *Revista Cerne*, 19(1): 51-58.

Scoles, R.; Gribel, R.; Klein, G. N. 2011. Crescimento e sobrevivência de castanheira (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) em diferentes condições ambientais na região do rio Trombetas, Oriximiná, Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, 6(3): 273-293.

Shuman, L. M. 1994. Mineral nutrition. In: Wilkinson, R. E., ed. *Plant environment interactions*. New York, Marcel Dekker, p. 149-182.

Silva, A. A. da; Delatorre, C. A. 2009. Alterações na arquitetura de raiz em resposta à disponibilidade de fósforo e nitrogênio. *Revista de Ciências Agroveterinárias*, 8(2): 152-163.

Silva, C. E. M.; Gonçalves, J. F. de C.; Feldpausch, T. R.; Luizão, F. J.; Morais, R. R.; Ribeiro, G. O. 2006. Eficiência no uso dos nutrientes por espécies pioneiras crescidas em pastagens degradadas na Amazônia central. *Acta Amazonica*, 36(4): 503-512.

Silva, A. R. M. da; Tucci, C. A. F.; Lima, H. N.; Figueiredo, A. F. de. 2007. Doses crescentes de corretivo na formação de mudas de mogno. *Acta Amazonica*, 37(2): 195-200.

Silva, T. A. F. da; Tucci, C. A. F.; Santos, J. Z. L.; Batista, I. M. P.; Miranda, J. F. de; Souza, M. M. de. 2011. Calagem e adubação fosfatada para produção de mudas de *Swietenia macrophylla*. *Floresta*, 41(3): 459-470.

Singh, S. K.; Badgujar, G.; Reddy, V. R.; Fleisher, D. H.; Bunce J. A. 2013. Carbon dioxide diffusion across stomata and mesophyll and photo-biochemical processes as affected by growth CO₂ and phosphorus nutrition in cotton. *Journal of Plant Physiology*, 170: 801-813.

Souza, C. A. S. de; Tucci, C. A. F.; Silva, J. F. da; Ribeiro, W. O. 2010. Exigências nutricionais e crescimento de plantas de mogno (*Swietenia macrophylla* King.). *Acta Amazonica*, 40(3): 515-522.

Strasser, R.J.; Tsimilli-Michael, M.; Srivastava, A. 2004. 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.

Strasser, R. J.; Tsimilli-Michael, M.; Qiang, S.; Goltsev, V. 2010. 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*, 1797(1):313-1.326.

Streusand, V. J.; Portis, A. R. Jr. 1987. Rubisco activase mediates ATP-dependent activation of ribulose biphosphate carboxylase. *Plant physiology*, 85: 152-154.

Thomas, D.S.; Montagu, K. D.; Conroy, J. P. 2005. Why does phosphorus limitation increase Wood density in *Eucalyptus grandis* seedlings? *Tree Physiology*, 26: 35-42.

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

Tissue, D. T.; Lewis, J. D. 2010. Photosynthetic responses of cottonwood seedlings grown in glacial through future atmospheric (CO₂) vary with phosphorus supply. *Tree Physiology*, 30:1361-1372.

Tonini, H.; Arco-Verde, M. F.; Schwengber, D.; Mourão Junior, M. 2006. Avaliação de espécies florestais em área de mata no estado de Roraima. *Revista Cerne*, 12(1): 8-18.

Tucci, C. A. F. Seleção de métodos de laboratório para estimativa da necessidade de calagem em alguns solos da Amazônia. 1996. *Revista da Universidade do Amazonas*, 8(1): 1-19.

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.

Veneklaas, E. J.; Lambers, H.; Bragg, J.; Finnegan, P. M.; Lovelock, C. E.; Plaxton, W. C.; Price, C. A.; Scheible, W. R.; Shane, M. W.; White, P. J.; Raven, J. A. 2012. Opportunities for improving phosphorus-use efficiency in crop plants. *New Phytologist*, 195: 306-320.

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

Vitti, G. C.; Lima, E.; Cicarone, F. 2006. XII - Cálcio, magnésio e enxofre. *In*: Fernandes, M. S. (Ed.). *Nutrição Mineral de Plantas*. SBCS, p. 328-352.

Wallau, R. L. R. de; Soares, A. de P.; Camargos, S. L. 2008. Concentração e acúmulo de macronutrientes em mudas de mogno cultivadas em solução nutritiva. *Revista de Ciências Agro-ambientais*, 6(1): 1-12.

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

Warren, C. R.; Adams, M. A. 2002. Phosphorus affects growth and partitioning of nitrogen to Rubisco in *Pinus pinaster*. *Tree Physiology*, 22:11-19.

Wright, I. J.; Reich, P. B.; Westoby, M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology structure and nutrient content between species of high-and low-rainfall and high-and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15: 423-434.

Zhang, Y.; Zhou, Z.; Yang, Q. 2013. Genetic variations in root morphology and phosphorus efficiency of *Pinus massoniana* under heterogeneous and homogeneous low phosphorus conditions. *Plant and soil*, 364: 93-104.

Zhao, T. T.; Zhao, N. X.; Gao, Y. B. 2013. Ecophysiological response in leaves of *Caragana microphylla* to different soil phosphorus levels. *Photosynthetica*, 51(2): 245-251.

Zhou, J.; Xia, F.; Liu, X.; He, Y.; Xu, J.; Brookes, P. C. 2013. Effects of nitrogen fertilizer on the acidification of two typical acid soils in South China. *Journal of Soils Sediments*, 13: 1-8.