# UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO CENTRO DE ENERGIA NUCLEAR NA AGRICULTURA

### PATRICIA RENÉE FRANÇOISE BATTIE LACLAU

Efeitos da adubação potássica sobre a adaptação à seca do *Eucalyptus grandis* 

> Piracicaba 2013

### PATRICIA RENÉE FRANÇOISE BATTIE LACLAU

## Efeitos da adubação potássica sobre a adaptação à seca do *Eucalyptus grandis* Versão revisada de acordo com a Resolução CoPGr 6018 de 2011

Tese apresentada ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, para obtenção do título de Doutor em Ciências

Área de Concentração: Energia Nuclear na Agricultura e no Ambiente

Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Marisa de Cássia Piccolo

Piracicaba 2013 AUTORIZO A DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

> Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) Seção Técnica de Biblioteca - CENA/USP

Battie Laclau, Patricia Renée Françoise

Efeitos da adubação potássica sobre a adaptação à seca do *Eucalyptus grandis* / Patricia Renée Françoise Battie Laclau; orientadora Marisa de Cássia Piccolo. - - versão revisada de acordo com a Resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2013.

137 f.: il.

Tese (Doutorado – Programa de Pós-Graduação em Ciências. Área de Concentração: Energia Nuclear na Agricultura e no Ambiente) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura da Universidade de São Paulo.

Crescimento vegetal 2. Estresse hídrico 3. Fotossíntese 4. Macronutrientes
 Mudança climática 6. Nutrição vegetal 7. Transpiração vegetal I. Título

CDU (581.133 + 581.522.4): 582.776

#### AGRADECIMENTOS

Ao meu marido, Jean-Paul, pela oportunidade já que me incentivou e ajudou em todos os momentos. À minha mãe, Mireille (*in memoriam*), e ao meu pai, Georges, meus exemplos de vida. Aos meus filhos, Pierre e Julie, à minha irmã, Véronique, e ao meu irmão, David, pela torcida;

À minha orientadora, Prof<sup>a</sup>. Marisa de Cássia Piccolo, pelos ensinamentos, pela orientação, pela paciência e pela confiança; Aos Doutores Jean-Pierre Bouillet, Yann Nouvellon, Lionel Jordan-Meille, Jean-Christophe Domec, Daniel Epron e Jacques Ranger, pela amizade, pelas sugestões e pelo incentivo: "Patricia, y'a des enjeux!";

Ao Centro de Energia Nuclear em Agricultura, pela formação. Ao programa de pósgraduação do CENA/USP e a todos os funcionários e professores do CENA, em especial aos do Laboratório de Ecologia Isotópica, do Laboratório de Ciclagem de Nutrientes e da Biblioteca, sempre solícitos em ajudar;

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, (FAPESP, processo 2010/50663-8) pela concessão da bolsa de estudo;

À Estação Experimental de Ciências Florestais da ESALQ/USP, que concedeu suas áreas para o trabalho experimental, em especial ao Prof. José Leonardo de Moraes Gonçalves, ao Eng. Florestal Rildo Moreira e Moreira, à Floragro, ao Eng. Agronomo Eder Araújo da Silva, pelo precioso apoio;

Ao Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD – Département Persyst UPR 80), pelo auxílio à pesquisa;

Ao Prof. José Luiz Stape e ao Prof. Fábio Poggani, que emprestaram, durante três anos, o material indispensável para as medições de campo;

Ao Prof. Marcos Silveira Buckeridge, responsável do Laboratório de Fisiologia Ecológica de Plantas (LAFIECO) do Departamento de Botânica (Instituto de Biociências/USP) e à Prof<sup>a</sup>. Beatriz Appezzato da Gloria, responsável do Laboratório de Anatomia Vegetal do Departamento de Botânica (ESALQ/USP), pela colaboração no desenvolvimento das análises laboratoriais;

Aos membros da banca de qualificação: Prof. Klaus Reichardt (CENA/USP), Prof. Cassio Hamilton Abreu Junior (CENA/USP) e Dr. Osvaldo Machado Rodrigues Cabral (Embrapa/Jaguariúna-SP), pelas sugestões para melhorar este trabalho;

Aos membros da banca de defesa do Doutorado, por terem aceitado o convite;

Aos amigos, colegas, técnicos e estagiários, em especial a Juan Sinforiano Delgado Rojas, Bruna Cersózimo Arenque, Estevão Araujo, Constance Beri, Lauriane Mietton, Marta R. Almeida Muniz, Bruna K. Vazami, Mathias Christina e Marion Pilate. A todos que, direta ou indiretamente, colaboraram para a realização deste trabalho, meus agradecimentos.

« Un beau livre, c'est celui qui sème à foison les points d'interrogation. »

Jean Cocteau

#### RESUMO

BATTIE LACLAU, P. R. F. **Efeitos da adubação potássica sobre a adaptação à seca do** *Eucalyptus grandis.* 2013. 137 f. Tese (Doutorado) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.

Com a continuação do aquecimento global, prevê-se o aumento dos períodos de seca, um dos mais importantes fatores abióticos a afetar o crescimento dos eucaliptos no Brasil. Nessa direção, as práticas silviculturais poderiam adaptar-se para favorecer os mecanismos de adaptação das árvores à seca. Assim, na Estação Experimental de Itatinga, foram avaliados os efeitos da adubação potássica sobre os aspectos produtivos e fisiológicos de um povoamento de Eucalyptus grandis, em primeira rotação, submetido à exclusão parcial de chuva durante trinta meses após o plantio. O dispositivo experimental foi um split plot, com três blocos completos e quatro tratamentos: dois regimes hídricos (100% e 63% das chuvas, com exclusão parcial artificial) e duas doses de K (0 e 4,5 kmol ha<sup>-1</sup>). A meta foi avaliar a influência da nutrição potássica sobre as características e a atividade fotossintética das folhas. A transpiração foi medida por sensores de fluxo de seiva para estimar a eficiência de transpiração do povoamento. O potencial foliar e as trocas gasosas foliares foram monitorados, enquanto os valores de  $\delta^{13}$ C do floema foram medidos, para avaliar o estado hídrico e o funcionamento estomático das árvores, em função da disponibilidade de K e de água. Os resultados mostraram que a adição de K atuou sobre vários mecanismos responsáveis pelo aumento do crescimento e da produção de madeira: aumento da área foliar total e individual, da duração de vida foliar, do tamanho e da turgescência celular foliar, da espessura foliar e dos espaços intercelulares no mesófilo foliar, da capacidade fotossintética, da condutância dos estômatos e do mesófilo, da exportação dos fotoassimilados, produzidos nas folhas-fontes, do fluxo de seiva, da eficiência de transpiração na produção de madeira, pelo aumento da repartição de biomassa nesse compartimento. Folhas com sintomas de deficiência de K mostraram concentrações de nutrientes, espaços intercelulares e atividade fotossintética inferiores, e concentrações de acúcares solúveis superiores, na comparação com o tratamento com K, sugerindo uma ligação entre nutrição, anatomia e fisiologia foliar. Durante o déficit hídrico, o E. grandis mostrou um comportamento isohidrodinâmico, associado ao fechamento estomático, ao ajustamento foliar osmótico, à diminuição na elasticidade das paredes celulares, ao aumento na eficiência de uso da água nas folhas, à diminuição da área foliar total e à rápida absorção da água nas camadas profundas do solo. A partir de aproximadamente 22 meses após o plantio, o estado hídrico das árvores diminuiu: (1) nas parcelas com exclusão parcial de chuva, em relação às parcelas sem exclusão parcial de chuva, e (2) nas parcelas com adição de K, em relação às parcelas sem essa adição. Embora a adição de K melhore as relações hídricas nas folhas, o controle dos movimentos estomáticos e as trocas gasosas foliares, ela agravou o estado hídrico das árvores durante períodos de seca intensa, devido ao maior crescimento e à demanda hídrica. Assim, os efeitos benéficos da adição de K sobre a adaptação à seca das árvores poderiam não contrabalançar o aumento do déficit hídrico durante períodos mais intensos de seca. Em relação às previsões futuras de seca, as empresas florestais, provavelmente, terão de adaptar a fertilização para minimizar a demanda de água e os riscos de mortalidade.

Palavras-chave: Área foliar. Condutância estomática. Déficit hídrico. Eficiência de uso da água. Eucalipto. Fotossíntese. Potássio. Potencial hídrico.

#### ABSTRACT

BATTIE LACLAU, P. R. F. **Effects of potassic fertilization on drought adaptation in** *Eucalyptus grandis* **plantations.** 2013. 137 f. Tese (Doutorado) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.

Global warming is predicted to exacerbate drought, one of the most important abiotic stress factors affecting eucalypts growth in Brazil. Silvilcultural practices might be adapted to enhance drought adaptation mechanisms of trees. This study examined the effects of K addition on productive and physiological aspects of Eucalyptus grandis stands in first rotation submitted to partial through fall exclusion over thirty months after planting. A large-scale through fall exclusion experiment using a split plot design was conducted with three blocks and four treatments: two water regimes (100% and 63% of through fall with partial artificial exclusion) and two K doses (0 and 4.5 kmol  $ha^{-1}$ ). The influence of K nutrition on characteristics and photosynthetic activity of leaves was assessed Tree transpiration was measured from sap flow probes to estimate water use efficiency. Foliar water potential and gas exchange were monitored, and phloem  $\delta^{13}$ C was measured in order to evaluate tree water status and stomatal regulation depending on K and water availabilities. The results showed that K supply influence various mechanisms responsible for tree growth enhancement: increase in total and individual leaf area, leaf lifespan, cell turgor and cell size due to an increase in turgor, leaf thickness and intercellular spaces, photosynthetic capacity, stomata and mesophyll conductances, photoassimilate export from source leaves and transpiration efficiency for wood production through increase of biomass partitioning to this compartment. Leave with K-deficiency symptoms exhibited lower nutrient concentrations and photosynthetic activity, reduced intercellular spaces, and higher soluble sugar contents compared to healthy leaves, which suggested a strong link between nutrition, leaf anatomy and physiology. The adaptive mechanisms of *E. grandis* trees to cope with water restriction were an isohydrodynamic behavior associated with stomatal closure, osmotic adjustment, a decrease in wall cell elasticity, an increase in foliar water use efficiency, a decrease in total leaf area and a fast water uptake in very deep soil layers. From approximately 22 months after planting onwards, tree water status was lower: (1) in droughted plots compared to the rain-fed plots and, (2) in K-fertilized plots, compared to the K-unfertilized trees. Although K addition enhanced tree water relations, stomatal control and leaf gas exchange, it exacerbated tree water deficit during severe drought as a result of high water demand throughout tree development. Therefore, the beneficial effects of K supply on tree acclimation to drought may not counterbalance the increase in water deficit during severe water restriction periods compared to the K-unfertilized trees. Regarding future drought previsions, forest managers might have to adapt their fertilization regimes to minimize water demand and risks of mortality.

Keywords: Eucalypts. Leaf area. Photosynthesis. Potassium. Stomatal conductance. Water deficit. Water potential. Water use efficiency.

### LISTA DE SIGLAS

ABA	Ácido abscísico
ANPP	Aboveground Net Primary Production (produção primária líquida aérea)
AO	Ajustamento osmótico
ATP	Adenosina Trifosfato
BNPP	Belowground Net Primary Production (produção primária líquida subterrânea)
CAP	Circunferência a Altura do Peito
CTC	Capacidade de Troca Catiônica
DAE	Dias Após a Emergência foliar
DAP	Dias Após o Plantio
DW	Dry Weight (peso seco)
ETP	Evapotranspiração Potencial
FAA	Formalin-Acetic-Alcohol
FB	Fotossíntese Bruta
FL	Fotossíntese Líquida
FW	Fresh Weight (peso fresco)
GPP	Gross Primary Production (produção primária bruta)
Н	Altura total
HPLC	High-Performance Liquid Chromatography
LAI	Leaf Area Index (índice de área foliar)
NADPH	Nicotinamida Adenina Dinucleótido Fosfato Hidreto
NPP	Net Primary Production (produção primária líquida aérea)
Р	Pressão de turgescência
PAR	Photosynthetically Active Radiation (densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos)
PIB	Produto Interno Bruto

R Respiração

- ROS Reactive Oxygen Species (espécies reativas de oxigênio)
- Rubisco Ribulose Bisfosfato Carboxilase-Oxigenase
- RuBP Ribulose 1.5 Bisfosfato
- RWC Relative Water Content (conteúdo hídrico relativo)
- SLA Specific Leaf Area (área foliar específica)
- VPD Déficit de Pressão de Vapor
- TPU triose-phosphate utilization (taxa de uso dos triose-fosfatos)
- TW Turgid Weight (peso a saturação hídrica)
- WC Water Content (conteúdo hídrico)
- WUE Water Use Efficiency (eficiência de uso da água)
- WUE<sub>i</sub> Intrinsec Water Use Efficiency (eficiência intrínseca de uso da água)

# LISTA DE SÍMBOLOS

$g_{s}$	Condutância do CO2 dos estômatos
$g_{ m m}$	Condutância do CO2 do mesófilo foliar
V <sub>cmax</sub>	Taxa de assimilação do CO2 pela Rubisco
$J_{\rm sat}$	Taxa de regeneração da RuBP
$\Psi_{\rm w}$	Potencial hídrico
$\Psi_{\text{min}}$	Potencial hídrico mínimo
$\Psi_{\text{pdwn}}$	Potencial hídrico de base
$\Psi_{\pi}$	Potencial osmótico
3	Módulo de elasticidade das paredes
$\Psi_{\pi 100}$	Potencial osmótico a saturação
$\Psi_{\pi 0}$	Potencial osmótico no ponto de perda de turgescência
Vs	Conteúdo hídrico do simplasto a saturação
$V_{\mathrm{t}}$	Conteúdo hídrico total de saturação
Ns	Número de osmoles
$P_{100}$	Pressão máxima de turgescência
$T_{\rm i}$	Turgescência total
A	Taxa de assimilação de CO <sub>2</sub>

### SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	
2 REVISÃO DA LITERATURA	22
2.1 O eucalipto	22
2.2 Manipulação do ecossistema	23
2.3 Componentes da produção de biomassa	24
2.4 O potássio	
2.4.1 Fontes, absorção e transporte	
2.4.2 Resposta do eucalipto à adubação potássica	27
2.4.3 Funções do potássio nas plantas	
2.4.3.1 Relação entre nutrição potássica e área foliar	
2.4.3.2 Funções biofísicas do potássio	29
2.4.3.3 Funções bioquímicas do potássio	31
2.5 A água	
2.5.1 Estado hídrico da planta	
2.5.2 Déficit hídrico	35
2.5.2.1 Efeito do déficit hídrico sobre o crescimento	
2.5.2.2 Efeito do déficit hídrico sobre as características foliares	37
2.5.2.3 Efeito do déficit hídrico sobre a fisiologia das plantas	
2.5.2.4 Efeito do déficit hídrico sobre a repartição de biomassa	42
2.5.2.5 Estratégias desenvolvidas pelas plantas durante o déficit hídrico	43
2.6 Interações entre a disponibilidade de potássio e a da água	44
3 OBJETIVOS E HIPÓTESES	47
4 MATERIAL E MÉTODOS	48
4.1 Caracterização da área experimental	48
4.2 Condições de clima e do solo	49
4.3 Plantio e tratos culturais	49
4.4 Delineamento experimental	50
4.5 Medida da altura, circunferência, área foliar total e número total de folhas	52
4.6 Características foliares	53

4.6.1 Marcação das folhas, dinâmica de crescimento, espessura e conteúdo relativo de	
clorofila	. 53
4.6.2 Concentração foliar de nutrientes, amido, polióis e açúcares solúveis	. 54
4.6.3 Duração da vida foliar	. 55
4.6.4 Área foliar com pigmentação roxa característica da deficiência foliar de K 4.6.5 Anatomia foliar	56 . 57
4.7 Relações hídricas nas folhas	. 58
4.7.1 Potencial de base e potencial mínimo	. 58
4.7.2 Potencial osmótico, pressão de turgescência, elasticidade das paredes celulares	. 59
4.7.3 Conteúdo relativo de água das folhas	. 60
4.8 Fluxo de seiva	. 60
4.9 Trocas gasosas foliares	. 61
4.10 $\delta^{13}$ C, concentração de açúcares e de K no floema	. 63
4.11 Modelos e Análises estatísticas	. 64

5 RESULTADOS	66
5.1 Condições climáticas e conteúdo hídrico do solo	66
5.2 Crescimento das árvores	68
5.3 Potencial hídrico foliar	70
5.4 Índice de área foliar	72
5.5 Efeito do K sobre o desenvolvimento foliar em condição hídrica não limitante	73
5.5.1 Área foliar total, número de folhas, porcentagem de área foliar com pigmentação	)
roxa	73
5.5.2 Área individual das folhas, espessura foliar e tamanho celular	74
5.5.3 Ritmo de aparição das folhas	75
5.5.4 Duração de vida foliar e área foliar com pigmentação roxa	77
5.5.5 Relações hídricas nas folhas	78
5.5.6 Concentração foliar de nutrientes, polióis, amido e açúcares solúveis	81
5.5.7 Área foliar específica e espessura foliar	83
5.5.8 Conteúdo relativo de clorofila	84
5.5.9 Anatomia foliar	85
5.5.10 Atividade fotossintética	88
5.6 Variações sazonais e diárias das trocas gasosas foliares	92
5.7 Resposta da condutância estomática ao $\Psi_{pdwn}$ e ao VPD	97

5.8 Variações sazonais dos parâmetros hídricos foliares	.98
5.9 Variações sazonais das concentrações foliares de N, P, K e Na	.99
5.10 Eficiência no uso da água e fluxo de seiva	100
5.11 Concentrações de açúcares e de K no floema	.102

6 DISCUSSÃO	105
6.1 Influência da adubação potássica sobre o crescimento das árvores	105
6.2 Influência da adubação potássica sobre os componentes da área foliar	106
6.3 Influência da adubação potássica sobre a atividade fotossintética foliar	109
6.4 Mecanismos de adaptação do <i>E. grandis</i> à limitação hídrica	111
6.5 Efeitos da adubação potássica sobre a adaptação do E. grandis à limitação l	nídrica115

7 CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS	119
REFERÊNCIAS	

#### 1 INTRODUÇÃO

O plantio de espécies florestais para fins industriais representam, no mundo, 6,5% das áreas florestais e fornecem 39% da madeira explorada (FAO, 2011). O gênero *Eucalyptus* representa 33% das áreas florestais tropicais plantadas, ocupando cerca de 20 milhões de hectares (IGLESIAS-TRABADO; WILSTERMANN, 2008). As espécies mais utilizadas são o *Eucalyptus grandis*, o *Eucalyptus urophylla* e o *Eucalyptus saligna*.

No Brasil, o *Eucalyptus* é o principal gênero florestal plantado, ocupando apenas 0,7% da cobertura florestal total (SOCIEDADE BRASILEIRA DE SILVICULTURA – SBS, 2007). Entretanto, as plantações de eucalipto ocupam 4,9 milhões de hectares, 75% deles industriais, gerando cerca de 5% do PIB, em divisas e, aproximativamente, 4,7 milhões de empregos diretos e indiretos (ABRAF, 2012). Confere, a esse gênero, um grande interesse econômico sua capacidade para produzir até 63 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup> no Brasil (OLIVEIRA et al., 1999), em primeira rotação ou em talhadia, com crescimento rápido (rotações de 6-7 anos), elevada produção de sementes, facilidade de propagação vegetativa, alta adaptabilidade a diferentes condições de clima e de solo, boa forma de fuste e boa resposta aos tratos culturais de manejo e de melhoramento genético.

Como consequência da expansão das indústrias de celulose e de papel, de chapas e aglomerados, de serraria, de siderurgia, de cerâmica e outras, além do aumento na demanda por celulose da China, há uma tendência muito importante de crescimento da área florestada. De fato, verificou-se entre 2005 e 2011, o aumento de 41% nas áreas plantadas com eucalipto no Brasil (ABRAF, 2012) e a previsão, para 2020, é de crescer para 8,2 milhões de hectares (AMS, 2005). Para suprir a demanda mundial crescente, o setor de papel e celulose apresentou um programa nacional de investimentos da ordem de US\$ 20 bilhões nos próximos sete anos (contra US\$ 14.4 bilhões, para o período de 2003 a 2012), destinados à expansão da capacidade produtiva e ao aumento da competitividade das indústrias brasileiras no cenário mundial (BRACELPA, 2010). As plantações industriais, além de valorizadas, por constituírem uma alternativa de sequestro de carbono, contribuem para a redução da exploração predatória das florestas nativas, destinada à produção de carvão e de lenha. O desmatamento mundial representa, atualmente, 20% das emissões totais de CO<sub>2</sub> (GIACOMELLI, 2007).

A produtividade média dos plantios de eucalipto no Brasil evoluiu de 36,7 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup>, em 2005, para 40,1 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup>, em 2011 (ABRAF, 2012). Entretanto as taxas máximas de produtividade raramente são alcançadas uma vez que o alto potencial de produção de madeira desse gênero é muito sensível à disponibilidade de recursos naturais, como água, nutrientes e luz (WHITEHEAD; BEADLE, 2004). Como a maioria das áreas em cultivo é estabelecida em regiões de baixa fertilidade, particularmente pobres em potássio (K) (SILVEIRA et al., 1995; GAVA et al., 1997), e submetidas ao déficit hídrico, o crescimento das essências florestais acaba consideravelmente limitado pela escassez de K (GAVA et al., 1997; FARIA et al., 2002; GONÇALVES et al., 2004; LACLAU et al., 2009) e de água (BRANDO et al., 2008; ALLEN et al., 2009). Também se verificou a repartição de biomassa, entre os diferentes compartimentos da planta, e as relações fonte-dreno altamente modificadas sob o déficit potássico (LACLAU et al., 2009; GÉRARDEAUX, 2009) e hídrico (MERCHANT et al., 2007; COOPMAN et al., 2008).

O aumento anual da demanda mundial por K foi estimado em 4%, entre 2008 e 2013 (FAO, 2008), superior ao da demanda por nitrogênio e fosfato. Como consequência dessa procura maior e da oferta limitada, além do desequilíbrio entre os países produtores e os consumidores de K, multiplicou-se o preço da tonelada, em média, no mundo, por 10, entre 2003 e 2008 (HEFFER; PRUD'HOMME, 2008). No Brasil, as importações de K representam 90% das quantidades utilizadas. Por isso a adubação potássica corresponde a um custo importante para a maioria das produções agrícolas tropicais (HEFFER; PRUD'HOMME, 2008). A relação custo-benefício é determinante para os produtores florestais investirem em fertilizantes potássicos na sua produção florestal, tornando-se cada vez mais necessária a realização de estudos nessa área de pesquisa.

A demanda hídrica das florestas na produção de biomassa, em particular das plantações de eucalipto de rápido crescimento, limita sua expansão em áreas com déficit hídrico e pode ser significativamente modificada pelas mudanças climáticas (BOOTH, 2013). Estas, quando se devem às atividades humanas, influenciam diretamente a elevação das temperaturas médias e a frequência e a intensidade das precipitações, as quais devem ser mais variáveis nas décadas vindouras (IPCC, 2007). As florestas nas áreas semiáridas, bem como nas áreas temperadas e tropicais, são diretamente afetadas por essas perturbações climáticas. Sob condições de estresse hídrico, observam-se a diminuição no crescimento e no aumento na mortalidade das árvores (PEÑUELAS; LLORET, 2001; ALLEN et al., 2009).

Conduziram-se inúmeros estudos de manipulação dos ecossistemas para avaliar o potencial de produção em condições hídricas não limitantes, ou a influência do manejo dos remanescentes da exploração sobre a fertilidade dos solos (BINKLEY et al., 2010). Entretanto, ainda não se conhecem bem as interações entre a disponibilidade de nutrientes e de água e os processos ecofisiológicos e bioquímicos nos ecossistemas florestais. Como a irrigação das plantações se mostra econômica e ambientalmente inviável, torna-se determinante a compreensão dos processos e das interações existentes entre a disponibilidade de K e de água e o funcionamento dos povoamentos de eucaliptos, para manter ou melhorar a produtividade, a otimização do sistema de produção e a sustentabilidade no uso dos recursos.

A elaboração de práticas culturais adaptadas às modificações climáticas necessita de um melhor entendimento da resposta das culturas ao estresse hídrico. Nessa direção, conduziram-se experimentos com redução artificial de chuva, visando melhor entender os processos ecofisiológicos e bioquímicos implicados na resistência das culturas e das florestas nativas da Amazônia ao estresse hídrico (BRANDO et al., 2008). Contudo, como nunca se realizou esse tipo de estudo em plantações florestais, faz-se necessário estimulá-lo.

O papel de regulação osmótica e estomática do K confere, a esse elemento, uma importância particular na resistência à seca (CAKMAK, 2005; BENLLOCH-GONZÁLEZ et al., 2008); dessa maneira, as interações entre a disponibilidade de K e de água no solo e os principais processos que controlam o crescimento dos eucaliptos é de extrema importância, em especial, no contexto contemporâneo de mudanças climáticas.

#### 2 REVISÃO DA LITERATURA

#### 2.1 O eucalipto

O gênero *Eucalyptus* pertence à família *Myrtaceae* e engloba quase 900 espécies (BROOKER, 2000). Provavelmente originário da Austrália, o eucalipto cobre grande parte da área territorial desse país, onde forma densas florestas, inclusive com algumas espécies originárias das ilhas de Java, Timor, Papua Nova Guiné, Indonésia e Filipinas (PRYOR, 1976). Adaptados a diversas condições de clima e de solo, os eucaliptos atualmente se encontram amplamente distribuídos em países de clima tropical, subtropical e temperado, entre as latitudes de 42°N (sul da França) e 45°S (Nova Zelândia) e altitudes variando de 30 a 1000 metros.

A primeira colheita botânica conhecida do gênero *Eucalyptus*, com as espécies *Corymbia gummifera* e *Eucalyptus platyphylla*, foi realizada por Joseph Banks e Daniel Solander, quando chegaram com James Cook, à Bahia Botânica, na Austrália, em 1770. No entanto, a primeira espécie oficialmente registrada foi a *Eucalyptus obliqua*, coletada em 1777 pelo botânico David Nelson, durante a terceira viagem de James Cook à ilha de Tasmânia, levada ao British Museum em Londres, descrita e publicada em 1788 pelo botânico Charles-Louis L'Héritier de Brutelle. Esse botânico francês foi à origem do nome *Eucalyptus*: derivado do grego *eu* (bem) e *calyptos* (cobrir) refere-se ao opérculo que protege as estruturas reprodutivas das flores durante seu desenvolvimento (PRYOR, 1976).

As primeiras sementes e mudas foram levadas para a Europa por Antônio Guichenot, por volta de 1774. Na América do Sul, o Chile foi, provavelmente, o primeiro país a introduzir o gênero em 1823, com as sementes que recebera de um navio inglês, seguido pela Argentina e pelo Uruguai. A data de introdução do eucalipto no Brasil é questionável, mas acredita-se que os exemplares mais antigos encontrados tenham sido plantados pelo Imperador D. Pedro I no Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Por volta de 1868, ainda com finalidades ornamentais, o eucalipto foi introduzido no Rio Grande do Sul por Frederico de Albuquerque. Credita-se a introdução econômica da cultura a Edmundo Navarro de Andrade, que, em 1904, a pedido da Companhia Paulista de Estradas de Ferro, iniciou pesquisas comparativas entre espécies de eucalipto e espécies florestais nativas, introduzindo muitas delas no Horto Florestal de Rio Claro (ANDRADE, 1961). A madeira das espécies do gênero *Eucalyptus* é fonte de matéria-prima, com ampla gama de utilização. Em particular, o *E. grandis*, uma das mais utilizadas atualmente e que pode atingir 80 m de altura, apresenta rápido crescimento, alta produtividade, alto teor de fibras curtas com boas propriedades ópticas (opacidade do papel) e bom estado de superfície (textura lisa do papel), plasticidade, boa forma do fuste, desrama natural e madeira com variações nas propriedades tecnológicas, adaptadas às mais variadas condições de uso.

#### 2.2 Manipulação do ecossistema

No contexto atual de mudanças climáticas, o desafio não é mais mostrar que as variações climáticas afetam os ecossistemas terrestres, mas identificar as variáveis fisiológicas e biofísicas envolvidas, bem como os processos de controle e de compensação implantados (RAMBALL et al., 2003). Essa caracterização é útil para orientar a seleção genética das plantas, bem como as práticas silviculturais, e para desenvolver modelos biogeoquímicos que incluam as relações entre a fisiologia das copas e as trocas de energia de superfície, de água e de CO<sub>2</sub>.

Weltzin, Loik e Schwinning (2003) propõem quatro estratégias de estudo da resposta do ecossistema à redução das precipitações: a modelagem, a observação em longo prazo, os gradientes climáticos e a manipulação dos ecossistemas. A manipulação de ecossistema, com a exclusão artificial de chuva, permite avaliar e prever, para diferentes escalas espaciais e temporais, as respostas das plantas em condições extremas, raramente observadas no meio ambiente. Esse tipo de estudo relaciona-se a escalas de tempo e de espaço mais limitadas que a observação em longo prazo e os gradientes climáticos, mas permite isolar o efeito da mudança de precipitação sobre o funcionamento da plantação. Os dispositivos de exclusão de chuva permitem, igualmente, controlar a intensidade ou a duração de déficit hídrico do solo, sem modificar a temperatura, a radiação, o VPD (Déficit de Pressão de Vapor) e a velocidade do vento e, por consequência, o déficit hídrico atmosférico.

Todavia a manipulação de ecossistema deve ser planejada com cuidado, porque esse tipo de dispositivo apresenta perigoso potencial de geração de consequências adversas e de efeitos imprevisíveis. De fato, a abrangência desse tipo de dispositivo depende do realismo da simulação realizada; por isso, devem-se tomar precauções quanto às quantidades de água realmente retiradas (intercepção da copa, escoamento pelo tronco), ao acesso efetivo das árvores à água (realização de trincheiras para impedir a exploração radicular lateral) ou à exclusão de nutrientes junto com a água (depósito atmosférico, lixiviação de folha, queda de folhedo), aspectos que podem interferir nos resultados.

#### 2.3 Componentes da produção de biomassa

A fisiologia da fotossíntese (captura da luz, conversão em energia e alocação do carbono) constitui a base da produtividade das plantas, que se mede pela quantidade total de matéria orgânica fixada pela fotossíntese (GPP ou Gross Primary Production) (HOPKINS; HÜNER, 2009). A fotossíntese envolve dois processos ligados:

$$n \operatorname{CO}_2 + 2n \operatorname{H}_2 \operatorname{O} + n' h \nu \to (\operatorname{CH}_2 \operatorname{O})_n + n \operatorname{O}_2 + n \operatorname{H}_2 \operatorname{O}$$
(1)

Onde:

- *n'h v* representa o número de fótons de radiação fotossinteticamente ativa (PAR);

- a oxidação de H<sub>2</sub>O em O<sub>2</sub> mediada pela luz e produção de ATP – fase **Foto**;

- a redução do  $CO_2$  em moléculas orgânicas, onde o ATP é utilizado – fase **Síntese**.

Entretanto nem toda a quantidade de carbono fixada é utilizada para formar a biomassa. O carbono também participa do processo de respiração e foto respiração (R), que permite a produção de energia durante horas de escuridão, e de precursores essenciais para a biossíntese de outros compostos importantes, como aminoácidos e hormônios vegetais:

$$(CH_2O) + O_2 \rightarrow CO_2 + H_2O + \text{energia}$$
<sup>(2)</sup>

O total de energia ou  $CO_2$  fixado é chamado de fotossíntese bruta (FB). A diferença entre FB e R é chamada de fotossíntese líquida (FL), geralmente monitorada pela técnica de trocas gasosas, nos estudos de pesquisa científica:

$$FL = FB - R \tag{3}$$

A quantidade de luz ou a concentração de  $CO_2$  na qual a fotossíntese compensa a respiração (FB = R) é chamada, respectivamente, de ponto de compensação de luz, ou de ponto de compensação de  $CO_2$ .

A NPP (Net Primary Prodution) corresponde à energia acumulada pela planta na parte aérea (ANPP) e na parte subterrânea (BNPP) pela fotossíntese, menos a energia utilizada para a respiração.

$$GPP = NPP + respiração$$
(4)

$$NPP = ANPP + BNPP \tag{5}$$

A GPP, num compartimento vegetal (madeira, grão, raízes), depende da disponibilidade dos recursos naturais (luz, água e nutrientes), da utilização desses recursos no processo de fixação do CO<sub>2</sub> atmosférico para produção de biomassa (captura e eficiência de uso) e da repartição da biomassa no compartimento considerado (RICHARDS et al., 2010). Esse modelo verbal e geral de produção foi formulado como uma equação chamada Equação de Produção na Ecologia, (Production Ecology Equation) desenvolvida por Monteith (1977) e explorada por Binkley, Stape e Ryan (2004):

Produção de madeira (kg ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup>) = 
$$d \ge r \ge a$$
 (6)

Onde:

- *d* representa a disponibilidade do recurso (kg recurso  $ha^{-1} ano^{-1}$ )

- *r* é a captura do recurso (proporção)

- e é a eficiência de uso do recurso (kg GPP kg<sup>-1</sup> recurso)

- *a* representa a repartição na madeira (kg de madeira kg<sup>-1</sup> GPP)

Essa equação constitui uma ferramenta útil para construir uma visão global dos diferentes componentes da produção de biomassa e para entender e quantificar as interações que possam existir entre os componentes, como também o efeito dos fatores externos e internos sobre o crescimento de cada compartimento da planta. Igualmente, o modelo permite trabalhar a diferentes níveis (órgão, planta, povoamento), integrando os diferentes mecanismos que podem interagir nos componentes da produção de biomassa. Binkley, Stape e Ryan (2004) mostraram uma correlação positiva entre a disponibilidade, a captura e a eficiência de uso dos recursos numa floresta de eucalipto. Essa equação foi escolhida, neste estudo, para melhor descrever como a disponibilidade de K e de água interage sobre a produção de biomassa.

#### 2.4 O potássio

#### 2.4.1 Fontes, absorção e transporte

As quatro fontes de K no solo são os minerais, a argila, os sítios de troca e a matéria orgânica (MARSCHNER, 1995; HOPKINS; HÜNER, 2009; DARUNSONTAYA et al., 2012). O maior componente de K (90 a 98%) encontra-se nos minerais do solo, tais como o feldspato e a mica. Muito pouco dessa fonte fica disponível para a planta. A segunda fonte do K no solo não é trocável (1 a 10%) e associa-se à argila. Ela atua como uma reserva de K no solo. A terceira fonte (1 a 2%) é trocável e disponível para as plantas e encontra-se nos sítios de troca de cátions, ou na solução do solo. O potássio da solução do solo é utilizado pelo sistema radicular das plantas, cuja concentração é mantida pelo equilíbrio com o K retido nos sítios de troca. Uma quarta fonte é o K contido na matéria orgânica e dentro da população microbiana do solo. Essa fonte fornece muito pouco do K necessário para o crescimento vegetal. Os fertilizantes com K são altamente solúveis; o K<sup>+</sup> é retido pelos coloides do solo, por meio da capacidade de troca catiônica (CTC). Em solos argilosos, o K permanece relativamente próximo do ponto de aplicação; já nos de textura média a arenosa, que geralmente possuem uma CTC mais baixa, a lixiviação ocorre com maior intensidade. Quanto aos solos tropicais profundos, altamente degradados, dominados por caolinita, apresentam-se, geralmente, pobres em K e essa deficiência pode manifestar-se, rapidamente após alguns anos de cultura.

Diferentes mecanismos, como o fluxo de massa e a difusão e a intercepção radicular, são responsáveis pelo contato entre o íon e a raiz. Geralmente, a difusão, definida pela Lei de Fick, ou movimento de moléculas a favor de um gradiente de concentração, é o mecanismo dominante no transporte de K até as raízes das plantas (MARSCHNER, 1995). A rápida absorção de K depende da alta permeabilidade, a ele, das membranas das plantas, que funcionam como carregadoras no transporte de cátions (MENGEL; KIRKBY, 1987). O potássio é absorvido pelas plantas na forma de íon K<sup>+</sup>, que atingem o xilema via simplasto (pelos canais, carreadores ou bombas localizados nas membranas) e apoplasto. O K<sup>+</sup> é caracterizado pela alta mobilidade nas plantas e não faz parte permanente de nenhum composto orgânico, constituindo um dos nutrientes mais absorvidos, mais do que o fósforo e no mesmo patamar do nitrogênio (MALAVOLTA, 1980; PETTIGREW, 2008).

#### 2.4.2 Resposta do eucalipto à adubação potássica

A resposta significativa do eucalipto, ou de outras essências florestais, à disponibilidade de K vem sendo muito estudada no Brasil e, em outras regiões produtoras, no mundo (SILVEIRA et al., 1995; HERBERT, 1996; GAVA et al., 1997; FARIA et al., 2002; GONÇALVES et al., 2008; LACLAU et al., 2009; ALMEIDA et al., 2010; WRIGHT et al., 2011). A aplicação de KCl em plantações de *E. grandis* aumentou em 130% a biomassa aérea das árvores três anos após o plantio, em relação ao controle que não recebeu a fertilização potássica (ALMEIDA et al., 2010).

A quantidade de K exportada por um povoamento de *E. grandis* de sete anos é, aproximadamente, de 300 kg ha<sup>-1</sup>, distribuídos entre as folhas (10%), os ramos (6%) e o caule (84%) (BELLOTE, 1979). Verifica-se, em particular para K, uma estreita relação entre a taxa de crescimento e a taxa de acúmulo de nutrientes na biomassa, em várias espécies florestais (MILLER, 1984), incluindo as espécies de eucalipto plantadas comercialmente no Brasil (GONÇALVES et al., 2004; LACLAU et al., 2009). Nessa direção, um levantamento sobre o mercado e o uso de fertilizantes em florestas brasileiras, realizado por Silveira et al. (1995), demonstrou que K foi um dos nutrientes com deficiência mais frequente. No mesmo sentido, vários trabalhos com essências florestais demonstraram respostas expressivas à aplicação de K (SILVEIRA et al., 1995; GAVA et al., 1997; FARIA et al., 2002).

Quanto à maioria desses trabalhos, restringem-se, de um modo geral, à análise dos efeitos da fertilização potássica sobre os incrementos da produtividade. Deve-se levar em conta, todavia, que, na constatação do benefício de um adubo não se devem considerar apenas a disponibilidade de seu nutriente primário e seu efeito sobre a produtividade, mas também os seus efeitos gerais sobre a fertilidade do solo, a nutrição e a eficiência no uso dos recursos pelas plantas e as relações entre os nutrientes essenciais (GAVA et al., 1997). Ainda que os processos fisiológicos envolvidos na nutrição em N e P tenham sido muito estudados nas plantações de eucaliptos (SAUR; NAMBIAR; FIFE, 2000; WHITEHEAD; BEADLE, 2004; ENGLAND; ATTIWILL, 2008), os processos envolvidos na resposta do eucalipto (ALMEIDA et al., 2010; LACLAU et al., 2009) e de outras espécies florestais SAUR; NAMBIAR; FIFE, 2000; BASILE et al., 2003) à adubação potássica não tem sido objeto de estudo.

#### 2.4.3 Funções do potássio nas plantas

Os estudos sobre os efeitos morfológicos e fisiológicos do K, no nível do órgão, da planta e do povoamento de eucalipto são escassos, como se constatou em um levantamento bibliográfico sobre a resposta fisiológica das plantas superiores ao déficit potássico (MENGEL; ARNEKE, 1982; HUBER, 1984; CAKMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994; MARSCHNER; KIRKBY; CAKMAK, 1996; GÉRARDEAUX, 2009). Os estudos disponíveis na literatura indicaram que a redução da área foliar e da assimilação, bem como a mudança na alocação dos fotoassimilados, nas plantas deficientes em K são responsáveis pela redução da biomassa produzida.

#### 2.4.3.1 Relação entre nutrição potássica e área foliar

As plantas bem nutridas em K apresentam maior área foliar. Desta maneira, a diminuição da biomassa, observada em plantações de algodão deficientes em K, foi totalmente explicada pela redução da radiação interceptada, devido à redução da área foliar (GÉRARDEAUX, 2009). A deficiência potássica reduz a expansão foliar em termos de tamanho e de número de folhas (MARSCHNER, 1995; JORDAN-MEILLE; PELLERIN, 2008; GÉRARDEAUX, 2009) e acelera a senescência foliar (HUBER, 1984; ARMENGAUD et al., 2004). A redução da área da folha, observada durante um déficit potássico (ZHAO; OOSTERHUIS; BEDNARZ, 2001), como consequência da redução no número e no tamanho médio das folhas (GÉRARDEAUX, 2009), pode ser associada, diretamente, à redução da expansão celular (MENGEL; ARNEKE, 1982), essencial na expansão foliar (JORDAN-MEILLE; PELLERIN, 2008), ou indiretamente à redução do transporte fonte-dreno dos fotoassimilados (CAKMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994; MARSCHNER; KIRKBY; CAKMAK, 1996; GÉRARDEAUX, 2009) e à alteração nos processos que regulam o desenvolvimento dos novos órgãos, determinantes do potencial de crescimento (GÉRARDEAUX, 2009).

Vários trabalhos mostraram a correlação positiva entre a disponibilidade de K e o aumento na biomassa aérea e na área foliar em plantações florestais (ALMEIDA et al., 2010; LACLAU et al., 2009). O incremento de produtividade, resultante da aplicação de K, foi

estimulado, principalmente, pelo aumento da área foliar, sem variação das eficiências de crescimento (produção de biomassa aérea por unidade de área foliar). Nessa direção, Laclau et al. (2009) mostraram que o efeito da adubação potássica sobre a área foliar, de um povoamento de *E. grandis* em primeira rotação, ocorreu, principalmente, pelo aumento da duração média de vida das folhas.

#### 2.4.3.2 Funções biofísicas do potássio

O potássio está, principalmente, presente no citoplasma das células e nos vacúolos (LEIGH; WYN JOHNS, 1984); neles, o nutriente atua sobre a elasticidade das paredes celulares e como osmorregulador iônico de turgescência, responsável pela expansão celular e pelos movimentos estomáticos (MENGEL; ARNEKE, 1982; FISCHER, 2004). A maior parte do K localiza-se nos vacúolos (aproximadamente 90%), onde ele contribui para manter o potencial osmótico baixo (valores negativos) e, consequentemente, a turgescência e a expansão celulares (MARSCHNER, 1995; WAKEEL et al., 2011). A elongação celular depende da absorção hídrica e da extensão das paredes (LOCKHART, 1965; PANTIN et al., 2011).

A expansão celular é largamente promovida por uma redução do potencial osmótico gerado pela acumulação de íons inorgânicos como K<sup>+</sup> (ASHRAF; OZTURK; AHMAD, 2010) e/ou de açúcares solúveis (MORGAN, 1992). Esse mecanismo permite que a expansão e a divisão celulares continuem, mantendo o turgor acima de um limite, abaixo do qual, a força exercida nas paredes é insuficiente para o incremento irreversível na expansibilidade das paredes (LOCKHART, 1965; TYREE; HAMMEL, 1972).

Os principais efeitos da adubação potássica sobre as relações hídricas nas plantas de *Hordeum vulgare* L. (JENSEN; ANDERSEN; LÖSCH, 1993) foram um aumento no conteúdo hídrico e na relação TW/DW (peso da folha saturada em água / peso seco da folha) e uma redução no potencial osmótico e na elasticidade dos tecidos foliares, indicando um realce da manutenção da turgescência pelos sais de K. O'Toole et al. (1980) e Mengel e Arneke (1982) mostraram que os ápices de *Phaseolus vulgaris* L., deficientes em K apresentaram uma compactação celular, uma perda de integridade das paredes e um potencial hídrico alto, reduzindo-se a elongação e o número das células, bem como o potencial de crescimento dos órgãos.

A manutenção do potencial osmótico nas plantas deficientes em K pode resultar do acúmulo de carboidratos e/ou de outros cátions (MENGEL; ARNEKE, 1982). A menor expansão dos órgãos durante um estresse potássico, associada a uma falha no transporte dos carboidratos, produzidos pela fotossíntese, pode relacionar-se ao aumento no peso específico e na concentração de açúcares nas folhas (TARDIEU; GRANIER; MULLER, 1999; GÉRARDEAUX, 2009). No trabalho de Gérardeaux (2009), a redução do tamanho das folhas das plantas de algodão, deficientes em K, foi mais influenciada pelo tamanho reduzido dos órgãos emergentes, causado pelo bloqueio dos fotoassimilados nas folhas adultas, do que pela menor expansão celular.

A função osmótica do K, em concentração reduzida nas folhas das plantas dele deficientes, pode ser compensada pela presença de cátions, como Ca, Mg, Na, e de açúcares acumulados nas folhas pelo defeito no transporte (HUBER, 1984; GÉRARDEAUX, 2009). Em contraste com as observações de Leigh e Wyn Jones (1984), segundo os quais as plantas deficientes em K apresentaram um conteúdo hídrico foliar inferior ao das plantas com fornecimento adequado de K, Gérardeaux (2009) não observou diferenças significativas entre os tratamentos. Dusserre et al. (2002) demonstraram que a competição por fotoassimilados afetou a velocidade de crescimento, a velocidade de desenvolvimento, o número de órgãos, como também os processos de desenvolvimento que precedem, geralmente, os de expansão. Contudo tais mecanismos podem limitar o crescimento (GÉRARDEAUX, 2009). Em particular, o acúmulo de açúcares solúveis pode afetar a capacidade fotossintética e a duração de vida das folhas (HUBER, 1984).

O potássio constitui um dos principais metabólitos envolvidos no movimento dos estômatos, favorecendo-lhes a abertura e afetando, diretamente, a transpiração, a temperatura da folha e a absorção do CO<sub>2</sub> (MARSCHNER, 1995; SUBBARAO et al., 2003; WAKEEL et al., 2011). Durante estresse potássico severo, Gérardeaux (2009) observou que se reduziu a assimilação de CO<sub>2</sub> devido à redução na condutância estomática e na taxa de carboxilação. Esse nutriente aumenta a sensibilidade dos movimentos estomáticos, tornando-os mais rápidos e completos. A abertura dos estômatos, pelo aumento da concentração de K nas células-guarda, resulta na diminuição do conteúdo hídrico nas células adjacentes (HELLER et al., 1998). O influxo de íons, osmoticamente ativos no vacúolo das células-guarda, causa, por osmose, a entrada de água e, consequentemente, o aumento no turgor da água nessas células; causa também a curvatura da parede interna mais grossa das células-guarda e a abertura dos estômatos (DIETRICH; SANDERS; HEDRICH, 2001). O mecanismo de fechamento dos estômatos pode ser hidropassivo, resultando da evaporação direta nas células-guarda ou

hidroativo, resultando do fenômeno inverso de fluxo de íons, observado durante a abertura dos estômatos.

Contudo, no estudo de Gérardeaux (2009) sobre algodão, a função estomática foi menos considerada (relação <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C estável e aumento do acúmulo dos açúcares nas folhas adultas) do que a falha no transporte dos fotoassimalados no floema, mais significativa. Igualmente, vários estudos mostraram resultados contraditórios: ou a deficiência potássica favoreceu a abertura estomática (BEDNARZ; OOSTERHUIS; EVANS, 1998; BENLLOCH-GONZÁLEZ et al., 2008), ou não teve efeito algum sobre esses movimentos (BASILE et al., 2003). Igualmente, o K é envolvido no transporte de longa distância, no floema e no xilema, como carreador de carga (MARSCHNER, 1995; SUBBARAO et al., 2003).

#### 2.4.3.3 Funções bioquímicas do potássio

O potássio desempenha funções essenciais e específicas no equilíbrio iônico do citoplasma, necessário a processos metabólicos, como a ativação enzimática, a síntese de proteínas e a fotossíntese (LEIGH; WYN JONES, 1984). Assim, o déficit de K acaba por reduzir a assimilação, a fotossíntese, a síntese e o transporte dos carboidratos (MARSCHNER, 1995). A nutrição potássica influencia as limitações difusionais e/ou bioquímicas da fotossíntese, de maneira diferente e complexa (ZHAO; OOSTERHUIS; BEDNARZ, 2001; REDDY; ZHAO, 2005).

As variações de fotossíntese dependem da resistência da camada limite (boundary layer), da condutância dos estômatos ( $g_s$ ) e do mesófilo ( $g_m$ ) do CO<sub>2</sub>, definidas como limitações físicas ou difusionais (FARQUHAR; SHARKEY, 1982). Como a condutância estomática e a condutância do mesófilo do CO<sub>2</sub> são influenciadas pelas características físicas das folhas, como a densidade e o tamanho dos estômatos (FARQUHAR; SHARKEY, 1982), a fotossíntese também depende da capacidade fotossintética da folha, definida por sua habilidade em assimilar o CO<sub>2</sub> nos tecidos foliares. Essa capacidade é limitada por processos bioquímicos (ou não difusionais), como (1) a absorção da luz, o transporte de elétrons e a síntese de ATP e NADPH, associado com a membrana do tilacoíde; (2) a taxa de assimilação do CO<sub>2</sub> pela ribulose bisfosfato carboxilase-oxigenase (Rubisco) ( $V_{cmax}$ ); (3) a taxa de regeneração da ribulose 1.5 bisfosfato (RuBP) ( $J_{sat}$ ) no estroma do cloroplasto; (4) a taxa de

uso dos triose-fosfatos (TPU) e (5) a exportação e o consumo dos fotoassimilados para evitar a inibição da fotossíntese (SHARKEY et al., 2007).

As limitações físicas e bioquímicas de fotossíntese são afetadas pela temperatura da folha, como consequência da condutância estomática (GILBERT; ZWIENIECKI; HOLBROOK, 2011). A redução da taxa fotossintética, em plantas deficientes em K, foi relacionada à maior resistência dos estômatos e do mesófilo (LONGSTRETH; NOBEL, 1980). Vários trabalhos associaram também a deficiência potássica à redução indireta da fotossíntese, pelo acúmulo dos açúcares nos cloroplastos (REDDY; ZHAO, 2005), como também pela diminuição da síntese dos fotoassimilados (AMTMANN et al., 2006), da concentração de clorofila e do transporte dos assimilados pelo floema (CAKMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994; GÉRARDEAUX, 2009). Em condição severa de deficiência potássica, tais fatores podem ser superiores à redução da fotossíntese, observada nos estômatos (BEDNARZ; OOSTERHUIS; EVANS, 1998).

O potássio participa da produção de clorofila e de adenosina trifosfato (ATP), reações bioquímicas importantes para regular adequadamente a fotossíntese (ZHAO; OOSTERHUIS; BEDNARZ, 2001; ONANUGA; JIANG; ADL, 2012). O potássio desempenha uma função específica na manutenção correta da carga elétrica para a ativação enzimática, como a amido sintetase, e para a produção da energia (ZHAO; OOSTERHUIS; BEDNARZ, 2001) utilizada em processos bioquímicos importantes, como o transporte dos fotoassimilados (HUBER, 1984). A deficiência de K pode também limitar a absorção de outros nutrientes essenciais para a assimilação do carbono, como N e P, e afetar a taxa de crescimento dos órgãos fonte e dreno, que regulam o processo fotossintético (CAKMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994). A produção limitada em fotoassimilados, associada ao transporte reduzido pode desfavorecer o crescimento e o desenvolvimento dos órgãos heterótrofos (PETTIGREW, 2008). Em plantas deficientes em K, em vasos, a biomassa radicular foi mais afetada que a biomassa aérea (EGILLA et al., 2001; GÉRARDEAUX, 2009), tendo-se observado o aumento na repartição da biomassa nos órgãos autótrofos, em detrimento dos heterótrofos.

#### 2.5.1 Estado hídrico da planta

A distribuição dos vegetais na superfície terrestre depende mais da disponibilidade de água que de qualquer outro fator ambiental (TURNER, 1981). A água tem um papel crucial tanto na estrutura dos vegetais, com participação de 80 a 90 % em cada célula, quanto no metabolismo deles, porque implica reações de síntese de compostos. O vacúolo é um compartimento da célula muito hidratado, de volume importante, com uma grande quantidade de compostos orgânicos (solutos). O fenômeno de turgescência permite, em parte, à planta, ter um porte ereto. A água é o motor do crescimento: uma célula ganha volume devido a uma forte turgescência, exercida sobre as paredes, que apresentam certa elasticidade. É igualmente o motor da ascensão dos sais minerais: as trocas gasosas entre a planta e o meio ambiente que permitem a ascensão da água e dos nutrientes aos órgãos em formação. Existe, por consequência, uma relação direta entre o conteúdo hídrico e o rendimento.

A água é também o meio onde ocorre a difusão e a translocação de minerais, solutos celulares e gases, tanto na célula quanto entre os órgãos. De fato, a água funciona como importante reagente, ou substrato, em reações celulares importantes, como a fotólise da água, o processo inicial da fotossíntese. Ela constitui também a fonte do oxigênio molecular existente na atmosfera, produzido na fotossíntese, assim como do hidrogênio para reduzir o CO<sub>2</sub> a carboidrato. A água, como meio, atua como um filtro, absorvendo as ondas eletromagnéticas abaixo do ultravioleta, protegendo, assim, a célula contra mutações nocivas. Outros processos, como a hidrólise de macromoléculas, tais como a do amido em açúcares solúveis, são imprescindíveis na germinação de sementes, ou na respiração noturna, quando não há produção de carboidratos pela fotossíntese e se mantêm a respiração de manutenção e, principalmente, a de crescimento (KRAMER; BOYER, 1995).

Duas grandezas ilustram o estado hídrico da planta: o conteúdo hídrico relativo (RWC) e o potencial hídrico ( $\Psi_w$ ) na planta, dependendo, respectivamente, da disponibilidade da água no solo e do seu estado energético (TURNER, 1981). O RWC é o conteúdo de água do órgão captador em pleno turgor. Essas grandezas permitem avaliar os variados graus de déficit hídrico sofridos, bem como indicar o momento em que as plantas começam a

desidratar. A noção de potencial ( $\Psi_w < 0$ , em MPa ou bar com 0,1 Mpa = 1 bar), ou estado energético (ou de ligação), da água é utilizada, pois a água sempre circula dos potenciais mais altos (os menos negativos) aos mais baixos (os mais negativos) (TURNER, 1981).

Durante a noite, os ganhos e as perdas hídricas equilibram-se: a demanda evaporativa baixa e os estômatos fecham-se. Durante o dia, as perdas podem excedem os ganhos, e a planta fica em uma situação de estresse hídrico. Esses constrangimentos fisiológicos acabam por determinar a adaptação das plantas e sua distribuição na natureza (RITCHIE; HINCKLEYT, 1975).

O  $\Psi_w$  das folhas ou dos galhos é medido com uma câmara de pressão, tipo de Scholander (SCHOLANDER et al., 1965). Essa grandeza depende de dois fatores externos as condições climáticas (energia disponível no nível da copa, ou evapotranspiração potencial, ETP) e a disponibilidade de água no solo. Depende também de um fator biológico interno: a resposta da planta, que realiza a junção entre a demanda atmosférica e a disponibilidade do solo. O  $\Psi_w$  varia durante o dia, nas plantas adequadamente hidratadas: ele diminui (aumenta em valor absoluto) desde o nascer do sol, para atingir o potencial mínimo ( $\Psi_{min}$ ) no meio do dia, dependendo da água no solo, do índice de área foliar (LAI), do comportamento fisiológico da planta (isohídrico, com controle estomático, ou anisohídrico, com ajustamento osmótico) e da ETP. Em seguida, o  $\Psi_w$  aumenta (diminui em valor absoluto) até o final da noite, para atingir o potencial de base ( $\Psi_{pdwn}$ ), em equilíbrio com o potencial da água no solo, explorado pelas raízes.

O  $\Psi_w$  depende do potencial osmótico ( $\Psi_{\pi} < 0$ ) e da pressão de turgescência das paredes celulares (P>0); é medido com um osmômetro, ou determinado a partir da curva pressãovolume, construída em laboratório, com base na medida de  $\Psi_w$  e de RWC durante a fase de desidratação de uma planta. O  $\Psi_{\pi}$  depende da concentração de solutos e da temperatura, seguindo a equação de Van't Hoff (JONES, 1992). Uma diminuição prolongada de P, durante a fase de desidratação, pode ter efeitos negativos sobre o crescimento, principalmente sobre a elongação celular (RITCHIE; HINCKLEYT, 1975). A curva de pressão-volume descreve a dependência de  $\Psi_w$  quanto ao conteúdo hídrico da planta e permite avaliar, separadamente,  $\Psi_{\pi}$ , P e o módulo de elasticidade ( $\varepsilon$ , inverso da elasticidade) por extrapolação (TYREE; HAMMEL, 1972; TYREE; RICHTER, 1982; TURNER, 1988).

A eficiência de uso da água (WUE), a relação entre a biomassa produzida e a água utilizada (HUBBARD et al., 2010) constituem relações de caráter integrativo, que permitem considerar a absorção de água, a regulação da transpiração e a tolerância à seca. A WUE pode
ser avaliada no nível da folha, da árvore e do povoamento e usada como variável fisiológica de comparação entre espécies ou genótipos (DIETRICH; SANDERS; HEDRICH, 2001).

A correlação negativa linear entre a discriminação isotópica contra o <sup>13</sup>C, durante a fotossíntese das plantas C3, como o eucalipto, e a WUE (FARQUHAR; O'LEARY; BERRY, 1982) permite uma avaliação rápida e fácil da eficiência no uso da água a partir de análises isotópicas de <sup>13</sup>C ( $\delta^{13}$ C) no floema.

# 2.5.2 Déficit hídrico

O conceito de déficit hídrico é confuso e, portanto, a quantificação desse parâmetro, difícil, por tratar-se de um tipo de estresse multidimensional (BLUM, 1996). O déficit hídrico pode ocorrer devido a muitos fenômenos, tais como choque térmico ou osmótico, seca, excesso de luminosidade, aumento na velocidade do vento, excesso de salinidade, entre outros. A combinação desses fenômenos leva ao déficit hídrico de variadas proporções.

O déficit hídrico, no nível do povoamento ou da planta, poderia ser definido como a condição em que ocorre desequilíbrio entre o suprimento de água (potencial hídrico do solo) e a sua demanda, determinada pelo clima (TARDIEU, 2005). A diversidade de tipos de déficits hídricos leva à existência de numerosos tipos de respostas vegetais e de mecanismos de tolerância.

A resposta da planta poderá variar em função da origem, da duração, da intensidade, da frequência e da periodicidade do déficit hídrico (HOPKINS; HÜNER, 2009). Este afeta diferentes variáveis do funcionamento da planta, como a temperatura foliar (LUQUET et al., 2004), a condutância estomática (PEÑUELAS et al., 1992), a fotossíntese (YUAN et al., 2004) e a área foliar (PEÑUELAS et al., 1992), principais componentes da produção de biomassa.

O déficit hídrico afeta a planta por esgotamento em carbono (de origem estomática ou não estomática), e/ou por falha hidráulica (diminuição da absorção hídrica, aumento da tensão da coluna de seiva e risco de entrada do ar nos tecidos condutores de xilema) e em função da sua intensidade. A curto prazo, as perdas hídricas e o estado hídrico das folhas são controlados pela condutância estomática, enquanto, no médio prazo, ajustamentos osmóticos e/ou elásticos podem manter o gradiente hídrico até as folhas, além da turgescência celular (CARTER; WHITE, 2009). A longo prazo, as plantas modificam a taxa de crescimento,

diminuem a área foliar, aumentam a repartição da biomassa para raízes, ou modificam a estrutura do xilema, para limitar os riscos de perda de condutância por cavitação.

### 2.5.2.1 Efeito do déficit hídrico sobre o crescimento

As mudanças atuais do clima, devido às atividades humanas, são traduzidas, entre outros, por elevação das temperaturas médias e por alteração na frequência e na intensidade das precipitações, que serão mais variáveis nas décadas vindouras (IPCC, 2007). As florestas, nas áreas semiáridas, bem como nas áreas temperadas e tropicais, são diretamente afetadas por essas perturbações climáticas. Sob condições de déficit hídrico, observam-se a diminuição no crescimento e o aumento na mortalidade das árvores (ALLEN et al., 2009). Na floresta da Amazônia, Brando et al. (2008) simularam uma redução de 35-41% das chuvas, durante quatro anos, e verificaram a diminuição de 41%, em relação ao controle, na produção primária líquida aérea, a partir do segundo ano da pesquisa.

Vários estudos foram conduzidos em ambiente controlado para avaliar os efeitos do déficit hídrico sobre o crescimento inicial de diferentes espécies de eucalipto. O déficit hídrico induziu à redução do acúmulo da biomassa e modificações na estrutura das plantas, mas também resultou em adaptações morfológicas e fisiológicas diferentes entre populações ou espécies (NGUGI et al., 2004; MERCHANT et al., 2007; CARTER; WHITE, 2009; CABRAL et al., 2011). A biomassa aérea, a área foliar, a repartição de biomassa nas raízes e nas folhas e a eficiência no uso dos recursos foram também afetadas pelo déficit hídrico, em plantações tropicais de eucalipto, constituindo o principal fator limitante da produção (STAPE; RYAN; BINKLEY, 2004).

Os efeitos de um déficit hídrico severo e prolongado no campo, no crescimento e na fisiologia de um povoamento de eucaliptos, foram pouco estudados. Um experimento de campo sobre a resposta do *E. grandis* ao déficit hídrico do solo foi conduzido com a exclusão artificial de chuva (DYE, 1996). Entretanto, a utilização de materiais vegetais em estado diferente de desenvolvimento (3 e 9 anos), a ausência de trincheiras para impedir o crescimento das raízes laterais nas áreas sem redução de chuva e a presença de raízes profundas não permitiram observar diferenças significativas.

## 2.5.2.2 Efeito do déficit hídrico sobre as características foliares

O déficit hídrico afeta todos os processos da planta: o metabolismo, a organogênese e a morfogênese. Entretanto, a diminuição no conteúdo hídrico da planta traduz-se, rapidamente, por uma redução irreversível do crescimento em dimensão, antes de afetar a atividade fotossintética por unidade de superfície foliar, dois componentes principais da produção final de biomassa (TURNER, 1988). A área foliar depende, diretamente, do número, da morfologia (comprimento, largura, circunferência, espessura), da disposição e do ritmo de senescência

(e por consequência da duração de vida) das folhas, aspectos resultantes dos processos de divisão e expansão celular, de produção e de translocação de fotoassimilados e de outros processos enzimáticos, que podem-se alterar pela falta de água.

A área foliar é o primeiro componente da produção alterado pelo déficit hídrico, devido aos efeitos negativos sobre a atividade celular e, consequentemente, sobre o número, a morfologia e a duração de vida das folhas que determinam o LAI (Leaf Area Index ou Índice de Área Foliar). A biomassa aérea e a área foliar foram significativamente reduzidas (23%) pelo déficit hídrico na Amazônia (METCALFE et al., 2010) e em plantações de eucalipto no campo (STAPE; RYAN; BINKLEY, 2004; CARTER; WHITE, 2009). As espécies de eucalipto implantadas em áreas secas (600 mm ano<sup>-1</sup>) tendem a apresentar folhas menores e mais estreitas que as estabelecidas em áreas mais chuvosas (1200 mm ano<sup>-1</sup>) (WARREN et al., 2006). A expansão foliar reduzida, durante déficit hídrico, determina as dimensões finais das folhas, geralmente com uma relação circunferência/superfície maior. A morfologia mais estreita das folhas submetidas ao estresse hídrico pode ser explicada pelos processos de divisão e de expansão celular mais favorecidos perto na nervura central, fonte de água, em comparação com as células mais longe que não apresentam turgescência ótima.

O crescimento dos órgãos depende do alongamento celular (crescimento em expansão), da divisão celular e da diferenciação celular. O efeito do déficit hídrico sobre a divisão celular é pouco pronunciado, sendo grave quando é muito intenso, pois retarda o processo (HOPKINS; HÜNER, 2009). A expansão celular é o processo mais sensível ao déficit hídrico. O déficit hídrico afeta os dois fatores principais de controle da expansão celular: a extensibilidade da parede celular e a pressão de turgescência, que promovem o crescimento (LOCKHART, 1965). O déficit hídrico moderado determina a redução da cinética de expansão celular, pelo enrijecimento da parede celular sob controle de sinalética

hormonal (ABA) e pela diminuição do conteúdo hídrico da célula e, por consequência, do potencial de turgescência (TARDIEU; GRANIER; MULLER, 1999). A redução na velocidade de expansão celular induz à menor velocidade de divisão celular e de expansão final dos tecidos. Observa-se que, para haver divisão celular, as células precisam atingir certo nível de crescimento em expansão.

A SLA (Specific Leaf Area ou área foliar específica), definida como a área por unidade de massa, tende a diminuir com a falta da água, tornando-se as células menores e mais concentradas em solutos (WHITEHEAD; BEADLE, 2004; NOUVELLON et al., 2010). Em plantações de eucalipto no Congo, a SLA variou em 20% durante o ano, mostrando os menores valores no final da estação seca e os maiores, no final da estação chuvosa (NOUVELLON et al., 2010).

As plantas adaptadas aos ambientes secos geralmente produzem folhas menores, com baixo valor de SLA, como uma resposta adaptativa às altas temperaturas e à baixa disponibilidade de água. Gibson et al. (1991) mostraram que *E. camaldulensis* Dehnh, proveniente de uma aérea semiárida, respondeu, ao déficit hídrico, principalmente com variações morfológicas (redução da SLA). Entretanto o híbrido *E. camaldulensis x E. teriticornis*, submetido ao estresse hídrico em condições controladas de crescimento, apresentou o número de folhas, a densidade e o comprimento estomático e a espessura média foliar menores (mas com a espessura do parênquima paliçádico maior) que os da testemunha (NAUTIYAL et al., 1994).

A duração média de vida das folhas constitui um parâmetro morfológico determinante no equilíbrio entre o fluxo de crescimento e o fluxo de senescência e, consequentemente, no LAI e na produção de biomassa. A duração média de vida das folhas tende a diminuir durante o déficit hídrico, devido ao aumento no acúmulo dos fotoassimilados, na taxa de respiração e de degradação de proteínas e à diminuição da incorporação de ácidos aminos na ribulose bifosfato (RuBP) e do fluxo de nitrato nas folhas responsáveis da atividade da nitrato redutase. A competição interna dos órgãos por água ou fotoassimilados (endocompetição) passa a ser bem mais acirrada, por ocasião de déficit hídrico, pois a água constitui o meio de transporte, por excelência, nessa distribuição. A força de dreno aumenta entre os órgãos. As folhas novas sentem o déficit hídrico mais rapidamente, levando-as à maior demanda, enquanto as folhas mais velhas caem mais velozmente.

Verificou-se, no estudo, uma resistência estomática maior nas espécies com duração de vida foliar maior, para o mesmo nível de disponibilidade de água. Esse maior controle das perdas hídricas por transpiração seria um mecanismo eficiente para reduzir os riscos de dissecação e para evitar gastos elevados de carbono, com a senescência precoce das folhas velhas. O aumento das concentrações foliares de etileno, durante o déficit hídrico, tende também a diminuir a duração de vida das folhas (HOPKINS; HÜNER, 2009).

## 2.5.2.3 Efeito do déficit hídrico sobre a fisiologia das plantas

Uma situação de deficiência afeta, praticamente, todos os processos que se desenrolam no interior da planta. Por ser, o desenvolvimento do déficit hídrico gradual, os processos mais sensíveis, tais como o controle estomático, alteram-se primeiramente. Tais alterações, por sua vez, causam efeitos secundários e terciários, que ocorrem com o agravamento da baixa disponibilidade de água no solo e nos tecidos da planta (HOPKINS; HÜNER, 2009).

Em ambientes com restrição hídrica no solo, ou devido às altas demandas atmosféricas de água, a planta tende a fechar seus estômatos, para que possa ser mantido, acima do valor crítico, o potencial de água da folha. Realizam-se, continuamente, o controle da entrada de  $CO_2$  e o da saída de água, por meio de ajustes na abertura dos estômatos, que dependem de vários fatores externos e internos, como a pressão de turgescência das células estomáticas (COLLATZ et al., 1991), resultante de sinais radiculares (COWAN, 1982), ou como o aumento do VPD (TURNER; SCHULZE; GOLLAN, 1984).

Essa dinâmica é heterogênea e pode ser aumentada em condições de déficit hídrico. Em plantações de eucaliptos, submetidos ao déficit hídrico, esse processo é frequentemente observado, com uma taxa de condutância estomática que tende a zero para potenciais hídricos foliares abaixo de -3,0 MPa (CARTER; WHITE, 2009). Esse declínio da condutância estomática, movido pela diminuição da quantidade de água disponível no solo, também se verificou no trabalho conduzido por Lima et al. (2003) para *Eucalyptus phaeotrica*, e a queda é linear. Procedências de *E. cloeziana* fecharam seus estômatos ao meio-dia, demonstrando sua capacidade em controlar, efetivamente, a perda de água quando a demanda evaporativa é maior (NGUGI et al., 2004). Entretanto, o aumento do VPD nem sempre induz reduções nos valores de condutância estomática: mesmo durante períodos de altos valores de VPD (>3 kPa), *E. argophloia* manteve uma alta condutância estomática, provavelmente relacionada ao sistema radicular e ao acesso à água (NGUGI et al., 2004).

Em resposta ao déficit hídrico do solo e ao VPD, as plantas exercem um controle sobre a transpiração, regulando a abertura estomática que reduz as flutuações do potencial da água nos tecidos e permite manter a integridade do xilema. Com base na capacidade das plantas para manter o potencial hídrico dos tecidos estável, em condições flutuantes do ambiente, as espécies são classificadas como anisohídricas ou como isohídricas. O comportamento isohídrico resulta de uma forte regulação estomática da transpiração, o que produz um potencial hídrico quase constante, tanto em plantas estressadas quanto em plantas regadas (TARDIEU; SIMONNEAU, 1998). No inverso, as plantas anisohídricas apresentam um controle estomático menor, resultando em importantes flutuações do potencial hídrico das folhas, seguindo o estado hídrico do solo e a demanda evaporativa. Tardieu e Simonneau (1998) sugerem que o controle estomático nas plantas isohídricas liga-se às interações entre respostas hidráulicas e sinais hormonais provenientes das raízes, enquanto o fechamento estomático nas plantas anisohídricas, preferentemente aos sinais radiculares.

Igualmente, o déficit hídrico é responsável pela diminuição do  $\Psi_w$  das plantas, com redução do  $\Psi_{\pi}$  nas plantas por ajustamento osmótico ou com aumento da elasticidade das paredes celulares, para manter a turgescência celular (JENSEN; ANDERSEN; LÖSCH, 1993). À medida que o solo seca, o seu potencial mátrico torna-se cada vez mais negativo. As plantas só conseguem absorver água enquanto o seu potencial hídrico for mais negativo que o do solo. O ajustamento osmótico opera-se por meio da acumulação, pelas células, de solutos, como potássio, ácidos orgânicos, açúcares e aminoácidos (TAIZ; ZEIGER, 1998). As folhas capazes de ajustamento osmótico mantêm a turgidez para potenciais hídricos mais baixos, o que lhes permite continuarem a crescer e lhes facilita a manutenção da abertura estomática durante mais tempo.

Em plantações de eucalipto, Carter e White (2009) não observaram variações quanto à perda de turgescência e ao limite de cavitação do xilema, geneticamente definidos, nem evidências do ajustamento osmótico ou elástico das folhas, para *Eucalyptus kochii* ssp. *borealis*, resultado contrário aos observados por White, Turner e Galbraith (2000) e Pita e Pardos (2001), para outras espécies de eucalipto. O módulo de elasticidade ( $\varepsilon_{max} = 6,95$  MPa) aumentou com o ajustamento osmótico (AO<sub>max</sub> = 0,41 MPa), em vários clones de *Eucalyptus globulus* submetidos ao déficit hídrico, percebendo-se importantes diferenças entre os clones (PITA; PARDOS, 2001). O aumento do módulo de elasticidade (ou redução da elasticidade das paredes), com o ajustamento osmótico, permite uma resposta adaptativa importante para manter o volume celular, a turgescência e a absorção de água durante o déficit hídrico (TYREE; HAMMEL, 1972). A variação do potencial hídrico foliar conforme a variação do

conteúdo hídrico do solo é maior para plantas com elevado valor de  $\varepsilon_{max}$  do que para as com baixo valor (PITA; PARDOS, 2001).

A transpiração é afetada pelo déficit hídrico, pois este aumenta a resistência do fluxo de água dentro da planta, exigindo um maior gradiente de potencial da água para a manutenção do fluxo (HOPKINS; HÜNER, 2009). A taxa de transpiração depende do suprimento de água na superfície de evaporação, do suprimento de energia para vaporizar a água, do gradiente de  $\Psi$  entre a planta e a atmosfera, assim como da anatomia da folha, principalmente a da área foliar (KRAMER; BOYER, 1995). Essa taxa depende também das condutâncias radicular, xilemática, estomática e cuticular, que podem variar em função do grau e do tipo de adaptação ou de aclimação da planta (CARTER; WHITE, 2009). As diferentes respostas morfológicas e fisiológicas serão discutidas mais à frente nesta dissertação.

A variação do conteúdo de água do solo também causa mudanças na condutividade hidráulica da raiz e, consequentemente, no gradiente longitudinal de pressão hidráulica entre a raiz e a parte aérea, o qual também interfere no potencial hídrico do floema e na atividade fisiológica da parte aérea (TYREE; RICHTER, 1982). Esses componentes hidráulicos também são considerados como sinais entre a raiz e a parte aérea. De fato, esses sinais, químicos e físicos (fitormônios, compostos orgânicos e alterações do gradiente de potencial hídrico), funcionam como mensageiros primários entre a raiz e a parte aérea, para induzir mudanças fisiológicas, complexas e interativas, dessa parte, tais como a redução do crescimento, o fechamento estomático para reduzir a transpiração e o aumento ou a redução da atividade fotossintética.

Além de aumentar a limitação difusional da fotossíntese (redução da condutância estomática e do mesófilo), o déficit hídrico afeta também a capacidade fotossintética, já que se observa a inibição do metabolismo do carbono (TEZARA et al., 1999). Limitações metabólicas da fotossíntese podem ocorrer por reduções na regeneração da RuBP, na síntese de ATP, na fotoquímica foliar, na atividade da Rubisco e na eficiência quântica do fotossistema II.

# 2.5.2.4 Efeito do déficit hídrico sobre a repartição de biomassa

O déficit hídrico modifica as relações fonte/dreno e, por consequência, a repartição de biomassa. A relação raiz/parte aérea tende a aumentar com o déficit hídrico, implicando que o mesmo afeta menos o crescimento das raízes, maior devido à busca de água, do que a parte aérea, causando a diminuição da superfície foliar. Para plântulas de *Eucalyptus microtheca* F. Muell., submetidas ao déficit hídrico em vaso, a relação raiz/ parte aérea aumentou com a diminuição da biomassa total (LI; WANG, 2003). A repartição de biomassa nas raízes e nas folhas e a eficiência no uso dos recursos foram também modificadas pelo déficit hídrico em plantações tropicais de eucalipto,constituindo o principal fator limitante da produção (STAPE; RYAN; BINKLEY, 2004). Em regiões secas ou durante períodos com déficit hídrico, a concentração global de açúcares solúveis (sacarose) aumenta no floema do *E. globulus*, para favorecer a alocação de carbono nas raízes e para manter o potencial hídrico do floema, fortemente ligado ao potencial hídrico mínimo do xilema, que pode atingir -2,5 MPa ao meio dia (CERNUSAK et al., 2003).

O déficit hídrico reduz a taxa de assimilação, mas igualmente as quantidades e a velocidade do carbono transferido das plantas para o solo e, por consequência, a acoplagem entre a fotossíntese e os processos subterrâneos, o que modifica os ciclos biogeoquímicos do solo. A dificuldade de translocação dos materiais produzidos pela fotossíntese, ou daqueles armazenados anteriormente em várias partes da planta por falta de água, modifica as relações fonte/dreno. Quick et al. (1992) observaram que as folhas de Lupinus albus L., Helianthus annuus L. e E. globulus Labill, submetidas ao déficit hídrico, mantiveram concentrações elevadas de acúcares solúveis, apesar da diminuição das concentrações de amido e das baixas taxas de assimilação de CO2. O déficit hídrico reduziu a assimilação fotossintética, dobrou o tempo de residência do carbono, recentemente assimilado, nas folhas de Fagus sylvatica L., marcadas com o isótopo <sup>13</sup>C; aumentou, significativamente, o prazo de transporte no floema, com uma velocidade de 0,01 m h<sup>-1</sup> e reduziu, em 33%, a contribuição do carbono, recentemente assimilado, no efluxo de CO<sub>2</sub> do solo (RUEHR et al., 2009). Geralmente, a velocidade de transporte do floema varia entre 0,5 e 1 m h<sup>-1</sup>. Segundo o modelo do fluxo de pressão de Münch (1930), os açúcares movimentam-se no floema seguindo o gradiente de concentração entre as células deste, perto das células-fonte, e aquelas perto das células-dreno.

No nível dos órgãos-fonte, a redução do potencial hídrico  $\Psi_w$  das células do floema, devido ao acúmulo de açúcares nos tubos crivados, induz à entrada passiva de água e, por

consequência, o aumento da pressão hídrica *P* na região. Esse aumento, por sua vez, força o movimento da solução de açúcares, "comprimida" nas regiões próximas aos órgãos-dreno, onde o processo inverso é observado. Já no nível dos órgãos-dreno, ocorre o descarregamento do carbono assimilado, provavelmente de modo similar ao do carregamento, através das vias simplasto e apoplasto. Esse processo de carregamento/ descarregamento contínuo de açúcares induz a passagem de água do floema para o xilema, no nível dos drenos, e do xilema para o floema, no das fontes, a origem do fluxo do xilema durante a noite. Esse fluxo é igual ao do floema e pode representar 5% do máximo de transpiração (HÖLTTÄ et al., 2006). Assim, durante o déficit hídrico, o defeito de carregamento dos açúcares no floema e o aumento do potencial hídrico diminuem o fluxo do floema (RUEHR et al., 2009). A translocação contínua do carbono constitui um fator-chave em quase todos os aspectos da resistência à seca (TAIZ; ZEIGER, 1998).

## 2.5.2.5 Estratégias desenvolvidas pelas plantas durante o déficit hídrico

Como a célula vegetal é a unidade central que controla as respostas da planta à disponibilidade de água no solo e na atmosfera, a variação das suas características físicoquímicas ocorre para aclimar o vegetal ao meio ambiente. Esse controle das características físicoquímicas da célula e do vegetal e sua consequente aclimatação (fenotípica) ou adaptação (genotípica) variam entre espécies e genótipos de uma mesma espécie (KRAMER; BOYER, 1995). Em função da frequência, da periodicidade, da intensidade e da duração do déficit hídrico, as plantas desenvolveram várias estratégias para sobreviver. Podemos dividilas em dois grupos, embora existam várias combinações de tais estratégias: (1) fugir para não se exporem ao déficit (*drought escapers*), ou (2) suportar a exposição ao déficit, por meio dos mecanismos de evitação, de tolerância ou de resistência (*drought avoiders, drought tolerants* e *drought resistants*) (JONES, 1992; TARDIEU, 2005).

As plantas que fogem dos períodos de seca são aquelas que ajustam a fenologia foliar (ciclo curto, dormência) para minimizar a coincidência entre os estágios sensíveis de crescimento e os períodos de déficit hídrico.

As estratégias para evitar a falha hidráulica e o esgotamento em carbono são de dois tipos: evitar ou tolerar o déficit hídrico. As plantas que evitam os períodos de seca (*drought avoiders*) são capazes de suportar a falta de água, mantendo um nível elevado do potencial de

hidratação dos tecidos, para diminuir os riscos de falha hidráulica, aumentando a absorção (aumentando a exploração radicular, melhorando a condutividade hidráulica na planta, diminuindo a relação órgãos aéreos / órgãos subterrâneos), ou diminuindo as perdas de água (diminuição da área foliar, senescência precoce, cutícula reforçada, fechamento estomático característico do comportamento isohídrico, aumento da resistência à entrada de ar nos tecidos de transporte da seiva) (SPERRY et al., 2002). Entretanto, essas estratégias permitem aguentar períodos curtos de seca, já que o fechamento dos estômatos limita a fotossíntese e a transpiração e aumenta a temperatura das folhas e, por consequência, as lesões foliares.

As plantas tolerantes (*drought tolerants*), ao contrário, suportam os períodos de seca, com um nível baixo de hidratação dos tecidos, mantendo a turgescência celular e/ou aumentando a tolerância à desidratação. Também são capazes de manter o funcionamento metabólico, os estômatos abertos (comportamento anisohídrico), com melhor eficiência no uso da água e um efeito positivo sobre o balanço de carbono, diminuindo desta maneira os riscos de esgotamento em fotoassimilados. O mantimento da turgescência opera-se por acumulação de solutos (ajustamento osmótico), ou por redução do tamanho celular (ajustamento elástico). A tolerância à desidratação é traduzida por melhor resistência física e bioquímica das membranas e das proteínas à degradação e à desnaturação e do xilema à cavitação (entrada de bolhinhas de ar no sistema condutor e rompimento da coluna de água nas árvores). Esse tipo de tolerância permite suportar períodos longos de déficit hídrico, preservando-se a integridade estrutural e funcional dos tecidos para potenciais hídricos baixos.

A resistência à seca (*drought resistants*) permite, às plantas, sobreviverem sob condições extremas (desertos), agronomicamente inviáveis.

Dependo da espécie, o eucalipto pode apresentar mecanismos de resistência ou/e de tolerância à seca (PITA; PARDOS, 2001; COSTA E SILVA et al., 2004; WHITE; TURNER; WHITEHEAD; BEADLE, 2004; WARREN; BLEBY; ADAMS, 2007; CALLISTER et al., 2008; BLEBY et al., 2012).

# 2.6 Interações entre a disponibilidade de potássio e a de água

As respostas das plantas aos estresses interativos são complexas e difíceis de interpretar. As funções do K, diretamente relacionadas ao balanço hídrico nas árvores, podem

aumentar a eficiência no uso da água sob déficit hídrico (GONÇALVES; BENEDETTI, 2005; ALMEIDA et al., 2010), e permitem-nos avançar na hipótese de que K possa aumentar a resistência das árvores à seca. No Brasil, foram observadas respostas significativas à adubação potássica de várias rotações de eucalipto, estabelecidas em solo pobre em K, onde os períodos de seca são frequentes (GAVA et al., 1997). Vários estudos mostraram, para outras plantas, a função do K na resistência à seca pela ação: 1) de abertura estomática (DIETRICH; SANDERS; HEDRICH, 2001); 2) de conservação do potencial osmótico das raízes (GULICK; CASSMAN, 1989); 3) de estimulação dos mecanismos de transporte (COKER; OOSTERHUIS, 2000) e 4) de detoxificação dos radicais oxidantes, resultantes da fotossíntese nas plantas deficientes em água (CAKMAK, 2005).

As interações entre os efeitos do K e do déficit hídrico sobre as funções fisiológicas, no nível do povoamento, da planta e do órgão de eucalipto, não foram estudadas. Vários estudos mostraram o efeito do déficit hídrico, ou do déficit potássico, sobre diferentes estádios de desenvolvimento do eucalipto, sobre a produção ou sobre as funções fisiológicas específicas, sem poderem estabelecer um esquema global das interações existentes entre esses déficits. A tolerância do eucalipto à seca foi associada à elasticidade dos tecidos e/ou ao potencial osmótico baixo das folhas (WHITEHEAD; BEADLE, 2004). White, Turner e Galbraith (2000) identificaram respostas contrastantes ao estresse hídrico em plantações de eucalipto: aumento da profundidade radicular para E. camaldulensis e E. saligna; baixo potencial osmótico e ajustamento máximo da elasticidade para E. leucoxylon e E. platypus. O potássio, como componente osmótico importante, permite manter o estado hídrico das plantas, pela redução do potencial osmótico das folhas e pelo aumento do seu potencial hídrico, da turgescência e do conteúdo hídrico das folhas, no movimento inverso ao do déficit hídrico. O funcionamento estomático, controlado por K, permite também aumentar a eficiência no uso da água, pela abertura ou pelo fechamento estomático rápido e completo. O estresse hídrico é responsável pelo fechamento e pela redução da condutância dos estômatos, e, por consequência, pela redução da fixação fotossintética do CO<sub>2</sub> (ISLAM, 1992), e pelo aumento de radicais oxidativos, alterando a estrutura das células e dos cloroplastos (CAKMAK, 2005). O potássio permite manter a fotossíntese (CAKMAK, 2005), a espessura das paredes celulares e dos vasos condutores, e proteger a estrutura dos cloroplastos contra os processos oxidativos (SEN GUPTA; BERKOWITZ, 1987).

Durante o déficit hídrico, os fotoassimilados são preferencialmente dirigidos às raízes, para favorecer o crescimento radicular e, por consequência, aumentar a absorção hídrica e mineral (ISLAM, 1992). A função importante do K, no transporte dos fotoassimilados e dos carboidratos, é melhorar as relações fonte-dreno nas plantas submetidas ao déficit hídrico. Coker, Oosterhuis e Brown (2002) mostraram que a aplicação de K nas folhas estimulou a exportação dos açúcares das folhas e melhorou os rendimentos de plantas de algodão submetidas ao déficit hídrico. Igualmente, K permitiu o aumento na produção da biomassa aérea, de folhas, de ramos e de raízes, em plantas de *Hibiscus rosa sinensis* (EGILLA et al., 2001) e de girassol (LINDHAUER, 1985), submetidas ao déficit hídrico.

Contudo, a influência do conteúdo hídrico do solo sobre a utilização do K e sobre o efeito da adubação afetou a disponibilidade de K no solo e a superfície das raízes, a difusão e a transformação do K durante o déficit hídrico (KUCHENBUCH et al., 1986). Este reduziu, em 20%, o K solúvel no solo, em plantações de *Quercus ilex*, e pode ter causado efeitos negativos adicionais sobre as plantas (SARDANS; PEÑUELAS, 2007). Islam (1992) observou a maior redução da condutância estomática e da transpiração nos tratamentos com alto teor de K, nas plantas de arroz, milho e algodão deficientes em água. O potássio poderia participar no equilíbrio entre as estratégias desenvolvidas pelas plantas no controle do déficit hídrico, descritas por Tardieu (2005): (1) diminuir as perdas em água por transpiração, para manter o estado hídrico das células durante períodos longos de déficit hídrico ou/e (2) manter a área foliar, para maximizar a intercepção da luz e, assim, manter o crescimento e a fotossíntese para concluir o ciclo da planta, mais adaptado a períodos curtos de déficit hídrico.

# **3 OBJETIVOS E HIPÓTESES**

Considerando que, nas próximas décadas, a deficiência hídrica será mais intensa em muitas áreas de produção, é importante se conhecer os mecanismos envolvidos na absorção e na perda de água pela planta, para que se possa propor estratégias econômica e ambientalmente sustentáveis.

Este trabalho tem, como objetivo principal, a avaliação da influência da adubação potássica sobre os mecanismos de adaptação à seca em plantações de eucalipto. As modificações morfológicas e fisiológicas em povoamento de *E. grandis* de primeira rotação, submetidos a disponibilidades de K e de água contrastantes, serão avaliadas, medindo-se as taxas fotossintéticas, as relações hídricas, os teores de açúcares e a transpiração, durante os trinta primeiros meses após plantio. Os objetivos mais específicos são:

- Estudar o efeito da disponibilidade de K sobre as características morfológicas e fisiológicas foliares, em condição não limitante de água, das quais depende o uso da água do *E. grandis*;
- Identificar os mecanismos de adaptação à seca do *E. grandis* submetido a dois níveis contrastantes de disponibilidade de água;
- Avaliar a influência da disponibilidade de K sobre os mecanismos de adaptação à seca do *E. grandis*.

A hipótese geral é que a adubação potássica melhora a adaptação à seca das plantações de *Eucalyptus grandis* durante os três primeiros anos da rotação. Assim, são testadas as seguintes hipóteses:

- A área foliar total aumenta com a disponibilidade de K por aumento do número e do tamanho das folhas. A função do K como osmoregulador participa na expansão foliar;
- A atividade fotossintética das folhas aumenta com a disponibilidade de K por aumento da condutância dos estômatos e do mesófilo foliar e da capacidade fotossintética;
- Em resposta ao déficit hídrico, o *E. grandis* aumenta a absorção hídrica nas camadas profundas do solo, reduz a área foliar, apresenta um ajustamento osmótico e um comportamento isohidrodinâmico (intermediário entre isohídrico e anisohídrico) previamente observados em outras espécies de eucalipto. A adubação potássica aumenta a adaptação à seca do *E. grandis*.

# **4 MATERIAL E MÉTODOS**

## 4.1 Caracterização da área experimental

O experimento foi instalado na Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga (SP), em junho de 2010. Essa Estação Experimental (23° 02' S e a 48° 38'O) vinculase ao Departamento de Ciências Florestais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" (ESALQ/USP), ficando a 857 m de altitude. Na área de estudo, foi plantado *Eucalyptus saligna*, de 1945 a 1998, e *E. grandis*, de 1998 até a presente data.

O clima da região é mesotérmico úmido (Cwa), segundo a classificação de Köppen, com precipitação média anual de 1360 mm durante os últimos 15 anos e temperatura média anual de 19°C (temperatura média mensal de 15°C, entre junho e setembro, e de 25°C, entre outubro e março). A área experimental possui um relevo suavemente ondulado. O solo é do tipo Latossolo Vermelho Amarelo distrófico, de textura média (200 g kg<sup>-1</sup> de argila), cuja litologia é composta por arenito, formação Marília, pertencendo ao Grupo Bauru. Previamente à instalação do experimento anterior, Maquère (2008) caracterizou, detalhadamente, os atributos químicos do solo até seis metros de profundidade (Tabela 1). Os resultados evidenciaram a deficiência severa de K em todo o perfil do solo. O teor médio do K trocável no solo é de 0,02 cmol<sub>c</sub> kg<sup>-1</sup>, até cinco centímetros de profundidade, e inferior a 0,01 cmol<sub>c</sub> kg<sup>-1</sup> entre cinco e seiscentos centímetros de profundidade.

Tabela 1 - Atributos químicos do solo da área experimental até 6 metros de profundidade, determinados antes da implantação do experimento (valor médio de nove trincheiras) (MAQUÈRE, 2008)

Profundidade	pł	ł	K	Ca	Mg	Na	H+Al	SB	CTC efetiva	V
m	água	KCl		mmol <sub>c</sub> kg <sup>-1</sup>						%
0 - 0,05	4,6	4,0	0,1246	0,2180	0,3115	0,0000	23,54	1,40	24,94	5
0,05 - 0,15	5,3	4,4	0,0467	0,0081	0,1003	0,0000	11,66	0,30	11,95	2
0,15 - 0,50	5,5	4,7	0,0286	0,0052	0,0316	0,0000	8,80	0,09	8,89	1
0,50 - 1,0	5,5	4,6	0,0161	0,0000	0,0124	0,0000	6,49	0,04	6,53	1
1,0 - 2,0	5,7	5,2	0,0305	0,0153	0,0153	0,0034	3,94	0,12	4,06	3
2,0 - 3,0	6,0	5,3	0,0133	0,0007	0,0103	0,0159	0,80	0,08	0,87	18
3,0 - 4,0	5,7	5,3	0,0393	0,0363	0,0375	0,0042	0,28	0,16	0,44	36
4,0 - 5,0	5,9	5,5	0,0298	0,0261	0,0539	0,0000	0,04	0,16	0,20	79
5,0 - 6,0	5,8	5,6	0,0287	0,0095	0,0164	0,0072	0,13	0,11	0,24	56

## 4.2 Condições de clima e de solo

Os dados climáticos foram medidos diariamente, a cada meia hora. A temperatura (média, máxima e mínima em °C), a radiação global (MJ m<sup>-2</sup>), a precipitação pluviométrica (mm), a umidade relativa (%) e a velocidade e o sentido do vento foram obtidos na Estação Meteorológica da Estação Experimental de Itatinga/ SP.

A umidade do solo foi medida, automaticamente no bloco 1, com três repetições de sensores de umidade do solo (TDR Mintrase, Soil moisture USA), instalados nas profundidades de 15, 50, 100, 150, 300, 450 e 600 cm no perfil do solo, um mês antes do corte do povoamento anterior.

## 4.3 Plantio e tratos culturais

O corte do último povoamento de *E. grandis* e o plantio do experimento ocorrerem três meses antes da implantação do dispositivo para a redução de chuva, no dia 20 de junho de 2010. Aproximadamente 50% dos resíduos que podiam conter quantidades significativas de K foram retirados da área para induzir uma deficiência severa em K. O plantio das mudas de *E. grandis*, provenientes de um clone da empresa Suzano Bahia Sul, foi realizado no espaçamento de 3 x 2 m, em covas abertas no meio do espaço entre os tocos, na linha do cultivo anterior. As parcelas foram compostas por 144 plantas (12 linhas com 12 plantas por linha). No mínimo, duas linhas externas serviram de bordadura, de modo que cada unidade experimental foi constituída pelas 36 plantas centrais e que coletas destrutivas das árvores foram realizadas em cada tratamento sem influenciar o crescimento das árvores centrais.

A fertilização básica (não limitante para o crescimento das árvores) realizada no plantio foi constituída por 75 kg ha<sup>-1</sup> de P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> (Super Fosfato Simples), 80 kg ha<sup>-1</sup> de N  $(NH_4(SO_4)_2)$  e 20 kg ha<sup>-1</sup> de FTE BR-12 (12 micronutrientes), dispostos em covetas ao lado das mudas, e 2000 kg ha<sup>-1</sup> de calcário dolomítico, distribuídos a lanço sem incorporação. A calagem e a aplicação de P e micronutrientes foram realizadas durante o plantio. A fertilização nitrogenada e potássica (4,5 kmol ha<sup>-1</sup> de K ou 335 kg/ha de KCl a lanço) e a instalação das calhas para excluir a chuva foram realizadas no dia 1º de outubro de 2010, três

meses após o plantio, quando as mudas cresceram acima das calhas, para não afetar o crescimento dos galhos laterais.

# 4.4 Delineamento experimental

O experimento contendo quatro tratamentos foi instalado, em split-plot, com três blocos completos, totalizando 12 parcelas (Figuras 1 e 2). Os tratamentos estudados foram:

- dois regimes hídricos: 100% das chuvas (+C) e 63% das chuvas sob dossel (-C), com exclusão parcial e artificial por 1700  $m^2$  de lonas em polietileno;

- duas doses de K: 0 kmol ha<sup>-1</sup> de K (-K) e 4,5 kmol ha<sup>-1</sup> de K (+K), não limitante para o crescimento do eucalipto nessa área, conforme Almeida et al. (2009).

Realizou-se a exclusão parcial de chuva por cobertura de polietileno transparente formando calhas de 37 cm de largura e cobrindo 37% da superfície de solo. De modo a garantir um declive suficiente para excluir as águas de chuva e para reduzir o efeito das calhas sobre a superfície do solo, instalaram-se as faixas sobre estacas de 1,5 m a 0,30 m de altura. Analisou-se a água captada, visando a calcular e a repor, anualmente, em cada parcela, as quantidades de nutrientes excluídos por lixiviação foliar e pela exclusão parcial de chuva. As folhas senescentes, caídas nas calhas, foram reposicionadas, frequentemente, nas respectivas parcelas. As trincheiras de 50 cm de profundidade foram cavadas em torno das parcelas com exclusão parcial de chuva, para impedir o crescimento radicular lateral.

Nove meses após o plantio, instalaram-se andaimes na parte central de cada parcela, visando atingir o terço superior de quatro árvores centrais para realização das coletas de folhas necessárias para determinar as concentrações de nutrientes, de amido, de açúcares solúveis, de polióis, e para avaliar o potencial hídrico, a condutância estomática, a fotossíntese, a SLA e as relações hídricas.



Figura 1 - Dispositivo experimental de exclusão parcial de chuva na Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga (SP) em 21/10/2010 na foto (a) (123 dias após o plantio) e em 28/01/2011 na foto (b) (222 dias após o plantio)



Figura 2 - Esquema experimental com quatro tratamentos instalados em blocos ao acaso com três repetições (bloco1-B1, bloco2-B2, bloco3-B3): dois regimes hídricos (100% das chuvas (+C) e 63% das chuvas (-C), com exclusão parcial e artificial das chuvas por faixas de polietileno) e duas doses de K (0 (-K) e 4,5 kmol ha<sup>-1</sup> de K (+K))

# 4.5 Medida da altura, circunferência, área foliar total e número total de folhas

Com a finalidade de avaliar o crescimento das árvores, confeccionou-se um inventário a cada seis meses: todas as plantas das unidades amostrais (área útil das parcelas, sem as linhas de bordadura) foram avaliadas quanto à altura total (H) e à circunferência à altura do peito (CAP), a 1,3 m em relação ao solo. Para o estudo específico dos efeitos do K sobre os componentes da área foliar (número de folhas, expansão foliar, duração de vida foliar), em condição não limitante de água, a altura total das unidades amostrais, nos tratamentos sem redução de chuva (+K+C e –K+C), foi medida mensalmente, durante o ano de 2011.

O LAI foi determinado, durante os inventários semestrais, a partir de seis árvores (oito meses após o plantio) ou oito árvores (11, 16, 23 e 27 meses após o plantio) para limitar o número de coletas destrutivas. Os indivíduos foram selecionados com base no diâmetro do caule à altura do peito, representativo da população, conforme a distribuição normal de cada

tratamento. Determinou-se a massa foliar total a partir do peso de todas as folhas removidas de cada árvore. Amostras de 30 folhas (oito meses após o plantio) e de 90 folhas (30 folhas em cada terço da copa 11, 16, 23 e 27 meses após o plantio) foram escaneadas, pesadas após secagem em estufa (48h a 65°C) e a SLA, determinada pela divisão da área foliar pela massa seca das amostras, foi usada para avaliar o LAI (NOUVELLON et al., 2010).

Com o objetivo de avaliar o efeito do K sobre as características foliares em condição não limitante em água que podem variar durante o déficit hídrico, calculou-se o número total de folhas aos 8 e aos 11 meses após o plantio, durante a estação chuvosa de 2011, dividindo-se a massa foliar total pelo valor médio da massa das folhas amostradas.

## 4.6 Características foliares

# 4.6.1 Marcação das folhas, dinâmica de crescimento, espessura e conteúdo relativo de clorofila

O estudo do efeito do K sobre as características foliares no espaço (morfologia e anatomia) e no tempo (ontogenia) começaram no dia 05/01/2011 apenas nas parcelas sem redução de chuva (+K+C e -K+C), durante a estação chuvosa de 2011. A dinâmica do crescimento foliar foi avaliada em quatro árvores centrais das parcelas em todos os blocos. Em cada parcela, dois galhos foram escolhidos, em cada uma das quatro árvores selecionadas, no terço superior da copa, nas direções norte e sul, para observar-se a dinâmica do crescimento foliar. O primórdio foliar da extremidade de cada galho foi marcado com uma etiqueta ajustável, resistente à chuva e ao vento, sem alterar o crescimento das folhas e dos galhos. Para o E. grandis, cada primórdio emite duas folhas: uma sem primórdio e outra, geralmente menor, com um novo primórdio foliar em sua base. No total, foram observadas 16 folhas marcadas (oriundas de oito primórdios) em cada parcela, ou seja, 48 folhas marcadas por tratamento. A largura, o comprimento da nervura central, a espessura e a concentração relativa de clorofila das folhas marcadas foram medidos a cada três dias, até atingirem o tamanho final, e a cada 7 ou 14 dias, até iniciarem o processo de ramificação dos galhos. A largura e o comprimento foliares máximos foram medidos (ENGLAND; ATTIWILL, 2008) e a espessura média de cada folha marcada foi determinada a partir de duas medições de espessura do mesófilo, realizadas com um micrômetro (modelo Mitutoyo MIT-293240 - Japão, digital 0-25mm, precisão 0.01mm) (WARREN et al., 2006), na parte central verde da lâmina, de cada lado da nervura central (uma medição de cada lado), no ponto central da lâmina, entre a nervura central e a bordadura da folha (SEFTON, 2002). Registrou-se o conteúdo relativo de clorofila por meio de um medidor portátil de clorofila SPAD-502. Verificou-se uma boa relação ( $R^2 > 0.88$ ) entre os valores SPAD e a concentração de clorofila para folhas de eucalipto (PINKARD; PATEL; MOHAMMED, 2006).

Uma relação do tipo  $Y = a X^{b}$  entre comprimento X e superfície foliar Y foi calculada ( $R^{2} > 0,99$ ), a partir das medições de comprimento de 210 folhas de tamanho diferente por tratamento. Já a área foliar foi mensurada a partir da digitalização das folhas medidas (Scanjet 3400C / Hewlett Packard) e do processamento das imagens pelo software IMAGEJ.

# 4.6.2 Concentração foliar de nutrientes, amido, polióis e açúcares solúveis

No dia 05/01/2011, marcaram-se oito folhas (quatro primórdios), em 27 árvores centrais em cada parcela, nas direções norte, sul, oeste e leste, para amostragem mensal e análise de açúcares solúveis, de amido, de polióis, de nutrientes; para a determinação da SLA, das relações hídricas e da atividade fotossintética, além das observações anatômicas.

Em cada tratamento, 36 folhas marcadas (12 folhas por parcela) foram coletadas entre 16h e 17h, para a análise das concentrações de N, P, K, Ca e Mg e a determinação da SLA. As amostragens foram realizadas 34, 65, 103 e 136 dias após emergência das folhas marcadas (DAE) no -K+C e 34, 65, 103, 136, 170, 210, 243 e 370 DAE no +K+C. Colocaram-se as folhas num papel umedecido no gelo para evitar o processo de respiração, que foram rapidamente pesadas, para determinar-se o peso fresco (FW) (± 0,0001 g), e digitalizadas (Scanjet 3400C / Hewlett Packard). Posteriormente, as imagens foram processadas pelo software IMAGEJ, quantificando-se a área foliar de cada amostra. A massa seca de cada amostra (DW) foi determinada após secagem durante 48 horas a 65° em estufa, até a massa constante. A SLA (em m<sup>2</sup> kg<sup>-1</sup>) foi determinada para cada folha a partir da área foliar e do peso seco. As amostras secas das folhas, para a análise de concentração de nutrientes, foram processadas em moinho tipo Willey (modelo MA680/1) e analisadas no Laboratório de Ecologia Aplicada (LEA - LCF/ESALQ). Determinou-se o teor de N por destilação (semimicro-Kjedhal), após a digestão sulfúrica. Os teores de Ca e Mg foram determinados por espectrofotometria de absorção atômica, enquanto os de K e Na, por espectrofotometria de chama e os de P, por espectrofotometria em extrato nítrico-perclórico, conforme estabelecido por Malavolta, Vitti e Oliveira (1997).

Em cada tratamento, 12 folhas marcadas (quatro folhas por parcela) foram coletadas para a análise de açúcares solúveis, de polióis e de amido. Realizaram-se as amostragens 34, 65, 103 DAE no -K+C e 34, 65, 103, 170 e 243 DAE no +K+C. As folhas, depois de envolvidas em papel alumínio, foram imediatamente congeladas no nitrogênio líquido e, posteriormente, armazenadas a -80°C até o momento da extração, efetuada no laboratório de Fisiologia Vegetal da USP-SP.

A concentração de açúcares solúveis e de polióis foi baseada no conteúdo hídrico das folhas, para facilitar a interpretação no contexto de substâncias que podem atuar no potencial osmótico, utilizando a equação (BARRS; WEATHERLEY, 1962):

$$WC = (FW-DW)/FW$$
(7)

em que WC é o conteúdo de água da folha, FW, o peso fresco da folha e DW, o peso seco da folha. A concentração dos principais cátions não orgânicos (K e Mg) foi expressa por unidade de água na folha, para poder-se compará-la, qualitativamente, à concentração de açúcares solúveis (GÉRARDEAUX, 2009).

Para avaliar o efeito do K e do déficit hídrico sobre a concentração foliar de nutrientes, folhas completamente expandidas, de aproximadamente dois meses de idade (não marcadas), foram coletadas semestralmente, no terço superior da copa, na direção norte, em todas as parcelas, e processadas como descrito previamente. Amostraram-se, em cada parcela, 12 folhas em árvores diferentes (36 folhas por tratamento), para determinar-se a concentração de nutrientes e da SLA.

## 4.6.3 Duração da vida foliar

Dezesseis folhas marcadas em cada parcela (48 folhas marcadas por tratamento) foram reservadas para observar-se o ritmo de aparição de novas folhas e de abscisão foliar (queda da folha). Contaram-se as folhas até a abscisão e determinou-se a porcentagem de folhas caídas semanalmente. A duração média de vida foliar foi estimada a partir do número de dias entre a marcação das folhas e a abscisão foliar, menos a metade do período entre a última observação e a queda da folha. O comprimento de todas as folhas produzidas, a partir de cada primórdio marcado, foi medido mensalmente, durante três meses, antes do início da ramificação dos galhos. A área foliar produzida foi estimada mensalmente, para cada galho, aplicando-se as relações específicas, estabelecidas para cada tratamento, entre o comprimento e a área das folhas.

# 4.6.4 Área foliar com pigmentação roxa característica da deficiência foliar de K

Análises HPLC (cromatografia líquida de alta resolução), realizadas no –K+C, sobre folhas com sintomas de deficiência potássica (folhas verdes apresentando a bordadura com pigmentação roxa) e sobre folhas isentas desses sintomas, mostraram que o pigmento responsável pela pigmentação roxa dos limbos foliares (Figura 3) é a cianidina-3-O-glucosídeo, do grupo das antocianinas.

A área foliar com pigmentação roxa foi estimada sobre as folhas marcadas e amostradas, para determinar-se a concentração de nutrientes. Os pixels roxos, que correspondem a pigmentação roxa das folhas deficientes em K, foram retirados semiautomaticamente da aérea total da folha, utilizando-se o programa GIMP2<sup>®</sup>. A porcentagem de área foliar que apresentava pigmentação roxa foi calculada pela razão dos pixels removidos sobre o número inicial de pixels de cada folha. A diferença, entre a área total e a área com pigmentação roxa, foi definida como a área verde foliar.



Figura 3 - Coloração roxa do limbo foliar característica da deficiência potássica em plantações de *Eucalyptus grandis* 

# 4.6.5 Anatomia foliar

Uma folha jovem marcada de um mês de idade (apresentando pouca diferença morfológica entre tratamentos) e duas folhas adultas marcadas de dois meses de idade (apresentando grande diferença morfológica) foram coletadas para observações anatômicas no +K+C e -K+C em cada parcela. As folhas foram fixadas no FAA 50 (Formalin-Acetic-Alcohol) (BERLYN; MIKSCHE, 1976) e conservadas no álcool 70%. Pedaços (aproximativamente 3 mm  $\times$  2 mm) foram cortados no meio de cada lâmina e na bordadura (dois pedaços por folha). As amostras sofreram desidratação em série etílica e, posteriormente, foram infiltradas e emblocadas em historesina. Fizeram-se cortes transversais de 5 µm de espessura, utilizando-se micrôtomo de deslize (Jung RM 2045 rotary microtome, Leica, Nussloch, Germany). Os cortes foram colorados com Azul toluidina 0,05% (C.I.52040); as imagens, capturadas por uma câmera digital (Leica® DC 300F Leitz, Wetzlar, Germany), acoplada a um microscópio de luz (x400) (Leica® DM LB Leica® Leitz, Wetzlar, Germany). Para cada pedaço, três cortes transversais foram selecionados e três observações foram realizadas para cada corte, de modo a determinarem-se a espessura total da folha, a espessura da epiderme adaxial e abaxial, o parênquima paliçádico e lacunoso, o diâmetro das células e a porcentagem dos espaços intercelulares em relação à espessura total foliar. O diâmetro médio das células do parênquima paliçádico foi obtido, medindo-se três séries de 10 células adjacentes para cada corte (um total de 18 séries de 10 células, para cada folha).

Para avaliar o efeito do K sobre a densidade e o tamanho dos estômatos, uma folha jovem marcada de um mês de idade (apresentando pouca diferença morfológica entre tratamentos) e duas folhas adultas marcadas de dois meses de idade (apresentando grande diferença morfológica) foram coletadas no +K+C e -K+C, em cada parcela. Os estômatos foram observados no meio de cada lâmina e na bordadura dos dois lados da nervura central, nas duas faces das folhas (abaxial e adaxial = 8 campos de observação para cada folha). As imagens foram capturadas por uma câmera digital (Leica® DC 300F Leitz, Wetzlar, Germany), acoplada a um microscópio de luz (x10) (Leica® DM LB Leica® Leitz, Wetzlar, Germany). Em cada campo de observação, cinco medições de densidade estomática foram realizadas por contagem de estômatos e 20 estômatos foram medidos (comprimento e largura), para cada medição de densidade. Como a condutância estomática é proporcional à densidade estomática e ao tamanho dos estômatos, calculamos a área total dos poros estomáticos assumindo que cada um dos poros tem a forma de uma elipse (densidade estomática  $\times \pi \times 0,25 \times$  comprimento estomático  $\times$  largura estomática).

#### 4.7 Relações hídricas nas folhas

## 4.7.1 Potencial de base e potencial mínimo

A partir do dia da instalação das faixas de polietileno para excluir 37% da chuva, em outubro 2010, o potencial foliar de base ( $\Psi_{pdwn}$  em MPa) e o potencial foliar mínimo ( $\Psi_{min}$  em MPa) foram determinados mensalmente, para observar-se as variações sazonais. Para cada medida de potencial ( $\Psi_w$  em MPa), uma folha jovem, expandida e exposta (aproximadamente 2 meses de idade) foi coletada no terço superior da copa sobre quatro árvores centrais (no quadrante norte, o mais exposto ao sol), em cada parcela de todos os blocos (12 folhas por tratamento) e imediatamente analisada. O potencial hídrico foliar foi determinado com uma câmara de pressão (Model 600, PMS Instrument Company, Albany- OR, USA), de acordo com o método descrito por Scholander et al. (1965). O  $\Psi_{pdwn}$  foi medido entre 5h00 e 7h00 (uma hora antes e depois do amanhecer), quando o potencial foliar se equilibra com o potencial do solo. O  $\Psi_{min}$  foi medido entre 13h00 e 15h00, quando as temperaturas e as radiações são máximas (meio-dia solar).

As variações do potencial foliar e das trocas gasosas foliares (condutância estomática e fotossíntese líquida) foram igualmente avaliadas ao longo do dia, durante a estação chuvosa (abril) e seca (outubro) de 2011 e 2012, para melhor caracterizar as variações diárias e o comportamento do eucalipto durante o déficit hídrico (isohídrico ou anisohídrico).

# 4.7.2 Potencial osmótico, pressão de turgescência e elasticidade das paredes celulares

Seis curvas de pressão-volume foram construídas, por tratamento, em laboratório, a partir da medida de  $\Psi_w$  e de RWC, durante a fase de desidratação de uma folha marcada (TYREE; HAMMEL, 1972; TYREE; RICHTER, 1982; TURNER, 1988; WHITE; TURNER; GALBRAITH, 2000). Em cada tratamento (+K+C e -K+C), seis folhas marcadas, de 34 dias de idade, e seis folhas marcadas, de 65 dias de idade, foram coletadas para o estudo das relações hídricas foliares, durante o desenvolvimento foliar. Calcularam-se o potencial osmótico, a saturação ( $\Psi_{\pi 100}$ ), o potencial osmótico no ponto de perda de turgescência ( $\Psi_{\pi 0}$ ), o conteúdo hídrico no simplasto, a saturação relativa ao conteúdo hídrico total de saturação ( $V_s/V_t$ ), o número de osmoles relativo ao conteúdo hídrico total de saturação ( $N_s/V_t$ ), o valor máximo do módulo de elasticidade ( $\varepsilon_{max}$ , inverso da elasticidade das paredes celulares), a pressão máxima de turgescência ( $P_{100}$ ) e a turgescência total ( $T_i$ ) nas folhas, a partir das curvas pressão-volume (TURNER, 1988; HARAYAMA et al., 2006).

Na véspera da construção das curvas, as folhas foram colhidas, pesadas e colocadas na água destilada, embrulhadas em um filme plástico para reduzir as perdas por transpiração e para atingir a saturação máxima, em um local escuro, durante a noite inteira. No dia seguinte, as curvas foram realizadas conforme o protocolo de Turner (1988), White, Turner e Galbraith (2000), ou Carter e White (2009), entre 7h00 e 21h00. As folhas foram expostas ao ar, em intervalos de tempo gradativamente maiores, para permitir a perda de água natural dos tecidos; em seguida, avaliaram-se o peso fresco, com uma balança de alta precisão, e a nova pressão de equilíbrio, com uma câmara de pressão de Scholander. O procedimento foi terminado ao se atingirem pressões de 4 MPa (limite da câmara), enquanto as folhas foram secas 72h, na estufa a 65°C. As curvas envolveram uma série de pares (12 a 13 pontos) de medidas do volume de seiva extraída e do inverso do potencial da água (TURNER, 1988).

A cada seis meses, seis curvas de pressão-volume foram construídas por tratamento (+K+C, -K+C, +K-C e -K-C), para identificarem-se os mecanismos biofísicos alterados pela deficiência potássica e aqueles que foram ativados durante um déficit hídrico, para manter a turgescência (ajustamento osmótico ou da elasticidade das paredes celulares, fechamento estomático). Folhas de aproximadamente dois meses de idade foram coletadas no terço superior da copa, sobre quatro árvores centrais (no quadrante norte, o mais exposto ao sol), e as curvas de pressão-volume, construídas utilizando-se o procedimento descrito previamente.

## 4.7.3 Conteúdo relativo de água das folhas

O conteúdo relativo de água das folhas (RWC) foi determinado mensalmente, com nove folhas marcadas por tratamento (três folhas por parcela) no +K+C e no -K+C. As folhas foram coletadas às 7h00 e rapidamente colocadas num plástico, em ambiente úmido e fresco, para limitar as perdas por transpiração. O peso fresco foi medido, a base do pecíolo, cortada na água destilada, para evitar o processo de cavitação, e o peso dos pedaços de pecíolo removidos, determinado, para corrigir o peso fresco (FW). As folhas foram hidratadas, deixando-se a base do pecíolo na água destilada, as folhas embrulhadas em filme plástico e guardadas no escuro à temperatura do laboratório, durante 12 horas. O peso das folhas saturadas em água (TW) foi determinado e o peso seco (DW), registrado após a secagem das folhas na estufa a 65°C, durante 48 horas. O RWC das folhas foi calculado, utilizando-se a equação (BARRS; WEATHERLEY, 1962):

$$RWC = (FW-DW) / (TW-DW)$$
(8)

## 4.8 Fluxo de seiva

Avaliou-se o consumo de água das árvores através de medidas do fluxo de seiva, utilizando sensores térmicos. O método da sonda de dissipação térmica, ou fluxímetro de Granier (GRANIER, 1985), foi aplicado por meio de uma equação de calibração, previamente

estabelecida em laboratório e validada no campo para o *E. grandis* (estudo realizado por JUAN SINFORIANO DELGADO ROJAS em 2008) que relaciona as variações de temperatura das sondas ao fluxo de seiva. Igualmente, a relação estabelecida pelo mesmo autor, entre a área do alburno (área efetiva de condução de seiva) e a CAP foi utilizada para avaliar-se o fluxo de seiva, no nível da árvore e do povoamento.

No bloco 1, em todos os tratamentos, 14 meses após o plantio (em agosto 2011), dez árvores centrais foram equipadas com sensores de fluxo de seiva, protegidos por lâmina refletora, e ligados a um sistema de aquisição de dados e a uma fonte de energia (Figura 4). O critério para selecionar as árvores baseou-se no diâmetro do caule à altura do peito das plantas selecionadas de cada tratamento representativo da população, conforme a distribuição normal de cada tratamento. Mediu-se o fluxo total de seiva diariamente, a partir de medidas realizadas a cada trinta minutos, para cada árvore selecionada; aplicou-se a relação exponencial entre o fluxo da seiva e o DAP às árvores centrais inventariadas, para calcular o fluxo total médio do povoamento em cada parcela, diariamente.



Figura 4 – Detalhe de sensores de fluxo de seiva em Eucalyptus grandis

# 4.9 Trocas gasosas foliares

Mediram-se, sob a radiação solar natural e a pressão média de 920 hPa, as taxas de assimilação de CO<sub>2</sub> (*A*) e a condutância estomática ( $g_s$ ) à difusão de vapor, utilizando-se um

sistema portátil modelo LI-6200 (LI-COR Biosciences Inc., Lincon, Nebraska, USA) e uma câmara com ventilação (1 litro de capacidade). As medidas foram efetuadas na região mediana de folhas de, aproximadamente, dois meses de idade, intactas, não destacadas, totalmente expandidas, sob condições naturais de luz e CO<sub>2</sub>, sem sinais de doenças ou de senescência, em dias claros e sem nuvens, no terço superior da copa de quatro árvores centrais (no quadrante norte, o mais exposto ao sol), em cada parcela no bloco 1. Para cada medida, a superfície foliar exposta na câmara ventilada foi delimitada, cortada e digitalizada, para determinar as trocas gasosas, em função da superfície foliar estudada. A umidade relativa dentro da câmara foi mantida, aproximadamente, igual à do ar ambiente. A densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PAR em  $\mu$ mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), a umidade do ar, a temperatura da folha e a do ar foram determinadas pelo LI-6200. Esses dados foram usados para calcular o déficit de pressão de vapor na superfície da folha (VPD<sub>f</sub>) (BUCK, 1981).

Dois tipos de medidas de troca gasosa foliar foram, regularmente, efetuados: (1) medidas mensais sobre as folhas, utilizadas para medições de potencial hídrico mínimo e (2) medidas realizadas ao longo de um dia durante as estações secas e chuvosas. Os resultados da primeira série de medições foram usados para avaliar as variações estacionais da condutância estomática e do potencial hídrico. Já o segundo tipo de medidas consistiu em medir as variações diárias da condutância e da fotossíntese, no intuito de avaliar o efeito das variações diárias do tempo sobre o controle estomático das árvores, submetidas ao déficit hídrico e/ou a déficit de K.

Paralelamente, realizaram-se, com um sistema portátil modelo LI-6400 (LI-COR Biosciences Inc., Lincon, Nebraska, USA), as medidas da taxa fotossintética e da condutância estomática e do mesófilo, em função da concentração de CO<sub>2</sub>, com uma irradiância de saturação de 1600 µmol fótons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Além disso, mediram-se a temperatura e a umidade ambiente, com o objetivo de avaliar a capacidade fotossintética de seis folhas marcadas, de um e dois meses de idade. A resposta de *A* à concentração de CO<sub>2</sub> no mesófilo foliar (curvas *A/C*i) foi obtida pela injeção de diferentes concentrações de CO<sub>2</sub> na câmara (FARQUHAR; SHARKEY, 1982). As medições foram realizadas em sete níveis de CO<sub>2</sub> (400-300-250-200-150-100-75-50-400-600-800-1000-1300 e 1600 µmol mol<sup>-1</sup>). A estimação de *V*<sub>cmax</sub>, *J*<sub>sat</sub>, TPU, *A*<sub>max</sub> (taxa máxima de assimilação do CO<sub>2</sub>) e *g*<sub>m</sub> foi calculada segundo Sharkey et al. (2007).

# 4.10 δ<sup>13</sup>C, concentração de açúcares e de K no floema

Determinaram-se as concentrações de açúcares e de K no floema a cada três meses, em todos os tratamentos e blocos, entre 14h00 e 17h00, quando a produção de carboidratos é máxima. Colheu-se, em cada parcela, uma amostra composta, a partir de cinco amostras simples, coletadas em árvores diferentes da bordadura. O floema foi amostrado com o auxilio de uma lâmina de corte para barba e uma micropipeta, de acordo com a técnica descrita por Pate et al. (1998) (Figura 5). As incisões no tronco foram realizadas a 130 cm de altura do solo, na base dos galhos, onde as concentrações de açúcares são máximas (PATE et al., 1998). A profundidade de corte foi de, aproximadamente, 5 mm, dependendo da espessura da casca. Um mínimo de 15  $\mu$ l de floema foi coletado para cada amostra composta. Imediatamente após a coleta, uma gota de floema foi utilizada para medir as concentrações de açúcares, sendo o resto guardado em um microtubo no gelo, para a análise de K e  $\delta^{13}$ C.

As concentrações de açúcares do floema foram determinadas com um refratômetro portátil compensador de temperatura, calibrado na faixa de  $0\pm32\%$  (w/v) de sacarose. Essa técnica fornece uma boa estimativa da concentração de açúcares no floema. Pate et al. (1998) mostraram que 95% dos açúcares do floema de eucalipto são compostos de sacarose e de rafinose e que existe uma boa correlação positiva entre o déficit hídrico e as concentrações de sacarose do floema.

As análises de concentração de K e de  $\delta^{13}$ C foram realizadas no Laboratório de Ecologia Isotópica do CENA/USP, a partir das amostras diluídas em água destilada, filtradas (0,2 µm) e conservadas no freezer (-20°C). O  $\delta^{13}$ C no floema foi determinado com o método CF-IRMS (Continuos-Flow Isotope Ratio Mass Spectrometry). O material liofilizado quase até a secura sofreu combustão em um analisador elementar (Carlo Erba, CHN–1110, Milan, Italy), acoplado a um espectrômetro de massa (Thermo Scientific, Delta Plus, Bremen, Alemanha). Para cada amostra, o valor corrigido por padrões internacionais e expresso na notação delta ( $\delta$ ) por mil (‰) forneceu a composição isotópica do carbono. O valor padrão usado na escala internacional para carbono foi obtido a partir de uma rocha calcária proveniente da Belenite fóssil da formação PeeDee (PDB). A precisão analítica do método em réplicas de padrões internos foi avaliada em 0.1‰ para o carbono.



Figura 5 - Técnica de extração do floema do Eucalyptus grandis por incisão

# 4.11 Modelos e Análises estatísticas

A área foliar total e o número total das folhas por árvore foram avaliados aos 8 e aos 11 meses após o plantio, usando-se uma equação alométrica da forma (LACLAU et al., 2009):

$$Y_i = a + bH^c + \varepsilon_i \tag{9}$$

Em que  $Y_i$  é a área foliar total (ou o número total de folhas) da árvore i;  $H_i$  é a altura da árvore i; a, b e c são os parâmetros estimados e  $\varepsilon_i$ , o erro residual não explicado pelo modelo. As equações foram processadas, utilizando-se PROC NLP do programa estatístico SAS (SAS System, 1999). Os modelos foram comparados por meio do Akaike's Information Criterion (AIC) e um modelo global, para diferentes tratamentos, foi utilizado, quando o AIC mostrou que um modelo por tratamento não melhorava a precisão das predições. Aplicaram-se, a cada inventario, equações alométricas, no intuito de avaliar a área foliar média e o número de folhas de cada árvore, para cada idade.

Regressões não lineares foram processadas para cada tratamento, visando a modelizar a dinâmica de expansão foliar, utilizando-se um modelo, modificado de Chapman-Richards (RICHARDS, 1959), entre a idade foliar (variável independente) e a área foliar média (variável dependente). O PROC Nlin (método Gauss-Newton) do programa SAS foi utilizado. As taxas relativas de expansão foliar foram avaliadas, delas derivando-se as equações da expansão foliar. As diferenças entre os tratamentos e os blocos foram testadas por meio de uma análise de variâncias, com dois fatores, para um dispositivo experimental, em blocos completos casualizados (quando somente os tratamentos +K+C e -K+C) comparados, ou para um dispositivo experimental em split-plot, quando os quatro tratamentos (+K+C, -K+C, +K-C e – K-C) eram comparados, utilizando-se o PROG GLM (SAS INSTITUTE, 1999). Os valores em porcentagem foram transformados em arsin (raiz), antes da análise. A homogeneidade das variâncias foi verificada com o teste Levene e a distribuição normal dos resíduos, com o Kolmogorov-Smirnov. Quando se detectaram diferenças entre tratamentos (5% de probabilidade para o erro tipo III), o teste Student-Newman-Keuls foi utilizado para comparar as médias dos tratamentos.

# **5 RESULTADOS**

#### 5.1 Condições climáticas e conteúdo hídrico do solo

A variação sazonal da precipitação e do VPD, entre junho de 2010 e fevereiro de 2013, foi caracterizada por uma estação chuvosa, que compreendeu os meses de novembro a maio, e por uma estação menos chuvosa (estação seca), o período de junho a outubro (Figura 6).



Figura 6 - Precipitação diária (mm) e déficit de pressão de vapor médio do ar (VPD em kPa) no período entre julho (J) de 2010 e fevereiro (F) de 2013 na Estação Experimental de Itatinga, SP

As flutuações do conteúdo hídrico total do solo até 6 m de profundidade foram relacionadas às variações sazonais da precipitação e do VPD (Figuras 7a e 7b). Em geral, o conteúdo hídrico médio do solo foi maior, com maior precipitação e menor VPD. O conteúdo hídrico do solo foi também influenciado pela exclusão parcial de chuva e pela adubação potássica. De fato, a redução de chuva foi eficiente para diminuir o conteúdo hídrico do solo. A partir de, aproximadamente, 500 dias após o plantio (DAP), o conteúdo hídrico do solo foi menor no -C do que no +C, devido à exclusão de 37% da chuva. A recarga hídrica do solo ocorreu durante a estação chuvosa de 2012, a partir de 560 DAP, na camada de solo 4,5-6 m de profundidade, mas apenas no +C. Independentemente do regime hídrico, o conteúdo

hídrico do solo também foi globalmente menor no +K do que no -K. A diminuição brutal do conteúdo hídrico do solo, na camada 4,5-6 m de profundidade, aos 470, 455, 420 e 400 DAP, no +K-C, +K+C, -K-C e -K+C, respectivamente, mostrou uma absorção radicular e, por consequência, uma exploração mais rápidas das camadas profundas no -C do que no +C, e no +K do que no -K.



Figura 7 - Conteúdo hídrico total médio (mm) do solo (n = 3 sensores) na camada de solo 0-6 m (a) e na camada de solo 4,5-6 m (b) de profundidade no período entre julho (J) de 2010 e fevereiro (F) de 2013. -K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. -C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente

# 5.2 Crescimento das árvores

Independente do regime hídrico, a aplicação de K aumentou, significativamente, a altura e a circunferência à altura do peito (CAP) das árvores (Figuras 8, 9). Aos 954 DAP, a altura e a CAP aumentaram em 45% e em 52%, respectivamente, no +K+C em comparação ao -K+C. Não se verificou efeito significativo da redução de chuva sobre a altura e a CAP. Contudo, observaram-se interações significativas entre a disponibilidade de K e de água, a partir de 824 DAP: a redução de chuva diminuiu o efeito positivo do K sobre o crescimento em altura e em circunferência.



Figura 8 - Altura média das árvores (m) em função da disponibilidade de potássio e de água. – K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. –C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente. As barras verticais indicam o erro padrão entre os blocos (n = 3) para cada idade



# Figura 9 – Circunferência média à altura do peito (CAP, em cm) em função da disponibilidade de potássio. -K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. -C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente. As barras verticais indicam o erro padrão entre os blocos (n = 3) para cada idade

A adubação potássica aumentou, consideravelmente, a biomassa de todos os componentes (Tabela 2). Não se observaram interações significativas entre a disponibilidade de água e de K sobre a produção de biomassa. Aos 24 meses após o plantio, a biomassa de madeira, casca, galhos vivos, folhas e toco com raízes grossas, no +K+C, foi multiplicada por 2,8, 2,6, 1,4, 1,6 e 3,2, respectivamente, em comparação ao -K+C. Na mesma idade, a madeira representou 54% e 41% da biomassa viva no +K+C e no -K+C, respectivamente. A redução de chuva não surtiu efeito negativo sobre a produção de biomassa no -K. Aos 24 meses após o plantio, a biomassa de madeira diminuiu em 8% no +K-C, em comparação ao +K+C.

Tabela 2 – Massa média de madeira, casca, galhos, folhas e toco numa plantação de *Eucalyptus grandis*, aos 12 e aos 24 meses após o plantio. -K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. -C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente

Tratamento	Idade da plantação (meses)	Madeira (Mg ha <sup>-1</sup> )	Casca (Mg ha <sup>-1</sup> )	Galhos vivos (Mg ha <sup>-1</sup> )	Folhas (Mg ha <sup>-1</sup> )	Toco e raízes grossas (Mg ha <sup>-1</sup> )
$K \downarrow C$	12	1 07 +0 22a	0 28 +0 05a	2 40 +0 60a	2 84 +0 58a	$0.84 \pm 0.15a$
- <b>N</b> +C	12	1,07 ±0,22a	0,20 ±0,05a	2,40 ±0,000	2,04 ±0,50u	0,04± 0,15u
+K+C		2,43 ±0,09b	0,61 ±0,02b	3,01 ±0,15a	3,49 ±0,13a	1,73 ±0,05b
-K-C		1,34 ±0,16a	0,34 ±0,04a	2,12 ±0,25a	2,64 ±0,32a	1,03 ±0,11a
+ <b>K-</b> C		2,83 ±0,05b	0,71 ±0,01b	3,00 ±0,09a	3,72 ±0,10a	1,97 ±0,03b
-K+C	24	6,63 ±0,95a	1,40 ±0,16a	4,04 ±0,58ab	3,97 ±0,57ab	0 1,85 ±0,15a
+K+C		18,95 ±0,32b	3,61 ±0,05b	5,78 ±0,10b	6,53 ±0,11b	5,96 ±0,10b
-K-C		$7,30\pm\!\!0,\!82a$	1,51 ±0,14a	$3,55 \pm 0,40a$	3,94 ±0,45a	2,32 ±0,29a
+K-C		17,48 ±0,60b	3,22 ±0,09b	4,53 ±0,16ab	5,58 ±0,15ab	6,27 ±0,36b

Média e respectivo erro padrão entre os blocos (n = 3) são indicados. Letras diferentes para cada idade na mesma coluna indicam as diferenças significativas entre tratamentos (P < 0,05).

## 5.3 Potencial hídrico foliar

As variações sazonais do  $\Psi_{pdwn}$  relacionaram-se às variações da precipitação, do VPD e do conteúdo hídrico do solo (Figuras 10a, 10b). Igualmente,  $\Psi_{pdwn}$  flutuou com  $\Psi_{min}$ , resultando em uma diferença relativamente constante entre os dois potenciais foliares, durante o período de estudo. Os menores valores de  $\Psi_{pdwn}$  e  $\Psi_{min}$  (valores negativos) coincidiram com a estação seca de 2011 (entre 413 e 468 DAP) e de 2012 (entre 774 e 821 DAP), em todos os tratamentos.  $\Psi_{pdwn}$  foi significativamente mais baixo no –C (Figura 10b) do que no +C (Figura 10a) durante a estação seca de 2011 e a partir de 666 DAP. Assim,  $\Psi_{pdwn}$  alcançou valores mínimos de –0,9 e –1,9 MPa no –K-C e +K-C, respectivamente, aos 821 DAP (estação seca de 2012). A fertilização potássica influenciou também o estado hídrico das árvores. Os valores de  $\Psi_{pdwn}$  foram menores no +K do que no –K, durante a estação seca de 2011 (468 DAP) e a partir de 666 DAP, mostrando um déficit hídrico maior nas árvores que
receberam a fertilização potássica. Os valores de  $\Psi_{min}$  foram superiores a -2,8 MPa e globalmente menores: (1) no +K do que no -K e (2) no -C do que no +C, a partir de 503 DAP no -K, e a partir de 632 DAP no +K.



ON D J F M A M J J A S O N D J F M A M J J A S O N D J F

Figura 10 - Potencial de base (símbolo preto) e potencial mínimo (símbolo cinza) nas parcelas sem redução de chuva (a) e com redução de chuva (b) no período entre outubro (O) de 2010 e fevereiro (F) de 2013. -K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. -C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente. As barras verticais indicam o erro padrão entre os blocos (n = 3) para cada idade

# 5.4 Índice de área foliar

O LAI variou com as flutuações sazonais da precipitação e do VPD. Durante a estação seca de 2011 e 2012 (16 e 27 meses após o plantio, respectivamente), o LAI diminuiu em 17% e em 20% no +K e -K, respectivamente, em comparação à de 2011 e 2012 (11 e 24 meses após o plantio, respectivamente) (Figura 11). O LAI variou, também, com a disponibilidade de K. Independentemente do regime hídrico, o LAI foi, em média, superior em 52% no +K do que no –K, durante o estudo. No +K, o LAI foi significativamente menor, a partir de 23 meses após o plantio, com a redução de chuva do que sem ela.



Figura 11 - Índice de área foliar (LAI) em árvores de *Eucalyptus grandis*. –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. –C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente. As barras verticais indicam o erro padrão entre os blocos (n = 3) para cada idade

## 5.5 Efeito do K sobre o desenvolvimento foliar em condição hídrica não limitante

# 5.5.1 Área foliar total, número de folhas, porcentagem de área foliar com pigmentação roxa

Observou-se uma boa correlação entre a área foliar e o número de folhas por árvore e a altura das árvores, aos 8 e aos 11 meses após o plantio ( $R^2 > 0,69$ ). A área foliar total foi 60% e 48% superior no +K+C do que no -K+C, aos 8 e aos 11 meses após o plantio, respectivamente (Tabela 3). O número total de folhas por árvore foi 35% e 19% superior no +K+C do que no -K+C, aos 8 e aos 11 meses após o plantio, respectivamente. Não foram observados sintomas de deficiência potássica no +K+C e a área de pigmentação roxa atingiu 1% e 8% da área foliar total no -K+C, aos 8 e aos 11 meses após o plantio, respectivamente.

Tabela 3 - Área foliar total, número total de folhas por árvore e porcentagem de área foliar apresentando pigmentação roxa característica da deficiência de K numa plantação de *Eucalyptus grandis* aos 8 e aos 11 meses após o plantio. –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva

Tratamento	Idade da plantação (meses)	Área foliar total (m <sup>2</sup> árvore <sup>-1</sup> )	Número de folhas (# folhas árvore <sup>-1</sup> )	% da área foliar com pigmentação roxa
-K+C	8	8,25 ± 1,42 a	4396 ± 616 a	$0,98 \pm 0,03 c$
+K+C		13,21 ± 0,89 b	5930 ± 276 c	$0,00 \pm 0,00 a$
-K+C	11	14,92 ± 1,79 a*	7132 ± 732 a*	$8,49 \pm 0,03 c^{*}$
+K+C		22,12 ± 0,78 c*	8709 ± 242 c*	$0,00 \pm 0,00 a$

Média e respectivo erro padrão entre os blocos (n = 3) são indicados. Letras diferentes para cada idade na mesma coluna indicam as diferenças significativas entre tratamentos (P < 0,05). \* mostram as diferenças significativas entre as duas idades (P < 0,05) no mesmo tratamento

## 5.5.2 Área individual das folhas, espessura foliar e tamanho celular

As folhas atingiram o tamanho final, aproximadamente, 50 dias após a emergência foliar (DAE) no +K+C e no -K+C. A adição de K aumentou a área final das folhas em 24% (Figura 12). Observou-se uma dinâmica inicial similar entre os dois tratamentos, +K e -K. O diâmetro das células do parênquima paliçádico foi aumentado em 20% nas folhas de 35 e 66 dias de idade no +K+C, comparado ao -K+C (Figura 13).



Figura 12 - Efeito da adição de K sobre a dinâmica de expansão foliar. -K e + K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva. As barras verticais indicam o erro padrão entre as folhas (n = 48) para cada idade



Figura 13 - Efeito da adição de K sobre o diâmetro médio das células do parênquima paliçádico. -K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva. As barras verticais indicam o erro padrão entre as medidas de serie de 10 células (n = 54 e 108 para folhas de 35 e 66 dias de idade, respectivamente)

## 5.5.3 Ritmo de aparição das folhas

A área foliar produzida sobre os galhos avaliados foi significativamente menor no -K+C do que no +K+C, 30, 60 e 90 DAE (Figura 14). Como o ritmo de aparição das folhas foi similar, nos dois tratamentos (Figura 15), a diferença da área foliar produzida foi explicada pela diferença da área foliar individual.



Figura 14 - Efeito da adição de K sobre a área média foliar produzida por galho estudado após a marcação dos primórdios foliares e durante três meses (até o início da ramificação do galho). -K e + K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C referese ao tratamento sem exclusão parcial de chuva. As barras verticais indicam o erro padrão entre os galhos (n = 12) para cada idade



Figura 15 - Efeito da adição de K sobre o número médio de folhas por galho estudado após a marcação dos primórdios foliares e durante três meses (até o início da ramificação dos galhos). -K e + K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C referese ao tratamento sem exclusão parcial de chuva. As barras verticais indicam o erro padrão entre os galhos (n = 12) para cada idade

#### 5.5.4 Duração de vida foliar e área foliar com pigmentação roxa

A adição de K aumentou, significativamente, a duração de vida média das folhas, de 130 dias no -K+C e de 276 dias no +K+C (Figura 16a). A pigmentação roxa das folhas apareceu a partir do final da expansão foliar no -K+C e aumentou até 60 DAE, tendo ficada constante (34% da área foliar) até a abscisão foliar (Figuras 16b, 17). As folhas no +K+C não desenvolveram sintomas foliares durante toda a vida das folhas.



Figura 16 - Efeito da adição em K sobre o ritmo de abscisão foliar (a) e sobre a área foliar com pigmentação roxa (b). -K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva. Barras verticais indicam o erro padrão entre galhos (n = 12) para a abscisão foliar e entre folhas (n = 36) para a área com pigmentação roxa para cada idade

No –K+C, as concentrações de N, P, K e Na das partes periféricas das folhas adultas, com pigmentação roxa, diminuíram em 12, 19, 60 e 78%, respectivamente, enquanto a concentração de açúcares solúveis aumentou em 44%, na comparação com as partes periféricas isentas de pigmentação roxa.



Figura 17 - Sintomas de deficiência de K em folhas de eucalipto

## 5.5.5 Relações hídricas nas folhas

A adição de K permitiu manter o estado hídrico adequado das folhas, com valores de RWC, WC e TW/DW maiores no +K+C do que no -K+C (Figura 18). O RWC aumentou nos dois tratamentos, durante o período de expansão foliar, até 60 DAE, para ficar estável no +K+C, ou diminuir gradualmente no -K+C (Figura 18a). Esse resultado revela um importante déficit hídrico nas folhas das árvores que não receberam a fertilização potássica. Igualmente, o WC diminuiu entre 30 DAE e 100 DAE, para depois ficar constante no +K+C e diminuir, de 30 DAE até a abscisão foliar, no -K+C (Figura 18b). A relação TW/DW diminuiu durante o desenvolvimento da folha nos dois tratamentos, com menores valores no -K+C (Figura 18c).



Figura 18 - Efeito do K sobre o conteúdo relativo de água (RWC) (a), o conteúdo de água (WC) (b) e a relação TW/DW (c) durante o desenvolvimento foliar. -K e + K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva. As barras verticais indicam o erro padrão entre as folhas (n = 9)

Os parâmetros obtidos com as curvas pressão-volume foram significativamente modificados pela adição de K, durante o período de expansão foliar. Aos 34 e 65 DAE,  $\Psi_{\pi 0}$  e  $\Psi_{\pi 100}$  foram menores no +K+C do que no -K+C (Tabela 4). Nas mesmas idades foliares,  $\varepsilon_{\text{max}}$ ,  $N_{\text{s}}/V_{\text{t}}$ ,  $P_{100}$  e  $T_{\text{i}}$  foram significativamente maiores no +K+C que no -K+C (Tabelas 4, 5).

Tabela 4 - Parâmetros obtidos com as curvas pressão-volume para folhas de 34 e de 65 dias de idade. –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva

Tratamento	Idade foliar (dias)	$\Psi_{\pi 0}$ (MPa)	$\begin{array}{c} \Psi_{\pi 100} \\ \textbf{(MPa)} \end{array}$	$\frac{V_{\rm s}/V_{\rm t}}{({\rm m}^3~{ m m}^{-3})}$	$N_{\rm s}/V_{\rm t}$ (osmoles m <sup>-3</sup> )
-K+C	34	-1,56 ± 0,005a	$-1,20 \pm 0,003a$	0,53 ± 0,008a	260 ± 3,0a
+K+C		-1,77 ± 0,008b	-1,37 ± 0,005b	$0,65 \pm 0,005b$	361 ± 3,0b
-K+C	65	-1,60 ± 0,01a	-1,14 ± 0,03a*	0,59 ± 0,008a*	283 ± 5,0a
+K+C		$-2,10 \pm 0,008b^*$	$-1,45 \pm 0,01b*$	0,60 ± 0,003a*	351 ± 2,0b

Média e respectivo erro padrão são indicados (n = 6 folhas). As diferentes letras na mesma coluna para a mesma idade foliar indicam diferenças significativas entre tratamentos (P < 0,05). \* mostram diferenças significativas entre as duas idades foliares no mesmo tratamento (P < 0,05)

Tabela 5 - Valores médios de  $\varepsilon_{max}$ , de  $P_{100}$  e de  $T_i$  para folhas de 34 e de 65 dias de idade obtidos com curvas pressão-volume. -K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva

Tratamento	Idade foliar (dias)	€ <sub>max</sub> (MPa)	<i>P</i> <sub>100</sub> (MPa)	T <sub>i</sub> (MPa)
-K+C	34	8,41 ± 0,16a	1,11 ± 0,005a	0,072 ± 0,001a
+K+C		10,39 ± 0,08b	$1,30 \pm 0,005b$	0,084 ± 0,001b
-K+C	65	8,44 ± 0,08a	1,11 ± 0,01a	0.074 ± 0,001a
+K+C		13,20 ± 0,24b*	$1,42 \pm 0,01b^*$	$0.094 \pm 0,001b^*$

Média e respectivo erro padrão são indicados (n = 6 folhas). As diferentes letras na mesma coluna para a mesma idade foliar indicam diferenças significativas entre tratamentos (P < 0,05). \* mostram diferenças significativas entre as duas idades foliares no mesmo tratamento (P < 0,05)

## 5.5.6 Concentração foliar de nutrientes, polióis, amido e açúcares solúveis

A adição de K aumentou, significativamente, as concentrações foliares de K, durante o desenvolvimento das folhas (Figura 19a). As concentrações de Mg foram significativamente maiores no -K+C, aos 34, 136 e 170 DAE, do que no +K+C. Nos dois tratamentos, a frutose representou mais de 50% do total dos açúcares solúveis, durante toda a vida foliar (Figura 19b). As concentrações de rafinose foram < 10 mmol kg<sup>-1</sup> de água nas folhas e as concentrações de galactose, sorbitol, manitol e trialose foram < 2 mmol kg<sup>-1</sup> de água nas folhas (dados não mostrados), durante toda a vida foliar. As concentrações de frutose e de glicose aumentaram no -K+C, em comparação ao +K+C, a partir de 65 DAE. As concentrações de N e de amido diminuíram nos dois tratamentos com o aumento da idade foliar, contudo, mais rapidamente, no -K+C, com valores significativamente menores no -K+C do que no +K+C, a partir de 65 DAE (Figuras 19c, 19d).



Figura 19 - Concentrações foliares médias de Mg e K (a), de açúcares solúveis e polióis (b), de P e N (c) e de amido (d). -K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva. As letras mostram as diferenças significativas entre os tratamentos

## 5.5.7 Área foliar específica e espessura foliar

A área foliar específica (SLA) diminuiu com o aumento da idade foliar nos dois tratamentos (Figura 20). A SLA foi menor no -K+C, a partir de 65 DAE, em comparação ao +K+C. No -K+C, as folhas foram mais finas do que no +K+C, durante todo o desenvolvimento foliar (Figura 21). O tamanho celular foi menor no -K+C do que no +K+C.



Figura 20 - Efeito da adição de K sobre a área foliar específica (SLA). As últimas medições realizadas no -K+C (136 dias após emergência foliar) corresponderam a 80% de abscisão foliar neste tratamento. -K = +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva. As barras verticais indicam o erro padrão entre os blocos (n = 3)



Figura 21 - Efeito da adição de K sobre a espessura foliar. As últimas medições realizadas no -K+C (136 dias após emergência foliar) corresponderam a 80% de abscisão foliar neste tratamento. -K + K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva. As barras verticais indicam o erro padrão entre os blocos (n = 3)

## 5.5.8 Conteúdo relativo de clorofila

O conteúdo relativo de clorofila no -K+C foi significativamente menor do que no +K+C, a partir de 60 DAE (Figura 22).



Figura 22 - Efeito da adição de K sobre o conteúdo relativo foliar de clorofila. As últimas medições realizadas no -K+C (136 dias após emergência foliar) corresponderam a 80% de abscisão foliar neste tratamento. -K + K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva. As barras verticais indicam o erro padrão entre os blocos (n = 3)

# 5.5.9 Anatomia foliar

As folhas de *E. grandis* são hipoestomáticas, com numerosos estômatos paracíticos na face abaxial e menos de 5 estômatos mm<sup>-2</sup> em média, na adaxial (Figura 23). A densidade estomática das folhas jovens (de um mês) e das folhas adultas (de dois meses) foi maior no tratamento -K+C do que no +K+C (Tabela 6). Contudo os estômatos mostraram-se maiores no +K+C do que no -K+C. Apesar da densidade estomática menor no +K+C, a área total dos poros estomáticos foi maior do que no -K+C, devido ao tamanho maior dos estômatos. A espessura de todos os tecidos e a porcentagem de espaços intercelulares, nas folhas de um e dois meses, foram maiores no +K+C do que no -K+C do que no -K+C (Tabela 7, Figura 24).



Figura 23 - Estômatos paracíticos da face abaxial de folha de dois meses de idade de *E.grandis* no tratamento sem potássio. Observa-se uma célula secretora no canto inferior esquerdo da figura

Tabela 6 - Média e respectivo erro padrão entre medidas (n = 60 e 120) de densidade, de largura, de comprimento estomático e de área total dos poros estomáticos (n = 1200 e 2400) na face abaxial das folhas de um e dois meses de idade respectivamente oriundas de árvores de um ano de idade. -K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva

Tratamento	Idade foliar (meses)	Densidade estomática (número mm <sup>-2</sup> )	Largura estomática (µm)	Comprimento estomático (µm)	Área total dos poros estomáticos (10 <sup>-2</sup> mm <sup>2</sup> mm <sup>-2</sup> )
-K+C	1	551 ± 10,2b	7,40 ± 0,04a	11,06 ± 0,05a	3,47 ± 0,04a
+K+C		486 ± 6,3a	$8,98 \pm 0,05b$	13,84 ± 0,05b	$4,80 \pm 0,05b$
-K+C	2	508 ± 7,1b*	7,85 ± 0,03a*	12,95 ± 0,04a*	3,93 ± 0,03a*
+K+C		462 ± 6,5a*	9,02 ± 0,03b	14,01 ± 0,04b*	4,59 ± 0,03b*

Letras diferentes para cada idade na mesma coluna indicam as diferenças significativas entre tratamentos (P < 0,05). \* mostram as diferenças significativas entre as duas idades (P < 0,05) no mesmo tratamento.

Tabela 7 - Média e respectivo erro padrão entre medidas de espessura da epiderme adaxial e abaxial, parênquima paliçádico e lacunoso e porcentagem de espaços intercelulares em relação à espessura total foliar (n = 54 e 108) das folhas de um e dois meses de idade respectivamente oriundas de árvores de um ano de idade. –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva

Trata- mento	Idade foliar (dias)	Epiderme adaxial (μm)	Parênquima paliçádico (µm)	Parênquima lacunoso (µm)	Espaços Inter- celulares (%)	Epiderme abaxial (µm)
-K+C	1	15,5 ± 0,4a	66,1 ± 1,9a	114,8 ± 2,3a	26,5± 3,6a	12,4 ± 0,4a
+K+C		17,9 ± 0,5b	76,8 ± 2,1b	135,5 ± 2,3b	34,8± 4.7b	14,0 ± 0,4b
-K+C	2	16,6 ± 0,3a*	72,0 ± 0,9a*	125,9 ± 2,1a*	23,0± 2.2a	12,1 ± 0,3a
+K+C		17,6 ± 0,4b	75,7 ± 1,0b	136,9 ± 1,7b	41,6± 4.0b*	13,6 $\pm$ 0,4b

Letras diferentes para cada idade na mesma coluna indicam as diferenças significativas entre tratamentos (P < 0,05). \* mostram as diferenças significativas entre as duas idades (P < 0,05) no mesmo tratamento



Com deficiência de K

Sem deficiência de K

Figura 24 - Corte transversal de folha de dois meses de idade com deficiência e sem deficiência de K. Observa-se a redução da espessura total foliar, do diâmetro das células paliçádicas, da espessura de todos os tecidos e dos espaços intercelulares nas folhas deficientes em K

## 5.5.10 Atividade fotossintética

A adubação potássica aumentou a fotossíntese líquida ( $A_{sat}$ ) e a condutância estomática ( $g_s$ ) das folhas adultas de dois meses de idade, durante a estação chuvosa, entre janeiro e junho de 2011 (Figuras 25, 26). No +K+C, os valores médios de  $A_{sat}$  e  $g_s$  entre 218 e 368 dias após o plantio, foram duas vezes mais altos do que no -K+C (Figuras 25, 26). Uma boa relação foi encontrada entre  $A_{sat}$  e  $g_s$  e entre  $g_m$  e  $g_s$  (Figuras 27, 28).



Figura 25 - Fotossíntese líquida ( $A_{sat}$ ) nas folhas adultas de dois meses de idade de *Eucalyptus grandis*, medida durante a estação chuvosa de 2011 com um fluxo natural saturante de fótons fotossinteticamente ativos superior a 1300 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva. As barras verticais indicam o erro padrão entre as folhas (n = 4)



Figura 26 - Condutância estomática ( $g_s$ ) nas folhas adultas de dois meses de idade de *Eucalyptus grandis*, medida durante a estação chuvosa de 2011 com um fluxo natural de fótons fotossinteticamente ativos superior a 1300 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva. As barras verticais indicam o erro padrão entre as folhas (n = 4)



Figura 27 - Relação entre a fotossíntese líquida ( $A_{sat}$ ) e a condutância estomática ( $g_s$ ) nas folhas adultas de dois meses de idade de *Eucalyptus grandis* estimada a partir das curvas  $A-C_i$ , a temperatura ambiente (26-32°C), a concentração de CO<sub>2</sub> de 400 µmol mol<sup>-1</sup> e com um fluxo fotossintético saturante de fótons de 1600 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Cada ponto representa uma medida foliar (seis folhas por tratamento). –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva



Figura 28 - Relação entre a condutância do mesófilo foliar  $(g_m)$  e a condutância estomática  $(g_s)$  nas folhas adultas de dois meses de idade de *Eucalyptus grandis* estimada a partir das curvas  $A-C_i$ , a temperatura ambiente (26-32°C), a concentração de CO<sub>2</sub> de 400 µmol mol<sup>-1</sup> e com um fluxo fotossintético saturante de fótons de 1600 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Cada ponto representa uma medida foliar (seis folhas por tratamento). –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva

A Tabela 8 apresenta o efeito da adição do K sobre alguns dos processos bioquímicos, que determinam a capacidade fotossintética das folhas de um e dois meses de idade. Nas folhas de um mês, não foi observado efeito positivo da adição de K sobre os valores médios de  $g_m$ ,  $V_{cmax}$ ,  $J_{sat}$ , TPU e  $A_{max}$ . Já nas folhas de dois meses de idade,  $g_m$ ,  $V_{cmax}$ ,  $J_{sat}$ , TPU e  $A_{max}$  foram maiores no +K+C do que no -K+C.

Tabela 8 - Valor médio e respectivo erro padrão (n = 6 folhas) de  $g_m$ ,  $V_{cmax}$ ,  $J_{sat}$ , *TPU* e  $A_{max}$  para folhas de um e dois meses de idade oriundas de árvores de um ano de idade. Os dados foram calculados com o auxílio de programa de computador desenvolvido por Sharkey et al. (2007) a 25°C. –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. +C refere-se ao tratamento sem exclusão parcial de chuva

Trata- mento	Idade foliar (mês)	$g_{\rm m}$ (mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	$V_{\rm cmax}$ (µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	$J_{\text{sat}}$ (µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	$TPU \ (\mu mol m^{-2} s^{-1})$	$A_{max}$ (µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )
-K+C	1	0,21 ± 0,03a	145,7 ± 6,7a	171,7 ± 13,1a	13,6 ± 0,9a	44,5 ± 2,5a
+K+C		0,19 ± 0,01a	130,2 ± 12,7a	149,0 ± 8,3a	11,5 ± 0,7a	40,9 ± 2,2a
-K+C	2	0,23 ± 0,05a	120,1 ± 13,0a*	126,1 ± 15,7a*	9,8 ± 1,2a*	33,5 ± 5,2a*
+K+C		0,31 ±0,02b*	181,5 ± 7,4b*	197,1 ± 6,9b*	14,4 ± 0,5b*	48,3 ± 0,8b*

 $g_{m}$ , condutância do mesófilo foliar (mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>);  $V_{cmax}$ , taxa máxima de carboxilação da Rubisco (µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>);  $J_{sat}$ , taxa máxima de transporte dos elétrons (µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>); TPU, utilização da triose-fosfato (µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>);  $A_{max}$ , taxa máxima de assimilação de CO<sub>2</sub> (µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Letras diferentes para cada idade na mesma coluna indicam as diferenças significativas entre tratamentos (P < 0.05). \* mostram as diferenças significativas entre as duas idades (P < 0.05) no mesmo tratamento

A alteração da capacidade fotossintética começou com a aparição de pigmentação roxa nas folhas de dois meses de idade deficientes em K. As folhas jovens sem sintomas, com teores baixos de K, não apresentaram limitações da fotossíntese superiores às folhas com alto teor de K (Tabela 7). Uma boa relação exponencial negativa ( $R^2 > 0,68$ ) foi achada entre a porcentagem da área foliar, com sintomas de deficiência potássica nas folhas adultas de dois meses, e  $A_{max}$  (com  $C_i > 1000 \mu mol mol^{-1}$ ),  $V_{cmax}$ ,  $J_{sat}$ , TPU,  $g_m$  e  $g_s$  (com  $C_a = 400 \mu mol mol^{-1}$ ) calculados a partir das curvas A/Ci (Figura 29).



Figura 29 - Relação entre  $A_{max}$  (a),  $V_{cmax}$  (b),  $J_{sat}$  (c), TPU (d),  $g_m$  (e) e  $g_s$  (f) e a porcentagem de área foliar com pigmentação roxa característica de deficiência potássica de folhas adultas de dois meses de idade oriundas de árvores de um ano de idade

## 5.6 Variações sazonais e diárias das trocas gasosas foliares

A condutância estomática ( $g_s$ , em mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) e a fotossíntese líquida ( $A_{sat}$ , em  $\mu$ mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) covariaram ao longo das estações (Figuras 30, 31). Os menores valores de  $A_{sat}$  e  $g_s$  coincidiram com as duas estações secas, de 2011 e de 2012. Globalmente,  $g_s$  e  $A_{sat}$  foram menores durante a estação seca de 2011 e a partir de 632 DAP no –C do que no +C. Já  $g_s$  e  $A_{sat}$  foram igualmente influenciados pela adubação potássica com maiores valores no +K do que no –K, exceto no +K-C, durante as estações secas.



Figura 30 - Condutância estomática média ( $g_s$ , em mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) medida com um fluxo natural de fótons fotossinteticamente ativos superior a 1300 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> no período entre outubro (O) de 2010 e fevereiro (F) de 2013. –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. –C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente. As barras verticais indicam o erro padrão entre as folhas (n = 4)



ON D J F M A M J J A S O N D J F M A M J J A S O N D J F

Figura 31 - Fotossíntese líquida ( $A_{sat}$ , em µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) medida com um fluxo natural de fótons fotossinteticamente ativos superior a 1300 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> no período entre outubro (O) de 2010 e fevereiro (F) de 2013. –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. –C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente. As barras verticais indicam o erro padrão entre as folhas (n = 4)

As variações diárias do potencial foliar, das trocas gasosas e do déficit de pressão de vapor da folha (VPD<sub>f</sub>, em MPa) foram calculadas a partir dos dados fornecidos pelo Licor 6200, aos 295 e 468 dias após o plantio, durante a estação chuvosa e seca de 2011 (Figura 32), e aos 666 e 821 dias após o plantio, durante a estação chuvosa e seca de 2012 (Figura 33). Independente das estações, do regime hídrico e da fertilização, o VPD<sub>f</sub> aumentou desde 7 horas da manhã até meio-dia, para depois diminuir à tarde. Ao inverso das variações diárias do VPD<sub>f</sub>, o  $\Psi_w$  diminuiu progressivamente até meio-dia, para aumentar à tarde. A condutância estomática e a fotossíntese diminuíram ao longo do dia, limitando a redução do potencial da folha a -2,7 MPa. A diminuição de  $\Psi_w$ ,  $g_s e A$ , ao longo do dia, foi mais rápida no –C do que no +C. A condutância estomática e a fotossíntese foram superiores no +K do que no –K, mais durante as estações chuvosas do que as estações secas.



Figura 32 - Valores médios (n = 4 folhas) do potencial foliar ( $\Psi_w$ , em MPa), da condutância estomática ( $g_s$ , em mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), da fotossíntese líquida (A, em µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) e do déficit de pressão de vapor da folha (VPD<sub>f</sub>, em MPa), aos 295 (estação chuvosa de 2011) e 468 (estação seca de 2011) dias após o plantio. –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. –C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente



Figura 33 - Valores médios (n = 4 folhas) do potencial foliar ( $\Psi_w$ , em MPa), da condutância estomática ( $g_s$ , em mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), da fotossíntese líquida (A, em µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) e do déficit de pressão de vapor da folha (VPD<sub>f</sub>, em MPa), aos 666 (estação chuvosa de 2012) e 821 (estação seca de 2012) dias após o plantio. –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. –C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente

## 5.7 Resposta da condutância estomática ao $\Psi_{pdwn}$ e ao VPD

A condutância estomática, medida entre 13h00 e 15h00 ( $g_s$ ) diminuiu curvilineamente com o potencial de base ( $\Psi_{pdwn}$ ) (Figura 34) e com o aumento do VPD (Figura 35) no +K. A sensibilidade estomática ao  $\Psi_{pdwn}$  e ao VPD, definida pelo declive das duas relações, foi maior no +K do que no -K. Já  $g_s$  diminuiu em 50% em resposta à redução de 100% do  $\Psi_{pdwn}$ (entre -0.1 e -0.2 MPa), ou ao aumento de 100% do VPD (entre 1 e 2 kPa) no +K. No -K,  $g_s$ diminuiu apenas em 20%. Em condições de déficit hídrico ( $\Psi_{pdwn} < -1$  MPa e VPD > 5 MPa), os estômatos fecharam-se em todos os tratamentos. Independentemente do regime de fertilização, não se verificou diferença significativa de sensibilidade estomática ao  $\Psi_{pdwn}$  e ao VPD, no +C e -C. Portanto, para o mesmo valor do VPD, a condutância estomática foi menor no +K-C do que no +K+C.



Figura 34 - Relação entre a condutância estomática ( $g_s$ ) e o potencial de base ( $\Psi_{pdw}$ ). –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. –C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente. As barras verticais e horizontais indicam o erro padrão entre as folhas (n = 4)



Figura 35 - Relação entre a condutância estomática ( $g_s$ ) e o déficit de pressão de vapor (VPD). -K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. –C e +C referemse aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente. As barras verticais e horizontais indicam o erro padrão entre as folhas (n = 4)

## 5.8 Variações sazonais dos parâmetros hídricos foliares

O potencial osmótico à saturação ( $\Psi_{\pi 100}$ ), o potencial osmótico no ponto de perda de turgescência ( $\Psi_{\pi 0}$ ), o valor máximo do módulo de elasticidade ( $\varepsilon_{max}$ , inverso da elasticidade) e a pressão máxima de turgescência ( $P_{100}$ ) foram influenciados pela estação e pelo regime potássico e hídrico (Figura 36). Os menores valores de potencial osmótico e os maiores valores de  $\varepsilon_{max}$  e de  $P_{100}$  foram observados durante a estação seca (16 e 27 meses após o plantio) e no +K. A adubação potássica abaixou, significativamente, os valores de  $\Psi_{\pi 0}$ ,  $\Psi_{\pi 100}$ enquanto aumentou, significativamente, os de  $P_{100}$  e  $\varepsilon_{max}$ . Aos 27 meses após o plantio,  $\Psi_{\pi 0}$ atingiu valores de -2,1 e -2,7 MPa no -K-C e no +K-C, respectivamente, e valores de -2,0 e -2,5 MPa no -K+C e no +K+C, também respectivamente. O ajustamento osmótico médio, calculado pela diferença entre os valores médios do  $\Psi_{\pi 0}$  durante a estação chuvosa (10 e 22 meses após o plantio) e a estação seca (16 e 27 meses após o plantio), variou entre 0,3 MPa no -K+C e 0.6 MPa no +K-C. Interações significativas entre a disponibilidade de K e a de água foram observadas para  $\Psi_{\pi 0}$ ,  $\Psi_{\pi 100}$  e  $P_{100}$ , a partir de 16 meses após o plantio: a redução de chuva aumentou o efeito do K sobre  $\Psi_{\pi 0}$ ,  $\Psi_{\pi 100}$  e  $P_{100}$ .



Figura 36 - Potencial osmótico no ponto de perda de turgescência ( $\Psi_{\pi 0}$ ) (a), potencial osmótico a saturação ( $\Psi_{\pi 100}$ ) (b), valor máximo do módulo de elasticidade ( $\varepsilon_{max}$ ) (c) e pressão máxima de turgescência ( $P_{100}$ ) (d) obtidos a partir das curvas pressão-volume em folhas adultas de *Eucalyptus grandis*. –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. –C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente. As barras verticais e horizontais indicam o erro padrão entre as folhas (n = 6)

#### 5.9 Variações sazonais das concentrações foliares de N, P, K e Na

As concentrações de nutrientes variaram com as estações e com os tratamentos (Figura 37). Já as concentrações de N aumentaram significativamente no –K, durante as estações secas (aos 16 e 27 meses após o plantio), independentemente do regime hídrico. A partir de 16 meses após o plantio, interações significativas foram observadas entre a disponibilidade de

K e a de água, enquanto foram menores as concentrações de N no +K-C do que no +K+C. As concentrações de K foram maiores no +K do que no -K, durante todo o estudo, sem observar efeitos da redução de chuva.



Figura 37 - Concentrações de N, P, K e Na nas folhas adultas. -K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. -C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente. As barras verticais indicam o erro padrão entre os blocos (n = 3)

# 5.10 Eficiência no uso da água e fluxo de seiva

A eficiência intrínseca no uso da água, no nível da folha (WUE<sub>i</sub>) (Figura 38), e a eficiência no uso da água no nível da copa assimilada ao  $\delta^{13}$ C no floema (Figura 39), aumentaram em todos os tratamentos, durante a estação seca de 2011 (entre 413 e 468 DAP) e de 2012 (entre 774 e 821 DAP). Não se observou efeito significativo da aplicação de K sobre o  $\delta^{13}$ C. Contudo, aos 830 DAP (estação seca de 2012),  $\delta^{13}$ C aumentou em 7% no +K-C, em comparação ao –K-C. Na mesma data, o  $\delta^{13}$ C foi significativamente maior no +K-C do que no +K+C; também se observaram interações significativas entre a disponibilidade de K e

a de água: sem a redução de chuva, a aplicação de K reduziu o  $\delta^{13}$ C, enquanto sem essa redução, a aplicação de K aumentou o  $\delta^{13}$ C.



Figura 38 - Eficiência intrínseca de uso da água em folhas adultas (WUE<sub>i</sub> em µmol CO<sub>2</sub> mol<sup>-1</sup>) calculada a partir da fotossíntese líquida e da condutância estomática medida com um fluxo natural de fótons fotossinteticamente ativos superior a 1300 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. –C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente. As barras verticais indicam o erro padrão entre as folhas (n = 4)



Figura 39 -  $\delta^{13}$ C no floema. –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. –C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente. As barras verticais indicam o erro padrão entre os blocos (n = 3)

Independentemente do regime hídrico, a aplicação de K multiplicou aproximadamente, por 2,0 o fluxo de seiva, durante o segundo ano de crescimento das árvores, entre agosto de 2011 e mesmo mês de 2012 (Figura 40). O fluxo de seiva diminuiu durante as estações secas, principalmente nas parcelas fertilizadas com K. O fluxo de seiva foi menor no +K-C do que no +K+C, durante as estações secas.



Figura 40 – Fluxo de seiva médio (n = 3 blocos). –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. –C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente. Monitoramento de agosto de 2011 (aos 407 DAP) até outubro de 2012 (aos 830 DAP).

A eficiência média de transpiração do povoamento na produção de madeira, definida pela relação entre a produção de madeira e a água transpirada, estimada a partir do fluxo de seiva, foi de 0,9, 1,4, 0,9 e 1,2 kg de madeira m<sup>-3</sup> de água transpirada ha<sup>-1</sup> no -K+C, +K+C, -K-C e +K-C, respectivamente, durante o segundo ano de crescimento.

## 5.11 Concentrações de açúcares de K no floema

As concentrações de açúcares no floema aumentaram em todos os tratamentos durante a estação seca de 2011 (entre 413 e 468 DAP) e de 2012 (entre 774 e 821 DAP) (Figura 41). Não se observou efeito significativo da aplicação de K sobre a concentração de açúcares. Contudo, aos 830 DAP (estação seca de 2012), a concentração de açúcares aumentou em 9% no +K-C, em comparação ao -K-C. Aos 670 e 830 DAP, a concentração de açúcares foi significativamente maior no +K-C do que no +K+C, enquanto interações significativas entre a disponibilidade de K e a de água foram observadas: sem a redução de chuva, a aplicação de K reduziu a concentração de açúcares, enquanto com a redução, não.



Figura 41 - Concentrações de açúcares no floema. -K e + K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. -C e + C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente. As barras verticais indicam o erro padrão entre os blocos (n = 3)

Durante todo o período de estudo, verificou-se a diminuição de, aproximadamente, 50% da concentração de K no floema, no –K em comparação ao +K (Figura 42). Também se observou uma boa relação linear entre a concentração de açúcares e o  $\delta^{13}$ C no floema (Figura 43).



Figura 42 - Concentração de K no floema. -K e + K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. -C e + C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente. As barras verticais indicam o erro padrão entre os blocos (n = 3)



Figura 43 - Relação entre a concentração de açúcares e  $\delta^{13}$ C no floema. –K e +K referem-se aos tratamentos sem e com potássio, respectivamente. –C e +C referem-se aos tratamentos com e sem exclusão parcial de chuva, respectivamente

# 6 DISCUSSÃO

## 6.1 Influência da adubação potássica sobre o crescimento das árvores

A aplicação de K, em plantações de E. grandis, aumentou, significativamente, o crescimento das árvores, verificando-se assim, a primeira hipótese desse estudo e mostrando que o experimento foi instalado em solo deficiente em K para essa espécie. O efeito positivo da fertilização em K, sobre a altura e a circunferência das árvores, a área foliar total, a atividade fotossintética e a proporção da biomassa alocada na madeira, contribuíram para explicar a resposta significativa das plantações de *E. grandis* à adição de K, observada pelas empresas florestais. Outros experimentos na área de estudo mostraram que os nutrientes diferentes de K, neste estudo, não limitaram o crescimento das árvores, em todos os tratamentos deste experimento (GONÇALVES et al., 2008; LACLAU et al., 2009). Também foi verificado, em prévios estudos, que o cloro, associado ao KCl aplicado, não participou, significativamente, do aumento de crescimento do eucalipto (ALMEIDA et al., 2010). Por consequência, as diferenças de resposta, em termos de crescimento, entre as parcelas com ou sem adubação potássica, foram atribuídas à disponibilidade do elemento K. Em plantação de E. grandis adjacente ao nosso dispositivo, aplicações similares de fertilizante ao +K+C e +K-C conduziram a valores de GPP entre os maiores encontrados para ecossistemas florestais, enquanto a produção de madeira, no fim da rotação (seis anos), foi representativa das plantações de eucaliptos mais produtivas no mundo (EPRON et al., 2012).

Em nosso estudo, a redução artificial de chuva teve um efeito negativo relativamente fraco sobre o crescimento das árvores, em comparação à deficiência de K, durante os dois primeiros anos de plantação. Contudo, o efeito negativo do déficit hídrico, resultante da exclusão parcial da chuva, aumentou, fortemente, durante o terceiro ano de plantação, em particular nas árvores fertilizadas com K, devido à maior demanda por água. A avaliação da interação entre a disponibilidade de água e a de K sobre o funcionamento hídrico das árvores, em nosso experimento, foi dificultada pelas diferenças consideráveis de demanda hídrica entre as parcelas com e sem a aplicação de K, relacionada à área foliar. De fato, a absorção hídrica no solo foi menor no –K do que no +K, e por consequência, atenuou-se a resposta das árvores deficientes em K, submetidas à mesma exclusão parcial de chuva, em comparação à das arvores com K.

O efeito positivo do K sobre a área foliar total resultou, principalmente, do aumento do número e do tamanho das folhas, além da redução da área foliar com pigmentação roxa característica de deficiência potássica. Os valores de área foliar no +K+C foram consistentes com os resultados encontrados em outras plantações de *E. grandis* de um ano de idade (DYE, 1996; WHITEHEAD; BEADLE, 2004; LACLAU et al., 2009).

A adubação potássica não modificou a dinâmica de emergência das folhas. Por consequência, o maior número de folhas por árvore, no +K+C do que no -K+C, foi o resultado da maior longevidade foliar. A adubação potássica aumentou a longevidade foliar média do *E. grandis* em 88%, em árvores com idades entre 2 e 7 anos em primeira rotação, em outro experimento no Brasil (EPRON et al., 2012). A maior área foliar total no +K+C, em comparação ao -K+C, também resultou do aumento de 24% do tamanho final das folhas. Os sintomas de deficiência de K não foram observados no +K+C e a area foliar com pigmentação roxa atingiu 8% da área foliar total no -K+C, aos 11 meses após o plantio. A redução importante da área foliar total e do crescimento resultou da redução do número de folhas em plantas de *Lolium perenne* L. (HYLTON; ULRICH; CORNELIUS, 1967) e de *Trifolium repens* L. (BAILEY; LAIDLAW, 1998) ou da redução do número e do tamanho das folhas em plantas de milho (JORDAN-MEILLE; PELLERIN, 2004) e de algodão (PETTIGREW, 2008; GÉRARDEAUX, 2009) submetidas ao déficit de K.

O aumento do tamanho final das folhas com alto teor de K resultou do aumento do tamanho celular (+20%), o que sugere que a adição de K não afetou o número final das células por folha, como observou Gérardeaux (2009) em plantas de algodão. A adição de K aumentou a razão TW/DW em 7%, indicando um tamanho celular e/ou uma densidade dos tecidos e/ou uma espessura foliar maiores no +K+C do que no -K+C. A razão TW/DW também aumentou, de 5 a 10%, em plantas de *Hordeum distichum* L., adequadamente supridas de K, em comparação às plantas deficientes em K (JENSEN; ANDERSEN; LÖSCH, 1993). O tamanho celular maior no +K+C do que no -K+C, provavelmente, resultou da concentração de solutos ( $N_s/V_t$ ) maior, do potencial osmótico menor (valores negativos) e da pressão de turgescência maior (valores positivos), medidos durante o período de expansão foliar, como observado em plantas de *Phaseolus vulgaris* L. (O'TOOLE et al., 1980; MENGEL; ARNEKE, 1982). A taxa de divisão e de elongação celular é altamente estimulada por baixo potencial osmótico e alta pressão de turgescência (PANTIN et al., 2011).
A concentração de solutos ( $N_s/V_t$ ) e de nutrientes nas folhas mostrou que o acúmulo de solutos foi maior no +K+C do que no -K+C, o que contribuiu para manter um potencial osmótico baixo, uma pressão de turgescência e um estado hídrico foliar altos. Segundo Lockhart (1965) e Saito e Terashima (2004), baixos valores de  $\Psi_{\pi 0}$  ou altos valores de  $T_i$ indicam alta turgescência celular, potencialmente atingidos por diminuição de  $\Psi_{\pi 100}$  e/ou de  $\varepsilon_{max}$  (módulo de elasticidade à saturação) nas células. Enquanto  $\Psi_{\pi 0}$  depende da combinação das propriedades osmóticas e elásticas das células,  $\Psi_{\pi 100}$  é estritamente proporcional ao volume e à concentração de solutos no simplasto (SAITO; TERASHIMA, 2004).

A diminuição de  $\Psi_{\pi 100}$  nas árvores fertilizadas com K resultou, principalmente, do aumento em  $N_s/V_t$ . O valor de  $\varepsilon_{max}$  (inverso da elasticidade das paredes celulares) foi maior no +K+C do que no -K+C, aos 34 e 65 DAE, e não contribuiu para o aumento da pressão de turgescência. O potássio é conhecido por aumentar a espessura e, por consequência, diminuir a elasticidade das paredes celulares (MARSCHNER, 1995). O potássio pode proteger a estrutura celular contra os radicais livres (1) ajustando a atividade das enzimas, (2) aumentando o acúmulo dos componentes osmóticos e substancias protetores como a prolina nas folhas ou (3) mantendo o equilíbrio hormonal interno, que o estresse hídrico pode alterar (redução dos hormônios de crescimento, aumento do conteúdo em ABA e etileno) (CAKMAK et al., 1994; 2005). A elasticidade das paredes é controlada por vários sinais químicos (PANTIN; SIMONNEAU; MULLER, 2012) que poderiam ser influenciados pelo teor foliar em K. Baixos valores de  $\varepsilon_{max}$  observados no -K+C, podem resultar de uma perda de integridade das paredes celulares, como reportado em outras plantas deficientes em K (JENSEN; ANDERSEN; LÖSCH, 1993; O'TOOLE et al., 1980). Saito et al. (2006) mostraram que  $\varepsilon_{max}$ , estimado a partir das curvas pressão-volume, não é afetado pelo volume celular, ou pela espessura das paredes. O aumento de 27% de  $\varepsilon_{max}$ , entre os 34 e os 65 DAE, no +K+C, foi consistente com a tendência geral de redução da elasticidade das paredes celulares, observada com o aumento da idade dos tecidos foliares (JENSEN; ANDERSEN; LÖSCH, 1993; SAITO et al., 2006).

Maiores concentrações de açúcares solúveis (principalmente hexoses), nas folhas adultas no –K+C do que no +K+C, sugerem que as árvores de *E. grandis* responderam ao déficit em K acumulando açúcares solúveis nas folhas, como mostrado em plantas de soja (HUBER, 1984) e de algodão (GÉRARDEAUX, 2009). O déficit em K é conhecido por afetar o transporte dos fotoassimilados até os órgãos jovens em desenvolvimento (MENGEL; ARNEKE, 1982; GÉRARDEAUX, 2009). As concentrações de K, Na, Mg, polióis e açúcares

solúveis, em nosso estudo, foram consistentes com os valores encontrados em folhas de *Eucalyptus* (MERCHANT et al., 2006; WARREN; BLEBY; ADAMS, 2007; WARREN; ARANDA; CANO, 2011; LACLAU et al., 2009).

Análises químicas dos principais componentes osmóticos, reportados na literatura em folhas de *Eucalyptus*, sugeriram que as concentrações de K nas folhas têm uma função determinante no ajustamento do potencial osmótico. Com efeito, a razão  $N_s/V_t$  no -K+C foi menor do que no +K+C, apesar de se observarem concentrações de açúcares solúveis e polióis similares, aos 34 DAE, nos dois tratamentos e superiores no -K+C do que no +K+C, aos 65 DAE. A turgescência foliar menor no -K+C mostrou que o acúmulo de açúcares solúveis nas folhas adultas, oriundas das árvores deficientes em K, não compensou o baixo teor de K. Contrariamente ao nosso estudo, o acúmulo de açúcares solúveis, em folhas deficientes em K de algodão, foi suficiente para alcançar valores de turgescência celular superiores aos das plantas adequadamente supridas de K (GÉRARDEAUX, 2009). Contudo, Warren, Aranda e Cano (2011) detectaram 164 metabólitos diferentes em folhas de cinco espécies de *Eucalyptus*; nessa direção, alguns componentes osmóticos não identificados em nosso estudo podem também participar do processo de expansão foliar.

Embora numerosos estudos já tenham mostrado o efeito negativo do déficit em K sobre a longevidade foliar (HUBER, 1984; ARMENGAUD et al., 2004; CAO; SU; FANG, 2006), os processos envolvidos na senescência e na abscisão foliar, durante deficiência nutricional, ainda são pouco conhecidos. A senescência foliar é geneticamente programada e corresponde ao deslocamento de uma fonte de carbono a uma fonte mineral (HIKOSAKA, 2005). A baixa disponibilidade de K no solo pode conduzir à rápida senescência, para satisfazer a demanda de K dos órgãos-dreno. Outros fatores, como o acúmulo dos acúcares solúveis, a degradação da clorofila, a perda da integridade das paredes celulares, a redução da taxa fotossintética e do estado hídrico, observados em nosso estudo, podem também ter contribuído para a redução da vida foliar das árvores deficientes em K (WINGLER; ROITSCH, 2008). Mesmo que as concentrações de acúcares solúveis aumentassem, durante todo o envelhecimento das folhas, nos dois tratamentos (+K+C e -K+C), a fertilização potássica atrasaria o acúmulo das hexoses nas folhas. Contudo, outros processos influenciados pela nutrição potássica, podem explicar as diferenças importantes da longevidade foliar entre os dois tratamentos. Em particular, estudos recentes sugeriram que K tem uma função central no processo de morte celular, em organismos eucariontes, e que não pode ser substituído por outro elemento (DEMIDCHIK et al., 2010; LAUFF; SANTA-MARÍA, 2010).

O efeito benéfico do K sobre a atividade fotossintética resultou do aumento da condutância estomática  $(g_s)$  e do mesófilo  $(g_m)$  e da capacidade fotossintética  $(A_{max}, V_{cmax}, J_{sat})$ . Os valores de Asat e de gs foram consistentes com os valores reportados para o eucalipto (CLEARWATER; MEINZER, 2001; LEWIS et al., 2011). Embora a condutância estomática possa ser influenciada pela densidade e pela morfologia dos estômatos (ENGLAND; ATTIWILL, 2011), o aumento de 20% da área total dos poros estomáticos, no +K+C em comparação ao -K+C, não permitiu explicar as diferenças no valor médio de  $g_s$  entre os dois tratamentos (2,1 vezes maior no +K+C do que no -K+C). Esses resultados mostram que o aumentou de  $g_s$ , com a adição de K, resultou mais das modificações do funcionamento (abertura e fechamento) do que das modificações anatômicas dos estômatos. Os íons K<sup>+</sup> são os componentes osmóticos dominantes, responsáveis pela turgescência das células-guarda e pelos movimentos estomáticos (RASCHKE, 1975). O fechamento dos estômatos, durante estresse hídrico, é diretamente ligado a redução da pressão de turgescência das células estomáticas, resultando de sinais radiculares através o ABA (DOWNTON et al., 1988; FORT et al., 1997) e/ou do estado hídrico da folha (TURNER; SCHULZE; GOLLAN, 1984). O potássio pode também, indiretamente, favorecer  $g_s$ , desde que a condutância estomática se coordene, frequentemente, à capacidade foliar de transporte da água (CLEARWATER; MEINZER, 2001), e que a área foliar (EPRON et al., 2012) e o transporte da água no xilema (NARDINI; SALLEO; JANSEN, 2011) sejam positivamente influenciados pela nutrição de K. Além disso, porque a condutância estomática foi positivamente relacionada a A nas árvores

A resposta de  $g_m$  às limitações abióticas depende das características morfológicas das folhas, como a SLA e seus dois componentes, a espessura e a densidade foliares (NIINEMETS, 1999). Contrariamente à tendência geral, que associa baixos valores de SLA a altos valores de espessura foliar (REICH et al., 1997), as folhas apresentaram SLA e espessura maiores no +K+C do que no -K+C. Esse resultado indicou que a adição de K diminuiu a densidade das folhas, sendo consistente com o aumento significativo da proporção de espaços intercelulares nas folhas adultas com alto teor de K (+81% no +K+C em comparação com -K+C). A deficiência potássica em plantas de algodão e de vagem também resultou em redução da espessura foliar e em compactação das células no parênquima

de E. grandis (LEUNING, 1990), K pode, indiretamente, favorecer g<sub>s</sub> por meio de seu efeito

positivo sobre os outros parâmetros que determinam A (em particular  $g_m$ ,  $J_{sat}$ ,  $V_{c,max}$  e TPU).

lacunoso (O'TOOLE et al., 1980; ZHAO; OOSTERHUIS; BEDNARZ, 2001). As mudanças anatômicas, induzidas pela adubação potássica, provavelmente favoreceram  $g_m$  desde que a difusão do CO<sub>2</sub> nos tecidos foliares aumentou com a proporção dos espaços intercelulares no mesófilo (TOSENS et al., 2012). Contudo outros fatores que influenciam  $g_m$  como a espessura das paredes celulares (NIINEMETS, 2001; FLEXAS et al., 2012), as aquaporinas e a atividade da anidrase carbônica (FLEXAS et al., 2006), podem ser alterados pela nutrição potássica (KANAI et al., 2011) e deveriam ser estudados para melhor entenderem-se os mecanismos de resposta de  $g_m$  à fertilização em K nas árvores de *E. grandis*.

O efeito positivo do K sobre o conteúdo relativo de clorofila e sobre a atividade da rubisco, nas folhas adultas, provavelmente favoreceu a fotossíntese no +K. O aumento do conteúdo de clorofila também foi observado em plantas, fertilizadas com K, de algodão (ZHAO; OOSTERHUIS; BEDNARZ, 2001; ONANUGA; JIANG; ADL, 2012), de trigo (MORICONI et al., 2012), de vagem (MARSCHNER; KIRKBY; CAKMAK, 1996), de soja (LI et al., 2011) e de amêndoa (JIN et al., 2011). A atividade da rubisco foi igualmente favorecida pela fertilização de K em plantas de algodão (GÉRARDEAUX, 2009), de arroz (WENG et al., 2007) e de amêndoa (JIN et al., 2011). A ativação das enzimas por K e o seu envolvimento na produção de adenosine triphosphate (ATP) talvez sejam mais importantes no controle da taxa de fotossíntese do que na atividade dos estômatos. A carga elétrica no sítio de produção de ATP, a taxa de fotossíntese e todos os processos dependentes dessa fonte de energia (O'TOOLE et al., 1980).

O conteúdo de amido e de açúcares solúveis foi altamente influenciado pela adição de K em nosso experimento. A concentração de amido, nas folhas de *E. grandis*, aumentou em resposta à fertilização potássica, como observado em folhas de alface (LUO; HE; LEE, 2012); contrariamente, porém, aos resultados obtidos com plantas de algodão, cultivadas em solo deficiente em K (ZHAO; OOSTERHUIS; BEDNARZ, 2001; GÉRARDEAUX, 2009). As concentrações em açúcares solúveis foram maiores nas folhas com baixo teor de K do que nas com alto teor do nutriente como reportado para outras espécies (HUBER, 1984; ZHAO; OOSTERHUIS; BEDNARZ, 2009; LUO; HE; LEE, 2012).

A redução da atividade enzimática da síntese do amido pode ser envolvida no acúmulo de carboidratos solúveis nas folhas com baixo teor de K, desde que K é necessário para ativar as enzimas (WAKEEL et al., 2011). O acúmulo de açúcares solúveis nas folhas pode também resultar de um defeito no transporte dos fotoassimilados nas folhas (HUBER, 1984) ou na exportação de açúcares, pelo floema (DOMAN; GEIGER, 1979). O mecanismo de retroação

negativa sobre a fotossíntese é observado quando carboidratos se acumulam nas folhas (STITT; LUNN; USADEL, 2010) e pode, parcialmente, explicar a baixa capacidade fotossintética das folhas com deficiência de K (MARSCHNER; KIRKBY; CAKMAK, 1996). A redução na taxa de assimilação do CO<sub>2</sub> e no transporte dos fotoassimilados geralmente favorece a produção de espécies reativas de oxigênio (ROS) nas folhas com deficiência potássica que provocam lesões foto-oxidativas (CAKMAK, 2005; WENG et al., 2007). Os pigmentos, como as antocianinas, atuam com agentes antioxidantes, que protegem as estruturas celulares contra as radiações ultravioletas, durante o estresse nutricional ou hídrico, e que têm a capacidade de reduzir a formação dos ROS (DELAZAR et al., 2010). Por consequência, a produção de antocianina pode aumentar, em resposta ao estresse foto-oxidativo (AGATI et al., 2011; HERNÁNDEZ; ALEGRE; MUNNÉ-BOSCH, 2011). Por outro lado, a deficiência de K nas árvores de *E. grandis* contribuiu para o acúmulo de cianidina-3-O-glucosídeo, responsável da pela coloração roxa das folhas no –K.

A magnitude da resposta fotossintética à adubação potássica foi influenciada por mudanças anatômicas e bioquímicas, durante o desenvolvimento foliar. Nas folhas de um mês de idade, os parâmetros fotossintéticos, as concentrações de N, dos açúcares solúveis e de amido, o teor relativo de clorofila e a proporção de espaços intercelulares não foram modificados pela adubação potássica. Os sintomas visuais de deficiência de K apareceram quando as folhas aproximaram-se da extensão final e aumentaram, rapidamente, no -K. Simultaneamente, a capacidade fotossintética diminuiu no –K, enquanto aumentou no +K. A redução da atividade fotossintética no –K coincidiu com o acúmulo dos açúcares solúveis e com a redução das concentrações de N e de clorofila, no mesmo tratamento, comparado ao +K. As áreas foliares com pigmentação roxa conduziram a lesões anatômicas, bioquímicas e fotossintéticas, evidenciando fortes ligações funcionais entre a nutrição, a fisiologia e a anatomia nas folhas de *E. grandis*. O aumento da taxa fotossintética conforme a idade foliar foi também observado nas árvores de *Eucalyptus regnans* e associado a várias mudanças anatômicas e fisiológicas (ENGLAND; ATTIWILL, 2011).

## 6.4 Mecanismos de adaptação do E. grandis à limitação hídrica

Independentemente do regime de fertilização, nossos resultados permitiram caracterizar vários mecanismos estruturais e fisiológicos envolvidos na adaptação das árvores de *E. grandis* ao déficit hídrico. A redução de  $\Psi_{pdw}$  e o aumento do VPD, durante a estação

seca de 2011 e de 2012, resultaram em mecanismos simultâneos e complementares: (1) redução do LAI e da condutância estomática, para limitar as perdas hídricas por transpiração; (2) ajuste osmótico, para tolerar potenciais hídricos foliares baixos; (3) recuperação rápida das trocas gasosas foliares, após o retorno das chuvas e (4) absorção radicular hídrica profunda no solo. O LAI diminuiu, em média, 19% durante as estações secas. Contudo, a redução do LAI, durante a estação seca de 2012, foi apenas de 7%, provavelmente devido às precipitações fortes, observadas em junho de 2012, que teriam estimulado a produção de folhas. A redução da área foliar total constitui uma resposta frequentemente observada nos experimentos com redução artificial de chuva (BRANDO et al., 2008; LIMOUSIN et al., 2012) e nas árvores de eucalipto submetidas ao déficit hídrico (PITA; PARDOS, 2001; COSTA E SILVA et al., 2004).

As árvores de *E. grandis* mostraram uma grande capacidade de regulação da abertura estomática, em resposta ao déficit hídrico do solo e ao VPD. O fechamento estomático ocorreu para valores do  $\Psi_{pdw}$  inferiores a -0,6 MPa e a -0,8 MPa, nas árvores de um e dois anos de idade, respectivamente. De acordo com as medições realizadas sobre folhas de E. grandis por Leuning (1990), a relação hiperbólica foi a mais adaptada para explicar a resposta de  $g_s$  ao  $\Psi_{pdw}$  e VPD. Esse mecanismo de evitação à seca permite manter  $\Psi_{min}$  acima de  $\Psi_{pdw}$  e  $\Psi \pi_0$  e, assim, a extração da água do solo e a turgescência foliar. Esse resultado corresponde ao de outros estudos, que mostraram ter a sensibilidade estomática, em plantações de eucalipto, permitido controlar as perdas hídricas por transpiração, em condições de déficit hídrico (WHITE; TURNER; GALBRAITH, 2000; PITA; PARDOS, 2001; COSTA E SILVA et al., 2004; WHITEHEAD; BEADLE, 2004; WARREN; BLEBY; ADAMS, 2007; BLEBY et al., 2012). O  $\Psi_{pdw}$  crítico, correspondente à fotossíntese quase zero, foi aproximadamente de -1 MPa. O E. grandis mostrou, igualmente, uma rápida recuperação da taxa fotossintética alta após as primeiras chuvas, outro mecanismo de adaptação à seca, que sugere ter-se mantido a integridade dos processos fotossintéticos durante períodos de déficit hídrico. Esses resultados confirmaram que a resistência estomática à difusão do CO2 nas folhas constitui uma limitação importante da fotossíntese.

Os valores de  $\Psi \pi_{100}$  e  $\Psi \pi_0$  diminuíram, enquanto os de  $\varepsilon_{max}$  aumentaram, em todos os tratamentos, durante as estações secas, sugerindo o ajuste osmótico nas folhas, no intuito de manter a turgescência das folhas em baixas condições de teor hídrico foliar. As árvores de *E. grandis* e de outras espécies de eucalipto também apresentaram uma diminuição no potencial osmótico e/ou na elasticidade das paredes celulares, em resposta ao déficit hídrico (WHITE; BEADLE; WORLEDGE, 1996; LEMCOFF et al., 2002; CALLISTER et al., 2008). Os

valores de  $\Psi \pi_{100}$  e  $\Psi \pi_0$  diminuíram, em média, 0.5 MPa, durante as estações secas, e corroboraram as observações de Callister et al. (2008) com árvores de *E. grandis* de três anos de idade. O ajuste osmótico constitui um mecanismo benéfico de tolerância à seca, que permite manter o gradiente de potencial necessário para a absorção de água no solo, para a turgescência celular durante o ressecamento do solo e para a preservação dos processos metabólicos das plantas (BLUM, 1996).

Enquanto o *E. grandis* mostrou uma grande sensibilidade estomática ao  $\Psi_{pdw}$  e ao VPD,  $\Psi_{min}$  flutuou com  $\Psi_{pdw}$ , durante todo o estudo, confirmando que o *E. grandis* não é uma espécie isohídrica (em que o potencial hídrico foliar permanece constante e elevado nos períodos secos). Adicionalmente, a diminuição relativamente fraca do  $\Psi_{min}$ , durante as estações secas, indicou que o *E. grandis* também não é anisohídrico (em que o potencial hídrico foliar diminui acentuadamente nos períodos secos). De fato, o *E. grandis* apresentou um comportamento intermediário, definido como isohidrodinâmico por Franks, Drake e Froend (2007), porque opera uma diferença relativamente constante, entre as flutuações sazonais de  $\Psi_{pdw}$  e  $\Psi_{min}$ , como previamente observado em árvores *E. grandis* de três anos de idade (CALLISTER et al., 2008). Estudos prévios mostraram que *Eucalyptus marginata, Eucalyptus gomphocephala* e *E. kochii* são espécies também isohidrodinâmicas (FRANKS; DRAKE; FROEND, 2007; WARREN; BLEBY; ADAMS, 2007; CARTER; WHITE, 2009).

O controle estomático e o ajustamento osmótico e elástico são mecanismos complementares e simultâneos que, provavelmente, se implicam no comportamento isohidrodinâmico do *E. grandis*. A regulação estomática da transpiração, em resposta ao aumento do déficit hídrico do solo e do VPD, não foi suficiente para manter os valores de  $\Psi_{min}$  altos, durante as estações secas. Contudo  $\Psi_{min}$  nunca foi inferior a -2,7 MPa, correspondente ao valor mais baixo de  $\Psi_{\pi 0}$  registrado em nosso estudo. O fechamento estomático parcial permitiu manter  $\Psi_{min}$  acima do ponto de turgescência zero, enquanto o ajustamento osmótico e elástico participou na redução desse valor crítico do potencial foliar. Dessa forma, o comportamento isohidrodinâmico do *E. grandis* permitiu manter taxas fotossintéticas relativamente altas, durante períodos de déficit hídrico moderado.

A observação do perfil do conteúdo de água no solo, até seis metros de profundidade, permitiu mostrar uma extração mais intensa das camadas profundas em condição de déficit hídrico do solo. O experimento de redução artificial de chuva, conduzido por Dye (1996), em plantações de *E. grandis* de três e de nove anos de idade, resultou em déficit hídrico moderado, devido à exploração radicular profunda do solo (abaixo de 8 m). Embora se reduzissem o crescimento em altura e em diâmetro provavelmente traduzido pelo acumulo em

açúcares no floema, durante as estações secas, em nosso experimento (sem aumento significativo da concentração em cátions), a repartição da biomassa nas raízes provavelmente aumentou, para extrair água das camadas profundas do solo, como observado em outras espécies florestais (MCDOWELL et al., 2008; GALVEZ et al., 2011).

A redução artificial de chuva, conduzida durante três anos após o plantio, foi eficiente na redução do  $\Psi_{pdw}$  (assimilado ao déficit hídrico do solo, explorado pelas raízes) e, assim, no aumento do estresse hídrico das árvores. A exclusão de 37% das precipitações não permitiu a recarga em água do solo até 6 m de profundidade no +K, durante a estação chuvosa de 2012. Experimentos, com exclusão artificial de chuva previamente conduzidos em sistemas florestais, também intensificaram o estresse hídrico das árvores *in situ* (NEPSTAD et al., 2007; BRANDO et al., 2008; LOLA DA COSTA et al., 2010; PANGLE et al., 2012). A eficiência do dispositivo na redução da disponibilidade de água foi observada apenas a partir de, aproximadamente, 22 meses após o plantio, provavelmente devido ao estoque de água acumulada no solo, após o corte raso do povoamento anterior (em abril de 2010), absorvida pelas raízes profundas das árvores durante os dois primeiros anos após o plantio.

Alguns dos mecanismos de adaptação do *E. grandis* à seca, previamente caracterizados em nosso estudo, foram intensificados pelo dispositivo de redução de chuva. A redução do LAI, observada durante as estações secas, não foi amplificada pela exclusão de 37% das precipitações. Contudo,  $g_s$  e  $A_{sat}$  foram reduzidos em 39% e 34%, respectivamente, a partir de 22 meses após o plantio, tendo-se observado uma recuperação das trocas gasosas mais lenta no +K-C e -K-C do que no +K+C e -K+C. Essa diferença pode resultar do efeito cumulativo do potencial hídrico do solo e do VPD sobre o fechamento estomático, observado no +K-C e -K-C. Adicionalmente, o fechamento estomático ocorreu mais cedo no período da manha e foi maior durante o dia no +K-C e -K-C do que no +K+C e -K+C. Os valores de potencial osmótico mostraram-se inferiores, enquanto a diminuição do conteúdo hídrico do solo, até 6 m de profundidade, ocorreu mais cedo no tratamento com exclusão parcial de chuva (+K-C e -K-C) do que no sem essa exclusão parcial (+K+C e -K+C), indicando uma exploração radicular mais profunda e intensa.

Durante os períodos de seca, a concentração de açúcares no floema aumentou em todos os tratamentos, mas com intensidade maior nos tratamentos com redução de chuva, provavelmente devido à menor atividade dos órgãos drenos como folhas e madeira. Devido ao fechamento estomático, o aumento de  $\delta^{13}$ C no floema (assimilado a eficiência no uso da água,

no nível da copa) foi mais acentuado durante as estações secas, nos tratamentos com redução de chuva. De acordo com nossos resultados, o déficit hídrico induziu também o aumento coordenado da concentração em açúcares e do  $\delta^{13}$ C no floema, em *E. globulus* (CERNUSAK et al., 2003).

## 6.5 Efeitos da adubação potássica sobre a adaptação do E. grandis à limitação hídrica

A adubação potássica influenciou, expressivamente, a resposta das árvores de E. grandis ao déficit hídrico. Alguns dos mecanismos de adaptação à seca, previamente identificados em nosso estudo, foram favorecidos pela adubação potássica. De acordo com Fusheng (2006), a sensibilidade estomática ao déficit hídrico do solo ( $\Psi_{pdw}$ ) e o VPD foi significativamente aumentada no +K, em comparação ao -K, devido ao tamanho maior dos estômatos e ao melhor controle dos movimentos de abertura e de fechamento. Por consequência, as flutuações da condutância estomática foram amplificadas pela aplicação de K. Essa alta sensibilidade estomática permitiu, às árvores, uma adaptação rápida às mudanças restritivas do meio ambiente e uma recuperação rápida de taxas elevadas de trocas gasosas, no início das estações chuvosas. Em nosso estudo, a resposta estomática ao aumento do VPD confirmou que a deficiência de K impediu a abertura completa dos estômatos, para baixos e moderados valores do VPD (< 5 kPa), e também o fechamento estomático, para altos valores do VPD (> 5 kPa). As diferenças, em termos de sensibilidade estomática à disponibilidade de água e de nutrientes, de grau de deficiência hídrica e nutricional e de resposta à adubação entre espécies podem explicar os resultados contraditórios, encontrados na literatura, de que a adição de K tanto pode favorecer o fechamento estomático (BEDNARZ; OOSTERHUIS; EVANS, 1998; LINDHAUER, 1985; ARQUERO; BARRANCO; BENLLOCH, 2006), quanto a abertura estomática (TOMEMORI et al., 2002).

A adubação potássica melhorou, também, o estado hídrico das folhas durante todo o estudo, reduzindo o potencial osmótico e aumentando a pressão de turgescência. Potenciais hídricos baixos aumentaram a capacidade de absorver água do solo, quando o potencial hídrico do solo diminuiu. A diferença entre  $\Psi_{min}$  e  $\Psi_{\pi 0}$  (antes da perda de turgescência) foi, em média, de 0,4 MPa no +K e de 0,2 MPa no -K, durante a estação seca de 2012. Os íons K<sup>+</sup> participaram, ativamente, na redução do potencial osmótico foliar nas árvores de *E. grandis*.

Embora WUEi e  $\delta^{13}$ C no floema aumentaram durante períodos de seca, a aplicação de K não influenciou a eficiência de uso da água ao nível da folha e da copa . Assim, o efeito positivo do K sobre a eficiência de transpiração na produção de madeira, durante o segundo ano de crescimento, não resultou do aumento da eficiência no uso da água pelas folhas, mas, sim, do aumento da repartição da biomassa na madeira, confirmando os resultados de Epron et al. (2012). Esse resultado reitera também a hipótese de Binkley, Stape e Ryan (2004), que mostraram que a eficiência de transpiração das árvores aumenta com a disponibilidade dos recursos. Em nosso estudo, o déficit hídrico reduziu em 14% o efeito positivo da adubação potássica sobre a eficiência de transpiração na produção de madeira, provavelmente porque se diminuiu a repartição da biomassa na madeira e se aumentou nas raízes. Stape et al. (2004) encontraram valores maiores de eficiência de transpiração (entre 1,8 e 3,3 kg de madeira por m<sup>3</sup> de água transpirada) para *E. grandis* mais velhos do que em nosso estudo (3-5 anos de idade) e observaram um aumento médio da eficiência de transpiração de 32% nas árvores irrigadas.

Durante o período estudado, os tratamentos sem K mostraram concentrações de Na no floema superiores às dos tratamentos com K (dados não mostrados), provavelmente uma resposta para manter a concentração de cargas positivas no floema, ocasionando um potencial hídrico negativo nos tubos crivosos, essenciais no transporte dos solutos até os órgãos drenos. A adubação potássica reduziu as concentrações em açúcares, durante as estações chuvosas, o que poderia resultar da maior atividade dos órgãos drenos e/ou do maior débito do floema e, por consequência, da maior diluição dos solutos. No estudo de Gérardeaux (2009) sobre algodão, a função estomática foi pouca alterada (relação <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C estável e aumento do acúmulo dos açúcares nas folhas adultas), em relação à falha no transporte dos fotoassimalados no floema das plantas deficientes em K.

O K assume um papel importante no transporte dos fotossintetizados, das folhas para os órgãos de armazenamento. Nesse caminho, os produtos assimilados passam por três sistemas: i) difusão no simplasto e espaço livre; ii) transporte ativo através da membrana citoplasmática para o floema; iii) fluxo passivo pelos tubos crivosos. O potássio influencia os três processos, em particular os dois últimos. Em relação ao último processo, Marschner (1995) relata que a função do potássio é manter o pH alto nos tubos crivosos, facilitando o transporte dos açúcares. O transporte no floema depende do turgor mantido pelo K; já a diminuição do potencial hídrico no floema, durante o déficit, pode inibir o movimento dos fotoassimilados. O transporte limitado dos açúcares no floema pode reduzir a alimentação e o crescimento dos órgãos heterótrofos, distantes das fontes de carbono.

Na contrapartida, durante estresse hídrico severo, os efeitos benéficos do K sobre os mecanismos de adaptação à seca do E. grandis podem não ser suficientes para compensar o aumento da demanda hídrica das árvores fertilizadas com K, resultando dos valores elevados de crescimento, LAI, g<sub>s</sub> e transpiração. A fertilização potássica agravou o estresse hídrico das árvores, desde que  $\Psi_{pdw}$  foi menor no +K do que no -K, durante a estação seca de 2011, a partir de 666 DAP. O conteúdo hídrico do solo foi menor, até 6 m de profundidade, no +K do que no –K, devido à maior superfície foliar transpiratória, à condutância estomática e ao fluxo de seiva. A fertilização potássica não acentuou a redução do LAI, durante períodos secos, como possível mecanismo para limitar o efeito negativo do déficit hídrico. A margem de segurança para confrontar o déficit hídrico severo parece altamente reduzida pela adubação potássica: a diferença entre  $\Psi_{pdw} e \Psi_{min}$  (gradiente do potencial hídrico entre o solo e as folhas, que controla a absorção da água do solo) foi apenas de 0,4 MPa no +K-C e de 1,0 MPa no -K-C, durante a estação seca de 2012. Por consequência, mesmo se não houver mortalidade das árvores no +K-C, durante os três primeiros anos de crescimento, falhas hidráulicas são mais susceptíveis de ocorrer nas árvores fertilizadas com K do que nas deficientes em K, durante os últimos anos de crescimento até o corte, ou durante períodos de déficit hídrico mais intensos ou mais prolongados. Nas árvores de *E. grandis*, de sete anos de idade, uma perda de 50% da condutividade ocorreu quando o potencial hídrico do solo atingiu -1,4 MPa (PAMMENTER; VANDER WILLIGEN, 1998). Em nosso experimento,  $\Psi_{pdw}$  diminuiu até -1,9 MPa no +K-C, enquanto se manteve acima de -0,9 MPa no -K-C, durante a estação seca de 2012.

A não ser que sejam desenvolvidos, ou intensificados, mecanismos de adaptação à seca pelo *E. grandis*, no nível da árvore (condutividade hidráulica, repartição de biomassa nas raízes, eficiência no uso da água, adaptação morfológica e fisiológica dos tecidos condutores), os efeitos benéficos do K sobre a adaptação à seca poderiam ser pouco eficientes para confrontar déficits hídricos maiores. Resultados similares foram apresentados por Stoneman et al. (1997) e White et al. (2009), que associaram, ao aumento do estresse hídrico e da mortalidade das árvores, a resposta do *E. marginata* e do *E. globulus*, respectivamente, em termos de crescimento, à adubação nitrogenada. Podar as árvores, ou reduzir a densidade de plantação, são práticas silviculturais capazes de minimizar o estresse hídrico das árvores e, consequentemente, o risco de mortalidade em áreas com disponibilidade de água limitada, sem afetar a produção de madeira (WILL et al., 2001; LAURENT; ANTOINE; JOEL, 2003;

WHITEHEAD; BEADLE, 2004; WHITE et al., 2009). Contudo, essas práticas têm custo elevado e podem favorecer a invasão das plantações pelas plantas daninhas e, com ela, a competição por água e por nutrientes. Em regiões com alto risco de seca, uma aplicação subóptima de fertilizante potássico no plantio, sem reduzir a densidade de plantação, constitui uma alternativa interessante para evitar a mortalidade das árvores durante períodos de déficit hídrico severo.

## 7 CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos neste estudo forneceram informações sobre a natureza dos ajustamentos estruturais e fisiológicos das árvores de *E. grandis*, submetidas a condições hídricas e nutricionais contrastantes, e permitiram verificar as hipóteses previamente formuladas. Em condição hídrica não limitante, a adubação potássica aumentou, expressivamente, a produção de madeira, pelo aumento da assimilação de carbono (aumento da superfície e da atividade foliar fotossintetizante), da repartição da biomassa na madeira e da eficiência de transpiração. Durante períodos secos, a adubação potássica melhorou alguns dos mecanismos de adaptação à seca, desenvolvidos pelo *E. grandis*, como a alta sensibilidade estomática ao déficit hídrico do solo e VPD, a rápida recuperação da taxa fotossintética no início das estações chuvosas, a redução no potencial osmótico e a absorção da água nas camadas profundas do solo.

Contudo, devido ao maior crescimento e à demanda de água das árvores, a adubação potássica agravou o déficit hídrico das plantações, tornando-as mais vulneráveis ao estresse hídrico severo. No contexto atual de mudanças climáticas, com a previsão de que se reduza o regime pluviométrico, os produtores de eucalipto, em regiões com risco de seca, deverão adaptar as práticas silviculturais (reduzir a densidade de plantio, diminuir as doses de fertilizantes, plantar clones com maior eficiência no uso da água), para reduzir a demanda hídrica das plantações e, consequentemente, o risco de mortalidade.

Os efeitos consideráveis do K sobre a fisiologia das árvores enfatizam a necessidade de levar em grande conta a nutrição desse elemento nos modelos preditivos de crescimento, utilizados nas plantações comerciais. Nessa direção, estudos futuros mais detalhados sobre os efeitos bioquímicos do K na árvore, durante a rotação inteira, fazem-se necessários para melhorar nossa compreensão sobre as interações entre a nutrição e o déficit hídrico e sobre a adaptação dos eucaliptos às mudanças climáticas globais. A falta de relação entre a eficiência no uso da água pelas folhas e a eficiência de transpiração na produção de madeira evidenciou a necessidade de integrar os processos, em vários níveis nas árvores (célula, órgão, planta inteira), a estudos relacionados à alocação do carbono dentro da planta (respiração, crescimento radicular, fluxo do floema, etc). Um experimento de marcação <sup>13</sup>C-CO<sub>2</sub>, nos

quatro tratamentos do experimento de redução de chuva de Itatinga, estudado neste doutorado, deveria fornecer resultados complementares que contribuirão para melhorar nossa compreensão do efeito do K sobre a produção e repartição de biomassa e a alocação de carbono nas árvores, em função da disponibilidade de água.

## REFERÊNCIAS

AGATI, G.; BIRICOLTI, S.; GUIDI, L.; FERRINI, F.; FINI, A.; TATTINI, M. The biosynthesis of flavonoids is enhanced similarly by UV radiation and root zone salinity in *L. vulgare* leaves. Journal of Plant Physiology, Amsterdam, v. 168, p. 204-212, 2011.

ALLEN, C. D. Climate-induced forest dieback: an escalating global phenomenon? **Unasylva**, Rome, v. 60, p. 231-232, 2009.

ALMEIDA, J. C. R.; LACLAU, J. P; GONÇALVES, J. L. de M.; RANGER J.; SAINT-ANDRÉ L. A positive growth response to NaCl applications in *Eucalyptus* plantations established on K-eficient soils. Forest Ecology and Management, Amsterdam, v. 259, p. 1786-1795, 2010.

AMTMANN, A.; HAMMOND, J. P.; ARMENGAUD, P.; WHITE, P. J. Nutrient sensing and signaling in plants: Potassium and phosphorus. Advances in Botanical Research, Amsterdam, v. 143, p. 209-257, 2006.

ANDRADE, E. N. de. **O eucalipto**. Jundiaí, SP: Cia. Paulista de Estradas de Ferro, 1961. 667 p.

ARMENGAUD, P.; BREITLING, R.; AMTMANN, A. The potassium dependent transcriptome of *Arabidopsis* reveals a prominent role of jasmonic acid in nutrient signalling. **Plant Physiology**, Rockville, v. 136, p. 2556-2576, 2004.

ARQUERO, O.; BARRANCO, D.; BENLLOCH, M. Potassium starvation increases stomatal conductance in olive trees. **Hortscience**, St Joseph, v. 41, p. 433-436, 2006.

ASHRAF, M.; OZTURK, M.; AHMAD, M. S. A. **Plant adaptation and phytoremediation**. Heidelberg: Springer, 2010. 481 p.

ABRAF - ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE PRODUTORES DE FLORESTAS PLANTADAS. Anuário Estatístico da ABRAF. Ano Base 2011. Brasília, DF, 2012. 150 p.

AMS - ASSOCIAÇÃO MINEIRA DE SILVICULTURA. Perspectivas e tendências do abastecimento de madeira para a indústria de base florestal no Brasil. Belo Horizonte, MG, 2005.

BAILEY, J. S.; LAIDLAW, A. S. Growth and development of white clover (*Trifolium repens* L.) as influenced by P and K nutrition. **Annals of Botany**, Oxford, v. 81, p. 783-786, 1998.

BARRS, H. D.; WEATHERLEY, P. E. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves. **Australian Journal of Biology Science**, Victoria, v. 15, p. 413-428, 1962.

BASILE, B.; REIDEL, E. J.; WEINBAUM, S. A.; DEJONG, T. M. Leaf potassium concentration, CO<sub>2</sub> exchange and light interception in almond trees (*Prunus dulcis* (Mill) D.A. Webb). Scientia Horticulturae, Amsterdam, v. 98, p. 185-194, 2003.

BEDNARZ, C. W.; OOSTERHUIS, D. M.; EVANS, R. D. Leaf photosynthesis and carbon isotope discrimination of cotton in response to potassium deficiency. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 39, p. 131-139, 1998.

BELLOTE, A. F. J. **Concentração, acumulação e exportação de nutrientes em** *Eucalyptus grandis* (Hill, ex Maiden) em função da idade. 1979. 129 p. Dissertação (Mestrado em Solos e Nutrição de Planta) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1979.

BENLLOCH-GONZÀLES, M.; ARQUERO, O.; FOURNIER, J. M.; BARRANCO, D.; BENLLOCH, M. K<sup>+</sup> starvation inhibits water-stress-induced stomatal closure. **Journal of Plant Physiology**, Amsterdam, v. 165, p. 623-630, 2008.

BERLYN, G. P.; MIKSCHE, J. P. **Botanical microtechnique and cytochemistry**. Ames, Iowa: Iowa University Press, 1976. 326 p.

BINKLEY, D.; STAPE, J. L.; RYAN, M. G. Thinking about efficiency of resource use in forests. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 193, p. 5-16, 2004.

BINKLEY, D.; STAPE, J. L.; BAUERLE, W. L.; RYAN, M. G. Explaining growth of individual trees: light interception and efficiency of light use by *Eucalyptus* at four sites in Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 259, p. 1704-1713, 2010.

BLEBY, T. M.; COLQUHOUN, I. J.; ADAMS, M. A. Hydraulic traits and water use of Eucalyptus on restored versus natural sites in a seasonally dry forest in southwestern Australia. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 274, p. 58-66, 2012.

BLUM, A. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. Journal of Plant Growth Regulation, New York, v. 20, n. 2, p. 135-148, 1996.

BOOTH, T. H. Eucalypt plantations and climate change. Forest Ecology Management, Amsterdam, v. 301, p. 28-34, 2013.

BRACELPA – Associação Brasileira de Celulose e Papel. **Indústria de celulose e papel brasileira anuncia investimentos**. São Paulo, 2010. Disponível em: http://www.bracelpa.org.br/bra2/?q=node/198. Acesso em: 06 dez. 2010.

BRANDO, P. M.; NEPSTAD, D. C.; DAVIDSON, E. A.; TRUMBORE, S. E.; RAY, D.; CAMARGO, P. Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: results of a throughfall reduction experiment. **Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Science**, London, v. 363, p. 1839-1848, 2008.

BROOKER, M. I. H. A new classification of the Genus *Eucalyptus* L'Her. (Myrtaceae). **Australian Systematic Botany**, Collingwood, v. 13, p. 79-148, 2000.

BUCK, A. L. New equations for computing vapor pressure and enhancement factor. Journal of Applied Meteorology, Washington, DC, v. 20, p. 1527-1532, 1981.

CABRAL, O.M.R.; GASH, J.H.C; ROCHA, H.R.; MARSDEN, C.; LIGO, M.A.V.; FREITAS, H.C.; TATSCH, J.D.; GOMES, E. Fluxes of CO<sub>2</sub> above a plantation of Eucalyptus in southeast Brazil. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 151, p. 49–59, 2011.

CAO, S.; SU, L.; FANG, Y. Evidence for involvement of jasmonic acid in the induction of leaf senescence by potassium deficiency in *Arabidopsis*. Canadian Journal of Botany, Ottawa, v. 84, p. 328-333, 2006.

CAKMAK, I.; HENGELER, C.; MARSCHNER, H. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 45, p. 1251-1257, 1994.

CAKMAK, I. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, Mönchhagen, v. 168, p. 521-530, 2005.

CALLISTER, A. N.; ARNDT, S. K.; ADES, P. K.; MERCHANT, A.; ROWELL, D.; ADAMS, M. A. Leaf osmotic potential of Eucalyptus hybrids responds differently to freezing and drought, with little clonal variation. **Tree Physiology**, Victoria, v. 28, p. 1297-1304, 2008.

CARTER, J. L.; WHITE, D. A. Plasticity in the Huber value contributes to homeostasis in leaf water relations of a mallee Eucalypt with variation to groundwater depth. **Tree Physiology**, Victoria, v. 29, p. 1407-1418, 2009.

CERNUSAK, L. A.; ARTHUR, D. J.; PATE, J. S.; FARQUHAR, G. D. Water relations link carbon and oxygen isotope discrimination to phloem sap sugar concentration in *Eucalyptus globulus*. **Plant Physiology**, Rockville, v. 131, p. 1544-1554, 2003.

CLEARWATER, M. J.; MEINZER, F. C. Relationships between hydraulic architecture and leaf photosynthetic capacity in nitrogen-fertilized *Eucalyptus grandis* trees. **Tree Physiology**, Victoria, v. 21, p. 683-690, 2001.

COKER, D. L.; OOSTERHUIS, D. M. Yield response to soil and foliar fertilization of waterdeficit-stressed cotton. In: NORMAN, R. J.; CHAPMAN, S. L. (Ed.). **Arkansas soil fertility studies.** Fayetteville: University of Arkansas, Agricultural Experiment Station, 2000. p. 78-83.

COKER, D. L.; OOSTERHUIS, D. M.; BROWN, R. S. Yield and physiological response of dryland and irrigated. cotton to potassium fertilization: a four-year summary. In: OOSTERHUIS, D. M. (Ed.). **Summaries of Arkansas cotton research**. Fayetteville: University of Arkansas, Agricultural Experiment Station, 2002. p. 104-109. (Research Series, 507).

COLLATZ, G. J.; BALL, J. T.; GRIVET, C.; BERRY, J. A. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration; a model that includes a laminar boundary layer. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 54, p. 107-136, 1991.

COOPMAN, R. E.; JARA, J. C.; BRAVO, L. A.; SÁEZ, K. L.; MELLA, G. R.; ESCOBAR, R. Changes in morpho-physiological attributes of *Eucalyptus globulus* plants in response to different drought hardening treatments. **Electronic Journal of Biotechnology**, Valparaiso, v. 11, n. 2, p. 30-39, 2008.

COSTA E SILVA, F.; SHVALEVA, A.; MAROCO, J. P.; ALMEIDA, M. H.; CHAVES, M. M.; PEREIRA, J. S. Responses to water stress in two *Eucalyptus globulus* clones differing in drought tolerance. **Tree Physiology**, Victoria, v. 24, p. 1165-1172, 2004.

COWAN, I. R. Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. **Encyclopedia of Plant Physiology**, Berlin, v. 12b, p. 589-613, 1982.

DARUNSONTAYA, T.; SUDDHIPRAKARN, A.; KHEORUENROMNE, I.; PRAKONGKEP, N.; GILKES, R. J. The forms and availability to plants of soil potassium as related to mineralogy for upland Oxisols and Ultisols from Thailand. **Geoderma**, Amsterdam, v. 170, p. 11-24, 2012.

DELAZAR, A.; KHODAIE, L.; AFSHAR, J.; NAHAR, L.; SARKER, S. D. Isolation and free-radical-scavenging properties of cyanidin 3-O-glycosides from the fruits of *Ribes biebersteinii* Berl. Acta Pharmaceutica, Amsterdam, v. 60, p. 1-11, 2010.

DEMIDCHIK, V.; CUIN, T. A.; SVISTUNENKO, D.; SMITH, S. J.; MILLER, A. J.; SHABALA, S.; SOKOLIK, A.; YURIN, V. *Arabidopsis* root K<sup>+</sup>-efflux conductance activated by hydroxyl radicals: single-channel properties, genetic basis and involvement in stress-induced cell death. **Journal of Cell Science**, Cambridge, v. 123, p. 1468-1479, 2010.

DIETRICH, P.; SANDERS, D.; HEDRICH, R. The role of ion channels in light dependent stomatal openning. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 52, p. 1959-1967, 2001.

DOWNTON, W.J.S.; LOVEYS, B.R.; GRANT, W.J.R. Stomatal closure fully accounts for the inhibition of photosynthesis by abscisic acid. **New Phytologist**, London, v. 108, p. 263–266, 1988.

DOMAN, D. C.; GEIGER, D. R. Effect of Exogenously Supplied Foliar Potassium on Phloem Loading in *Beta vulgaris* L. **Plant Physiology**, Rockville, v. 64, p. 528-533, 1979.

DUSSERRE, J.; CROZAT, Y.; WAREMBOURG, F. R.; DINGKUHN, M. Effects of shading on sink capacity and yield components of cotton in controled environments. **Agronomy Journal**, Madison, v. 22, p. 307-320, 2002.

DYE, P. J. Response of *Eucalyptus grandis* trees to soil water deficits. **Tree Physiology**, Victoria, v. 16, p. 233-238, 1996.

EGILLA, J. N.; DAVIES, F. T. J.; DREW, C. J.; DREW, M. C. Effect of potassium on drought resistance of *Hibiscus rosa-sinensis* cv. Leprechaun: Plant growth, leaf macro- and micronutrient content and root longevity. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 229, p. 214-224, 2001.

ENGLAND, J. R.; ATTIWILL, P. M. Patterns of growth and nutrient accumulation in expanding leaves of *Eucalyptus regnans* (Myrtaceae). Australian Journal of Botany, Victoria, v. 56, p. 44-50, 2008.

ENGLAND, J. R.; ATTIWILL, P. M. Changes in stomatal frequency, stomatal conductance and cuticle thickness during leaf expansion in the broad-leaved evergreen species, *Eucalyptus regnans*. **Trees**, Heidelberg, v. 25, n. 6, p. 987-996, 2011.

EPRON, D.; LACLAU, J.-P.; ALMEIDA, J. C. R.; GONÇALVES, J. L. M.; PONTON, S.; SETTE JUNIOR, C. R.; DELGADO-ROJAS, J. S.; BOUILLET, J.-P.; NOUVELLON, Y. Do changes in carbon allocation account for the growth response to potassium and sodium applications in tropical *Eucalyptus* plantations? **Tree Physiology**, Victoria, v. 31, p. 1-13, 2012.

FARIA, G. E.; BARROS, N. F.; NOVAIS, R. F.; NEVES, J. C. L.; TEIXEIRA, J. L. R. Produção e estado nutricional de povoamentos de *Eucalyptus grandis*, em segunda rotação, em resposta à adubação potássica. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 26, n. 5, p. 577-584, 2002.

FARQUHAR, G. D.; O'LEARY, M. H.; BERRY, J. A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 9, p. 121-37, 1982.

FISCHER, R. A. Stomatal opening: role of potassium uptake by guard cells. Science, Washington, DC, v. 160, p. 784-785, 2004.

FLEXAS, J.; RIBAS-CARBO, M.; HANSON, D. T.; BOTA, J.; OTTO, B.; CIFRE, J.; MCDOWELL, N.; MEDRANO, H.; KALDENHOFF, R. Tobacco aquaporin NtAQP1 is involved in mesophyll conductance to CO2 in vivo. **The Plant Journal**, Oxford, v. 48, p. 427-439, 2006.

FLEXAS, J.; BARBOURB, M. M.; BRENDEL, O.; CABRERA, H. M.; CARRIQUÍ, M.; DIAZ-ESPEJO, A.; DOUTHE, C.; DREYER, E.; FERRIO, J. P.; GALLE, A.; GALMÉS, J.; KODAMA, N.; MEDRANO, H.; NIINEMETS, U.; PEGUEROPINA, J. J.; POU, A.; RIBAS-CARBO, M.; TOMAS, M.; TOSENS, T.; WARREN, C. R. Mesophyll diffusion conductance to CO<sub>2</sub>: An unappreciated central player in Photosynthesis. **Plant Science**, Amsterdam, v. 193-194, p. 70-84, 2012.

FAO. Current world fertilizer trends and outlook to 2012. Rome, 2008. 34 p.

FAO. Situation des forêts du monde 2011. Rome, 2011. 176 p.

FORT, C.; FAUVEAU, M.L.; MULLER, F.; LABEL, P.; GRANIER, A.; DREYER, E. Stomatal conductance, growth and root signaling in young oak seedlings subjected to partial soil drying. **Tree Physiology**, Victoria, v. 17, p. 281–289, 1997.

FRANKS, P. J.; DRAKE, P. L.; FROEND, R. H. Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. **Plant, Cell and Environment,** Oxford, v. 30, p. 19-30, 2007.

FUSHENG, L. Potassium and water interaction. In: INTERNATIONAL WORKSHOP ON SOIL POTASSIUM AND K FERTILIZER MANAGEMENT, 2006, Guangxi, China. Guangxi, China: Guangxi University, Agricultural College, 2006. 32 p.

GALVEZ, D. A.; LANDHÄUSSER, S. M.; TYREE, M. T. Root carbon reserve dynamics in aspen seedlings: does simulated drought induce reserve limitation? **Tree Physiology**, Victoria, v. 31, p. 250-257, 2011.

GAVA, J. L.; GONÇALVES, J. L. M.; SHIBATA, F. Y.; CORRADINI, L. Eficiência relativa de fertilizantes fosfatados no crescimento inicial de eucalipto cultivado em solos do Cerrado. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 21, p. 497-504, 1997.

GÉRARDEAUX, E. Ajustement de la phénologie, de la croissance et de la production de biomasse du cotonnier (*Gossypium hirsutum* L.) face à des carences en potassium. 2009. 110 p. Thèse (Docteur en Sciences et environnement) - Université Bordeaux I, Ecole Doctorale des Sciences et Environnements, Bordeaux, 2009.

GIACOMELLI, V. S. Analise bioeconómica do sequestro de carbono e da divida ecológica: uma aplicação ao caso do Rio Grande do Sul. 2007. 456 p. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal de Santa Maria, Rio Grande do Sul, 2007.

GIBSON, A.; HUBICK, K. T.; BACHELARD, E. P. Effects of abscisic acid on morphological and physiological responses to water stress in *Eucalyptus camaldulensis* seedlings. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 18, p. 153-163, 1991.

GILBERT, M. E.; ZWIENIECKI, M. A.; HOLBROOK, N. M. Independent variation in photosynthetic capacity and stomatal conductance leads to differences in intrinsic water use efficiency in 11 soybean genotypes before and during mild drought. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 62, n. 8, p. 2875-2887, 2011.

GONÇALVES, J. L. M.; BENEDETTI, V. Nutrição e fertilização florestal. Piracicaba: IPEF, 2005. 427 p.

GONÇALVES, J. L. M.; STAPE, J. L.; BENEDETTI, V.; FESSEL, V. A. G.; GAVA, J. L. An evaluation of minimum and intensive soil preparation regarding fertility and tree nutrition. In: GONÇALVES, J. L. M.; BENEDETTI, V. (Ed.). Forest nutrition and fertilization. Piracicaba: IPEF, 2004. p. 13-64.

GONÇALVES, J. L. M.; STAPE, J. L.; LACLAU, J.-P.; BOUILLET, J.-P.; RANGER, J. Assessing the effects of early silvicultural management on long-term site productivity of fast growing eucalypt plantations: the Brazilian experience. **Southern Forests**, Grahamstown, v. 70, n. 2, p. 105-118, 2008.

GRANIER, A. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. **Annales des Sciences Forestières**, Paris, v. 42, p. 81-88, 1985.

GULICK, S. H.; CASSMAN, K. G. Exploitation of soil potassium in layered profiles by root systems of cotton and barley. **Soil Science Society of America Journal**, Madison, v. 53, p. 146-153, 1989.

HARAYAMA, H.; IKEDA, T.; ISHIDA, A.; YAMAMOTO, S.-I. Seasonal variations in water relations in current-year leaves of evergreen trees with delayed greening. **Tree Physiology**, Victoria, v. 26, p. 1025-1033, 2006.

HELLER, R.; ESNAULT, R.; LANCE, C. **Physiologie végétale. 1. Nutrition**. Paris: Dunod, Paris, 1998. 323 p.

HERBERT, M. A. Fertilizers and eucalypt plantations in South Africa. In: ATTIWILL, P. M.; ADAMS, M. A. (Ed.). **Nutrition of eucalypts**. Melbourne: CSIRO, 1996. p. 303-325.

HERNÁNDEZ, I.; ALEGRE, L.; MUNNÉ-BOSCH, S. Plant aging and excess light enhance flavan-3-ol content in *Cistus clusii*. Journal of Plant Physiology, Amsterdam, v. 168, p. 96-102, 2011.

HIKOSAKA, K. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover. **Annals of Botany,** Oxford, v. 95, p. 521-533, 2005.

HÖLTTÄ, T.; VESALA, T.; SEVANTO, S.; PERÄMÄKI, M.; NIKINMAA, E. Modeling xylem and phloem water flows in trees according to cohesion theory and Münch hypothesis. **Trees**, Heidelberg, v. 20, p. 67-78, 2006.

HOPKINS, W.G.; HÜNER, N. P. A. Introduction to plant physiology. 4. ed. New York: Wiley, 2009. 503 p.

HUBBARD, R. M.; STAPE, J.; RYAN, M. G.; ALMEIDA, A. C.; ROJAS, J. Effects of irrigation on water use and water use efficiency in two fast growing *Eucalyptus* plantations. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 259, n. 9, p. 1714-1721, 2010.

HUBER, S. C. Biochemical basis for effects of K-deficiency on assimilate export rate and accumulation of soluble sugars in soybean leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v. 76, p. 424-430, 1984.

HYLTON, L.O.; ULRICH, A.; CORNELIUS, D. R. Potassium and sodium interrelations in growth and mineral content of Italian Ryegrass. **Agronomy Journal**, Madison, v. 59, p. 311-314, 1967.

IGLESIAS TRABADO, G.; WILSTERMANN, D. *Eucalyptus* universalis. Global cultivated eucalypt forests map 2008. In: GIT FORESTRY CONSULTING'S EUCALYPTOLOGICS: Information resources on *Eucalyptus* cultivation worldwide. Disponível em: http://www.gitforestry.com. Acesso em: 19 jan. 2009.

IPCC - INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. **Climate change 2007** –the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007.

HEFFER, P.; PRUD'HOMME, M. World agriculture and fertilizer demand, global fertilizer supply and trade 2008-2009. Summary Report. In: INTERNATIONAL FERTILIZER INDUSTRY ASSOCIATION ENLARGED COUNCIL MEETING, 34., 2008, Ho Chi Minh City, Viet Nam. Paris: IFA, 2008. 10 p.

ISLAM, M. F. **Physiological aspects of water deficit and potassium nutrition interaction in rice, maize and cotton**. 1992. 264 p. Thesis (PhD in Philosophy – Crop Science Agronomy) - Central Luzon State University, Munoz, 1992.

JENSEN, C.R.; ANDERSEN, M.N.; LÖSCH, R. The effect of potassium application on leaf water relations characteristics of field grown barley plants (*Hordeum distichum* L.). **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 155-156, p. 423-426, 1993.

JIN, S. H.; HUANG, J. Q.; Li, X. Q.; Zheng, B. S.; WU, J. S.; WANG, Z. J.; LIU, G. H.; CHEN, M. Effects of potassium supply on limitations of photosynthesis by mesophyll diffusion conductance in *Carya cathayensis*. **Tree Physiology**, Victoria, v. 31, n. 10, p. 1142-51, 2011.

JONES, H. G. Plants and microclimate. 2. ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.

JORDAN-MEILLE, L.; PELLERIN, S. Leaf area establishment of a maize (*Zea Mays* L.) field crop under potassium deficiency. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 265, p. 75-92, 2004.

JORDAN-MEILLE, L.; PELLERIN, S. Shoot and root growth of hydroponic maize (*Zea mays* L.) as influenced by K deficiency. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 304, p. 157-168, 2008.

KANAI, S.; MOGHAIEBB, R. E.; EL-SHEMYC, H. A.; PANIGRAHID, R.; MOHAPATRAF, P. K.; ITO, J.; NGUYENA, N. T.; SANEOKAA, H.; FUJITA, K. Potassium deficiency affects water status and photosynthetic rate of the vegetative sink in green house tomato prior to its effects on source activity. **Plant Science**, Amsterdam, v. 180, p. 368-374, 2011.

KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. Water relations of plants and soils. New York: Academic Press, 1995.

KUCHENBUCH, R.; CLAASSEN, N.; JUNGK, A. Potassium availability in relation to soil moisture. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 95, n. 2, p. 233-243, 1986.

LACLAU, J. P.; ALMEIDA, J. C. R.; GONÇALVES, J. L. M.; SAINT-ANDRÉ, L.; VENTURA, M.; RANGER, J.; MOREIRA, R. M.; NOUVELLON, Y. Influence of nitrogen and potassium fertilization on leaf lifespan and allocation of above-ground growth in *Eucalyptus* plantations. **Tree Physiology**, Victoria, v. 29, p. 111-114, 2009.

LAUFF, D. B.; SANTA-MARÍA, G. E. Potassium deprivation is sufficient to induce a cell death program in *Saccharomyces cerevisiae*. **FEMS Yeast Research**, Chichester, v. 10, n. 5, p. 497-507, 2010.

LAURENT, M.; ANTOINE, N.; JOEL, G. Effects of different thinning intensities on drought response in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). Forest Ecology Management, Amsterdam, v. 183, p. 47-60, 2003.

LEIGH, R. A.; WYN JONES, R. G. A hypothesis relating critical potassium concentrations for growth to the distribution and functions of this ion in the plant cell. **New Phytologist**, London, v. 97, p. 1-13, 1984.

LEMCOFF, J. H.; GUARNASCHELLI, A. B.; GARAU, A. M.; PRYSTUPA, P. Elastic and osmotic adjustments in rooted cuttings of several clones of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. from southeastern Australia after a drought. **Flora**, Jena, v. 197, p. 134-142, 2002.

LEUNING, R. Modelling stomatal behavior and photosynthesis of *Eucalyptus grandis*. Australian Journal of Plant Physiology, Victoria, v. 17, p. 159-175, 1990.

LEWIS, N.; PHILLIPS, N. G.; LOGAN, B. A.; HRICKO, C. R.; TISSUE, D. T. Leaf photosynthesis, respiration and stomatal conductance in six *Eucalyptus* species native to mesic and xeric environments growing in a common garden. **Tree Physiology**, Victoria, v. 31, p. 997-1006, 2011.

LI, X. T.; CAO, P.; WANG, X. G.; CAO, M. J.; YU, H. Q. Comparison of gas exchange and chlorophyll fluorescence of low-potassium-tolerant and -sensitive soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] cultivars under low-potassium condition. **Photosynthetica**, Dordrecht, v. 49, p. 633-636, 2011.

LI, C.; WANG, K. Differences in drought responses of three contrasting *Eucalyptus microtheca* F. Muell. Populations. **Forest Ecology and Management,** Amsterdam, v. 179, p. 377-385, 2003.

LIMA, W. P.; JARVIS, P.; RHIZOPOULOU, S. Stomatal responses of *Eucalyptus* species to elevated CO<sub>2</sub> concentration and drought stress. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 60, n. 2, p. 231-238, 2003.

LIMOUSIN, J. M.; RAMBAL, S.; OURCIVAL, J. M.; RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; PÉREZ-RAMOS, I. M.; RODRÍGUEZ-CORTINA, R.; MISSON, L.; JOFFRE, R. Morphological and phenological shoot plasticity in a Mediterranean evergreen oak facing long-term increased drought. **Oecologia**, Heidelberg, v. 169, p. 565-577, 2012.

LINDHAUER, M. G. Influence of K nutrition and drought on water relations and growth of sunflower (*Helianthus annuus* L.). Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde, Berlin, v. 148, p. 654-669, 1985.

LOCKHART, J. A. An analysis of irreversible plant cell elongation. Journal of Theoretical Biology, Amsterdam, v. 8, p. 264-275, 1965.

LOLA DA COSTA, A. C.; GALBRAITH, D.; ALMEIDA, S.; PORTELA, B. T. T.; DA COSTA, M.; ATHAYDES, J. S. J.; BRAGA, A. P.; GONÇALVES, P. H. L.; OLIVEIRA, A. R. R.; FISHER, R.; PHILLIPS, O. L.; METCALFE, D. B.; LEVY, P.; MEIR, P. Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. **New Phytologist**, London, v. 187, p. 579-591, 2010.

LONGSTRETH, D. J.; NOBEL, P. S. Nutrient influences on leaf photosynthesis. Effects of nitrogen, phosphorus and potassium for *Gotsypium hirsutum* L. **Plant Physiology**, Rockville, v. 65, p. 541-543, 1980.

LUO, H. Y.; HE, J.; LEE, S. K. Interaction between potassium concentration and root-zone temperature on growth and photosynthesis of temperate lettuce grown in the tropics. **Journal of Plant Nutrition**, London, v. 35, p. 1004-1021, 2012.

LUQUET, D.; VIDAL, A.; DAUZAT, J.; BEGUE, A.; OLIOSO, A.; CLOUVEL, P. Using directional TIR measurements and 3D simulations to assess the limitations and opportunities of water stress indices. **Remote Sensing of Environment**, Amsterdam, v. 90, n. 1, p.53-62, 2004.

MALAVOLTA, E. Elementos de nutrição mineral de plantas. São Paulo: Agronômica Ceres, 1980. 251 p.

MALAVOLTA, E.; VITTI, E. C.; OLIVEIRA, S. A. Avaliação do estado nutricional das plantas (princípios e aplicações). 2. ed. Piracicaba: POTAFOS, 1997. 319 p.

MAQUÈRE, V. Dynamics of mineral elements under a fast-growing /*Eucalyptus*/ plantation in Brazil. Implications for soil sustainability. 2008. Thèse (Docteur en Sciences Forestières) - Agro Paris Tech, Paris, 2008.

MARSCHNER, H. Mineral nutrition of higher plants. New York: Academic Press, 1995. 889 p.

MARSCHNER, H.; KIRKBY, E.; CAKMAK, I. Effect of mineral nutritional status on shootroot partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 47, p. 1255-1263, 1996.

MCDOWELL, N.; POCKMAN, W. T.; ALLEN, C. D.; BRESHEARS, D. D.; COBB, N.; KOLB, T.; PLAUT, J.; SPERRY, J.; WEST, A.; WILLIAMS, D. G.; YEPEZ, E. A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **New Phytologist**, London, v. 178, p. 719-739, 2008.

MENGEL, K.; ARNEKE, W. W. Effect of potassium on the water potential, the osmotic potential, and cell elongation in leaves of *Phaseolus vulgaris*. **Plant Physiology**, Rockville, v. 54, p. 402-408, 1982.

MENGEL, K.; KIRKBY, E. **Principles of plant nutrition**. 4. ed. Worblaufen-Bern, Switzerland: International Potash Institute, 1987. 687 p.

MERCHANT, A.; RICHTER, A.; POPP, M.; ADAMS, M. Targeted metabolite profiling provides a functional link among eucalypt taxonomy, physiology and evolution. **Phytochemistry**, Amsterdam, v. 67, p. 402-408, 2006.

MERCHANT, M.; CALLISTER, A.; ARNDT, S.; TAUSZ M.; ADAMS M. Contrasting Physiological Responses of Six *Eucalyptus* Species to Water Deficit. **Annals of Botany**, Oxford, v. 100, p. 1507-1515, 2007.

METCALFE, D. B.; LOBO-DO-VALE, R.; CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; ARAGÃO, L. E. O. C.; MALHI, Y.; DA COSTA, A. L.; BRAGA, A. P.; GONÇALVES, P. L.; DE ATHAYDES, J.; DA COSTA, M.; ALMEIDA, S. S.; CAMPBELL, C.; HURRY, V.; WILLIAMS, M.; MEIR, P. Impacts of experimentally imposed drought on leaf respiration and morphology in an Amazon rain forest. **Functional Ecology**, Oxford, v. 24, p. 524-533, 2010.

MILLER, H. G. Dynamics of nutrient cycling in plantation ecosystems. In: BOWEN, G. D.; NAMBIAR, E. K. S. **Nutrition of plantation forests**. Wallingford: CAB Direct, 1984. p. 53-78, 1984.

MONTEITH, J. L. Climate and Efficiency of Crop Production in Britain. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences**, London, v. 281, p. 277-294, 1977.

MORGAN, J. M. Osmotic components and properties associated with genotypic differences in osmoregulation in wheat. Australian Journal of Plant Physiology, Victoria, v. 19, p. 67-76, 1992.

MORICONI, J. I.; BUET, A.; SIMONTACCHI, M.; SANTA-MARÍA, G. E. Near-isogenic wheat lines carrying altered function alleles of the Rht-1 genes exhibit differential responses to potassium deprivation. **Plant Science**, Amsterdam, v. 185-186, p. 199-207, 2012.

MÜNCH, E. Die Stoffbewegungen in Der Pflanze. Jena, Germany: Gustav Fischer, 1930.

NARDINI, A.; SALLEO, S.; JANSEN, S. More than just a vulnerable pipeline: xylem physiology in the light of ion-mediated regulation of plant water transport. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 62, n. 14, p. 4701-4718, 2011.

NAUTIYAL, S.; BADOLA, H. K.; PAL, M.; NEGI, D. S. Plant responses to water stress: changes in growth, dry matter production, stomatal frequency and leaf anatomy. **Biologia Plantarum**, Oxford, v. 36, n. 1, p. 91-97, 1994.

NEPSTAD, D. C.; TOHLVER, I. M.; RAY, D.; MOUTINHO, P.; CARDINOT, G. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. **Ecology**, Ithaca, v. 88, n. 9, p. 2259-2269, 2007.

NGUGI, M. R.; DOLEY, D.; HUNT, M. A.; RYAN, P.; DART, P. Physiological responses to water stress in *Eucalyptus cloeziana* and *E. argophloia* seedlings. **Trees**, Heidelberg, v. 18, p. 381-389, 2004.

NIINEMETS, Ü. Research review. Components of leaf dry mass per area-thickness and density-alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. **New Phytologist**, London, v. 144, p. 35-47, 1999.

NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, Ithaca, v. 82, p. 453-469, 2001.

NOUVELLON, Y.; LACLAU, J.-P.; EPRON, D.; KINANA, A.; MABIALA, A.; ROUPSARD, O.; BONNEFOND, J.-M.; Le MAIRE, G.; MARSDEN, C.; SAINT-ANDRE, L. Withinstand and seasonal variations of specific leaf area in a clonal *Eucalyptus* plantation in the Republic of Congo. Forest Ecology and Management, Amsterdam, v. 259, p. 1796-1807, 2010.

OLIVEIRA, J. T. S.; HELLMEISTER, J. C.; SIMÕES, J. W.; TOMAZELLO, M. F. Characterization of seven eucalypt wood species to civil construction: 1- dendrometrics evaluations of the trees. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 56, p. 113-124, 1999.

ONANUGA, A. E.; JIANG, P.; ADL, S. Phosphorus, potassium and phytohormones promote chlorophyll production differently in two cotton (*Gossypium hirsutum*) varieties grown in hydroponic nutrient solution. Journal of Agricultural Science, Cambridge, v. 4, n. 2, p.157-166, 2012.

O'TOOLE, J. C.; TREHARNE, K.; TURNIPSEED, M.; CROOKSTON, K.; OZBUN, J. Effect of potassium nutrition on leaf anatomy and net photosynthesis of *Phaseolus vulgaris* L. **New Phytologist**, London, v. 84, p. 623-630, 1980.

PAMMENTER, N. W.; VANDER WILLIGEN, C. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. **Tree Physiology**, Victoria, v. 18, p. 589-593, 1998.

PANGLE, R. E.; HILL, J. P.; PLAUT, J. A.; YEPEZ, E. A.; ELLIOT, J. R.; GEHRES, N.; MCDOWELL, N. G.; POCKMAN, W. T. Methodology and performance of a rainfall manipulation experiment in a pi non-juniper woodland. **Ecosphere**, Ithaca, v. 3, n. 4, a. 28, 2012.

PANTIN, F.; SIMONNEAU, T.; ROLLAND, G.; DAUZAT, M.; MULLER, B. Control of Leaf Expansion: A Developmental Switch from Metabolics to Hydraulics. **Plant Physiology**, Rockville, v. 156, p. 803-815. 2011.

PANTIN, F; SIMONNEAU, T; MULLER, B. Coming of leaf age: control of growth by hydraulics and metabolics during leaf ontogeny. **New Phytologist**, London, v. 196, p. 349–366, 2012.

PATE, J.; SHEDLEY, E.; ARTHUR, D.; ADAMS, M. Spatial and temporal variations in phloem sap composition of plantation-grown *Eucalyptus globulus*. **Oecologia**, Heidelberg, v. 117, p. 312-322, 1998.

PEÑUELAS, J.; SAVE, R.; MARFA, O.; SERRANO, L. Remotely measured canopy temperature of greenhouse strawberries as indicator of water status and yield under mild and very mild water stress conditions. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 58, n. 1-2, p. 63-77. 1992.

PEÑUELAS, J.; LLORET, F.; MONTOYA, R. Severe drought effects on Mediterranean woody flora in Spain. **Forest Science**, Bethesda, v. 47, p. 214-218, 2001.

PETTIGREW, W. T. Potassium influences on yield and quality production for maize, wheat, soybean and cotton. **Plant Physiology**, Rockville, v. 133, p. 670-681, 2008.

PINKARD, E. A.; PATEL, V.; MOHAMMED, C. Chlorophyll and nitrogen determination for plantation-grown *Eucalyptus nitens* and *E. globulus* using a non-destructive meter. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 223, p. 211-217, 2006.

PITA, P.; PARDOS, J. A. Growth, leaf morphology, water use and tissue water relations of *Eucalyptus globulus* clones in response to water deficit. **Tree Physiology**, Victoria, v. 21, p. 599-607, 2001.

PRYOR, L. D. **The biology of eucalypts**. London: Edward Arnold, 1976. 82 p. (Institute of Biology's Studies in Biology, 61).

QUICK, W. P.; CHAVES, M. M.; WENDLER, R.; DAVID, M.; RODRIGUES, M. L.; PASSAHARINHO, J. A.; PEREIRA, J. S.; ADCOCK, M. D.; LEEGOOD, R. C.; STITT, M. The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 15, n. 1, p. 25-35, 1992.

RAMBAL, S.; OURCIVAL, J.-M.; JOFFRE, R.; MOUILLOT, F.; NOUVELLON, Y.; REICHSEIN, M.; ROCHETEAU, A. Drought controls over conductance and assimilation of a Mediterranean evergreen ecosystem: scaling from leaf to canopy. **Global Change Biology**, Oxford, v. 9, p. 1813-1824, 2003.

RASCHKE, K. Stomatal action. Annual Review of Plant Physiology, Palo Alto, v. 26, p. 309-340, 1975.

REDDY, K. R.; ZHAO, D. Interactive effects of elevated  $CO_2$  and potassium deficiency on the photosynthesis, growth, and biomass partitionning of cotton. Field Crops Research, Amsterdam, v. 94, p. 201-213, 2005.

REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences of The USA**, Washington, DC, v. 94, p. 13730-13734, 1997.

RICHARDS, F. J. A flexible growth function for empirical use. Journal of Experimental Botany, Oxford, v.10, p. 290-300, 1959.

RICHARDS, A. E.; FORRESTER, D. I.; BAUHUS, J.; SCHERER-LORENZEN, M. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. **Tree Physiology**, Victoria, v. 30, p. 1192-1208, 2010.

RITCHIE, G. A.; HINCKLEYT, M. The pressure chamber as an instrument for ecological research. Advances in ecological research, London, vol. 9, p.165-264, 1975.

RUEHR, N.K.; OFFERMANN, C.A.; GESSLER, A.; WINKLER, J.B.; FERRIO, J.P.; BUCHMANN, N.; BARNARD, R.L. Drought effects on allocation of recent carbon: from beech leaves to soil CO<sub>2</sub> efflux. **New Phytologist**, London, v. 184, p. 950-961, 2009.

SAITO, T.; TERASHIMA, I. Reversible decreases in the bulk elastic modulus of mature leaves of deciduous *Quercus* species subjected to two drought treatments. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 27, v. 863-875, 2004.

SAITO, T.; SOGA, K.; HOSON, T.; TERASHIMA I. The Bulk Elastic Modulus and the Reversible Properties of Cell Walls in Developing Quercus Leaves. **Plant Cell Physiology**, Oxford, v. 47, n. 6, p. 715-725, 2006.

SARDANS, J.; PEÑUELAS, J. Drought changes phosphorus and potassium accumulation patterns in an evergreen Mediterranean forest. **Functional Ecology**, London, v. 21, p. 191-201, 2007.

SAS INSTITUTE. SAS/STAT software and enhancement, release 6.11. Cary, NC, 1999.

SAUR, E.; NAMBIAR, E. K. S.; FIFE, D. N. Foliar nutrient retranslocation in *Eucalyptus globulus*. **Tree Physiology**, Victoria, v. 20, p. 1105-1112, 2000.

SCHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; HEMINGSEN, E. A.; BRADSTREET, E. D. Hydrostatic pressure and osmotic potencials in leaves of mangroves and some other plants. **Proceedings of the National Academy Science of the USA**, Washington, DC, v. 51, p. 119-125, 1965.

SEFTON, C. A.; MONTAGU, K. D.; ATWELL, B. J.; CONROY, J. P. Anatomical variation in juvenile eucalypt leaves accounts for differences in specific leaf area and CO<sub>2</sub> assimilation rates. **Australian Journal of Botany**, Victoria, v. 50, p. 301-310, 2002.

SEN GUPTA, A.; BERKOWITZ, G. A. Osmotic adjustment, symplast volume, and nonstomatally mediated water stress inhibition of photosynthesis in wheat. **Plant Physiology**, Rockville, v. 85, p. 1040-1047, 1987.

SHARKEY, T. D.; BERNACCHI, C. J.; FARQUHAR, G. D.; SINGSAAS, E. L. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 30, p. 1035-1040, 2007.

SILVEIRA, R. L. V. A.; GONÇALVES, J. L. M.; GONÇALVES, A. N.; BRANCO, E. F. Levantamento e estudo de mercado de fertilizantes em florestas brasileiras. Relatório Técnico. Piracicaba: IPEF/FEALQ, 1995. 117 p.

SOCIEDADE BRASILEIRA DE SILVICULTURA. **Fatos e números do Brasil Florestal - 2007**. São Paulo, 2008. 92 p. Disponível em: <a href="http://www.sbs.org.br/FatoseNumerosdoBrasilFlorestal.pdf">http://www.sbs.org.br/FatoseNumerosdoBrasilFlorestal.pdf</a>>. Acesso em: 23 set. 2009.

SPERRY, J. S.; HACKE, U. G.; OREN, R.; COMSTOCK, J. P. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 25, p. 251-263, 2002.

STAPE, J. L.; RYAN, M. G.; BINKLEY, D. Testing the utility of the 3-PG model for growth of *Eucalyptus grandis-urophylla* with natural and manipulated supplies of water and nutrients. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 193, p. 219-234, 2004.

STAPE, J. L.; RYAN, M. G.; BINKLEY, D.; GOMES, A. D. N. Water use, water limitation, and water use efficiency in a *Eucalyptus* plantation. **Bosque**, Valdivia, v. 25, n. 2, p. 35-41, 2004.

STITT, M.; LUNN, J.; USADEL, B. Arabidopsis and primary photosynthetic metabolism: more than the icing on the cake. **Plant Journal**, Oxford, v. 61, p. 1067-1091, 2010.

STONEMAN, G. L.; CROMBIE, D. S.; WHITFORD, K.; HINGSTON, F. J.; GILES, R.; PORTLOCK, C. C.; GALBRAITH, J. H.; DIMMOCK, G. M. Growth and water relations of *Eucalyptus marginata* (jarrah) stands in response to thinning and fertilization. **Tree Physiology**, Victoria, v. 16, p. 267-274, 1996.

SUBBARAO, G. V.; ITO, O.; BERRY, W. L.; WHEELER, R. M. Sodium: a functional plant nutrient. **Critical Reviews in Plant Sciences**, Boca Raton, v. 22, p. 391-416, 2003.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Plant physiology. 2. ed. Sunderland: Sinauer Associates, 1998. 792 p.

TARDIEU, F.; SIMONNEAU, T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 49, p. 419-432, 1998.

TARDIEU, F.; GRANIER, C.; MULLER, B. Modelling leaf expansion in a fluctuating environment: are changes in specific leaf area a consequence of changes in leaf expansion rate? **New Phytologist**, London, v. 143, p. 33-43, 1999.

TARDIEU, F. Plant tolerance to water deficit: physical limits and possibilities for progress. **Comptes Rendus Geoscience**, Paris, v. 337, p. 57-67, 2005.

TEZARA, W.; MITCHELL, V. J.; DRISCOLL, S. D.; LAWLOR, D. W. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. **Nature**, London, v. 401, p. 914-917, 1999.

TOMEMORI, H.; HAMAMURA, K.; TANABE, K. Interactive effects of sodium and potassium on the growth and photosynthesis of spinach and komatsuna. **Plant Production Science**, Tokyo, v. 5, n. 4, p. 281-285, 2002.

TOSENS, T.; NIINEMETS, Ü.; VISLAP, V.; EICHELMANN, H.; CASTRO DÍEZ, P. Developmental changes in mesophyll diffusion conductance and photosynthetic capacity under different light and water availabilities in *Populus tremula*: how structure constrains function. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 35, p. 839-856, 2012.

TURNER, N. C. Techniques and experimental approaches for the measurement of water plant Status. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 58, p. 339-366, 1981.

TURNER, N. C. Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. **Irrigation Science**, Sydney, v. 9, p. 289-308, 1988.

TURNER, N. C.; SCHULZE, E. D.; GOLLAN, T. The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water contents. I. Species comparisons at high soil water contents. **Oecologia**, Heidelberg, v. 63, p. 338-342, 1984.

TYREE, M. T.; HAMMEL, H. T. Measurement of turgor pressure and water relations of plants by pressure-bomb technique. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 23, p. 267-282, 1972.

TYREE, M. T.; RICHTER, H. Alternative methods of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications II. Curvilinearity in water potential isotherms. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 60, p. 911-916, 1982.

WAKEEL A.; FAROOQ, M.; QADIR, M.; SCHUBERT, S. Potassium Substitution by Sodium in Plants. **Critical Reviews in Plant Sciences**, Boca Raton, v. 30, n. 4, p. 401-413, 2011.

WARREN, C. R.; DREYER, E.; TAUSZ, M.; ADAMS, M. A. Ecotype adaptation and acclimation of leaf traits to rainfall in 29 species of 16-year-old *Eucalyptus* at two common gardens. **Functional Ecology**, London, v. 20, p. 929-940, 2006.

WARREN, C. R.; BLEBY, T.; ADAMS, M. A. Changes in gas exchange versus leaf solutes as a means to cope with summer drought in *Eucalyptus marginata*. **Oecologia**, Heidelberg, v. 154, p. 1-10, 2007.

WARREN, C. R.; ARANDA, I.; CANO, F. Responses to water stress of gas exchange and metabolites in *Eucalyptus* and *Acacia* spp. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 34, n. 10, p. 1609-1629, 2011.

WELTZIN, J. F.; LOIK, M. E.; SCHWINNING, S. Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. **Bio Science**, Washington, DC, v. 53, p. 941-952, 2003.

WENG, X.-Y.; ZHENG, C.-J.; XU, H.-X.; SUN, J.-Y. Characteristics of photosynthesis and functions of the water–water cycle in rice (*Oryza sativa*) leaves in response to potassium deficiency. **Physiologia Plantarum**, Oxford, v. 131, p. 614-621, 2007.

WHITE, D. A.; BEADLE, C. L.; WORLEDGE, D. Leaf water relations of *Eucalyptus globulus* ssp. globulus and *E. nitens*: seasonal, drought and species effects. **Tree Physiology**, Victoria, v. 16, p. 469-476, 1996.

WHITE, D. A.; TURNER, N. C.; GALBRAITH, J. H. Leaf water relations and stomatal behavior of four allopatric *Eucalyptus* species planted in Mediterranean southwestern Australia. **Tree Physiology**, Victoria, v. 20, p. 1157-1165, 2000.

WHITE, D. A.; CROMBIE, D. S.; KINAL, J. K.; BATTAGLIA, M.; MCGRATH, J. F.; MENDHAMA, D. S.; WALKER, S. N. Managing productivity and drought risk in *Eucalyptus globulus* plantations in south-western Australia. Forest Ecology and Management, Amsterdam, v. 259, p. 33-44, 2009.

WHITEHEAD, D.; BEADLE, C. L. Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*: a review. Forest Ecology and Management, Amsterdam, v. 193, p. 113-140, 2004.

WILL, R. E.; BARRON, G. A.; COLTER-BURKES, E.; SHIVER, B.; TESKEY, R. O.; Relationship between intercepted radiation, net photosynthesis, respiration, and the rate of stem volume growth of *Pinus taeda* and *Pinus Elliottii* stands of different densities. Forest Ecology Management, Amsterdam, v. 154, p. 155-163, 2001.

WINGLER, A.; ROITSCH, T. O. Metabolic regulation of leaf senescence: interactions of sugar signalling with biotic and abiotic stress responses. **Plant Biology**, Berlin, v. 10, p. 50-62, 2008.

WRIGHT, S.J.; YAVITT, J.B.; WURZBURGER, N.; TURNER, B.L.; TANNER, E.V.J.; SAYER, E.J.; SANTIAGO, L.S.; KASPARI, M.; HEDIN, L.O.; HARMS, K.E.; GARCIA, M.N.; CORRE, M.D. Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland Tropical Forest. **Ecology**, Ithaca, v. 92, n. 8, p.1616-1625, 2011.

YUAN, G.; LUO, Y.; SUN, X.; TANG, D. Evaluation of a crop water stress index for detecting water stress in winter wheat in the north china plain. Agricultural Water Management, Amsterdam, v. 64, n. 1, p. 29-40, 2004.

ZHAO, D.; OOSTERHUIS, D. M.; BEDNARZ, C. W. Influence of potassium deficiency on photosynthesis, chlorophyll content, and chloroplast ultrastructure of cotton plants. **Photosynthetica**, Dordrecht, v. 39, p. 103-109, 2001.