

**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Caracterização da capacidade fotossintética e da condutância estomática
em árvores de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e de *Pinus taeda* em
Itatinga, São Paulo**

Rafaela Lorenzato Carneiro

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestra em Ciências, Programa: Recursos Florestais.
Opção em: Silvicultura e Manejo Florestal

**Piracicaba
2013**

Rafaela Lorenzato Carneiro
Engenheiro Florestal

**Caracterização da capacidade fotossintética e da condutância estomática em árvores de
Pinus caribaea var. *hondurensis* e de *Pinus taeda* em Itatinga, São Paulo**

Orientador:
Prof. Dr. **JOSÉ LUIZ STAPE**

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestra em Ciências, Programa: Recursos Florestais.
Opção em: Silvicultura e Manejo Florestal

Piracicaba
2013

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - DIBD/ESALQ/USP**

Carneiro, Rafaela Lorenzato

Caracterização da capacidade fotossintética e da condutância estomática em árvores de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e de *Pinus taeda* em Itatinga, São Paulo / Rafaela Lorenzato Carneiro.- - Piracicaba, 2013.

84 p: il.

Dissertação (Mestrado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 2013.

1. *Pinus* 2. Fotossíntese 3. Condutância estomática 4. Transpiração 5. Déficit de pressão de vapor 6. Curva A/Ci I. Título

CDD 634.9751
C289c

“Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor”

Aos meus sempre amados pais, Armindo da Silva Carneiro (*in memorian*) e Magaly Lorenzato Carneiro, e à minha querida irmã Jordana pelo amor, carinho e por sempre acreditarem e me apoiarem em todas as minhas decisões.

DEDICO

Aos meus avós maternos Armando Lorenzato (*in memorian*) e Odette Zanarotti Lorenzato e
Aos meus avós paternos José da Silva Carneiro (*in memorian*) e Austrália Daneze Carneiro,
pelas grandes lições de vida.

OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

- A Deus, pela fé e pela capacitação concedida para a finalização deste trabalho.
- Ao Prof. Dr. José Luiz Stape, pela oportunidade, pelos ensinamentos, por toda sua dedicação e exemplo.
- À Eng. Florestal e grande amiga Juliana Soares Biruel Munhoz, por sua amizade, ensinamentos pessoais e profissionais, seu exemplo de vida e sua parceria no Projeto PPPIB.
- Ao pesquisador Dr. Chris Maier, por todos seus ensinamentos, paciência e dedicação.
- Ao Prof. Dr Antônio Natal Gonçalves por todo seu apoio e o incentivo.
- À Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga e todos os seus funcionários por todo o apoio e contribuição fornecidos durante a realização deste trabalho.
- Ao Grupo Florestal Monte Olimpo, por ser à base de minha formação acadêmica e por toda a contribuição na finalização deste trabalho.
- Aos estagiários do PPPIB, Rafael Rodrigues Junior, Guilherme Sinício Barros, Marina Blanco Montó e Ivan Balcão por toda dedicação e apoio.
- Aos meus colegas do LEFS e da pós graduação Alexandre de Vicente Ferraz, Eduardo Moré de Mattos, Gabriel Prata, Isabel Deliberali, José Henrique Bazani, Juliana Soares Biruel Munhoz, Marcela Zapata, Maria Rosa Daniel Muianga, Raoni Ikuma Nogueira e Otávio Camargo Campoe, pelos bons momentos, e por toda transferência de conhecimentos.
- Aos Pesquisadores Clayton Alvares e Otavio Camargo Campoe, pelo incentivo e por sempre estarem dispostos a ajudar no que for preciso.
- Ao grande amigo José Martins por toda contribuição fornecida.
- Aos Professores e pesquisadores Dra. Beatriz Appezzato-da-Glória, Dr. Carlos Alberto Martinez y Huaman, Dr. Dan Binkley, Dr. Fernando Seixá, Dr. Itamar Bognola, Dr. José Alvares, Dr. José Leonardo de Moraes Gonçalves, Dr. Rafael Rubilar, Dr. Robert Hubbard, Tim Albaugh, Dr. Tim Martim, Dr. Tom Fox, por todas as contribuições fornecidas nesta dissertação.
- Ao Marcelo Corrêa Alves e a SIELSALQ por toda a atenção e auxílio com as análises estatísticas.
- Ao IPEF e a todas as empresas e funcionários do Projeto PPPIB por todo o auxílio fornecido.
- À Marli Kasue Misaki Soares, técnica do Laboratório de Anatomia Vegetal ESALQ/USP pelo auxílio técnico prestado.

- À CAPES pela bolsa de estudo fornecida.
- À toda minha família por toda confiança depositada em mim e me servir de grande inspiração.
- Ao Everson Della Giustina pelo companherismo, paciência e apoio durante esta minha etapa.
- Às minhas queridas amigas da República Saia-Justa que possibilitaram momentos especiais, crescimento pessoal, apoio e muito incentivo.
- Às minhas queridas amigas Eng. Agrônomas Ana Beatriz Campos Almeida Prado e Ayeska Hubner Souza pela amizade, companherismo, incentivo e pelos momentos únicos que passamos.
- À todos que participaram deste trabalho e de minha vida.

SUMÁRIO

RESUMO	9
ABSTRACT	11
1 INTRODUÇÃO.....	13
2 DESENVOLVIMENTO.....	17
2.1 Caracterização do <i>Pinus caribaea</i> var. <i>hondurensis</i>	17
2.2 Caracterização do <i>Pinus taeda</i>	18
2.3 Fotossíntese em coníferas	19
2.3.1 Relação fotossíntese e produtividade	20
2.3.2 Relação Fotossíntese e condições ambientais	20
2.3.3 Relação fotossíntese e nutrição mineral	22
2.4 Controle estomático.....	23
2.5 Modelo Farquhar e von Caemmerer.....	24
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	27
3.1 Descrição da área de estudo.....	27
3.1.1 Delineamento experimental.....	28
3.1.2 Variáveis climáticas.....	29
3.1.3 Variáveis edáficas.....	30
3.2 Avaliações Dendrométricas	30
3.2.1 Inventário Florestal.....	30
3.2.2 Biomassa do fuste.....	31
3.3 Avaliações Fisiológicas	31
3.3.1 Determinação da fotossíntese máxima (A _{max}).....	31
3.3.2 Fotossíntese, condutância estomática e transpiração <i>versus</i> DPV.	33
3.3.3 Determinação da área foliar específica (AFE) e do nitrogênio foliar.....	35
3.5 Caracterização dos estômatos.....	37
3.4 Determinação das Curvas A/Ci	38
3.5 Análises estatísticas	39
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	41
4.1 Características climáticas	41
4.2 Características edáficas.....	46
4.3 Avaliações biométricas.....	46

4.4 Fotossíntese máxima sob condições ambientais	48
4.5 Fotossíntese, condutância estomática e transpiração	50
4.6 Respostas da fotossíntese em relação ao DPV	54
4.7 Respostas da condutância estomática em relação ao DPV	55
4.8 Relação entre fotossíntese e transpiração.....	57
4.9 Área Foliar Específica e Nitrogênio foliar	58
4.10 Caracterização dos estômatos	60
4.11 Taxa máxima de carboxilação da rubisco (V_{cmax}) e taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}).....	61
4.12 Relação entre crescimento e fotossíntese.....	70
5 CONCLUSÃO	73
REFERÊNCIAS.....	75

RESUMO

Caracterização da capacidade fotossintética e da condutância estomática em árvores de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e de *Pinus taeda* em Itatinga, São Paulo

Realizaram-se campanhas em árvores de cinco anos de idade de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e *Pinus taeda* em parcelas controle (sem fertilização e sem irrigação) e parcelas fertilizadas e irrigadas, durante o verão e o inverno de 2012 visando caracterizar as seguintes variáveis fisiológicas: i) Capacidade máxima fotossintética (A_{max}); ii) Fotossíntese ao longo do dia (A); iii) Variação da condutância estomática (g_s) em relação ao aumento do déficit de pressão de vapor (DPV); e iv) Taxas máximas de carboxilação (V_{cmax}) e de transporte de elétrons (J_{max}) via curvas A/C_i . O estudo foi realizado no projeto Produtividade Potencial do *Pinus* no Brasil, localizado na Estação Experimental da ESALQ/USP em Itatinga-SP. Foram escolhidas três árvores médias por parcela para as avaliações fisiológicas, realizadas com o LiCor 6400XT. A mensuração da A_{max} foi realizada no terço médio da copa, em dois galhos por árvore e em duas posições por galho, sendo realizada das 8 às 10 horas, e o comportamento da A , g_s com o aumento do DPV, ocorreram de hora em hora, das 11 às 15 horas. Ao final, as acículas foram coletadas para a determinação da área foliar específica (AFE) e do nitrogênio foliar. As curvas A/C_i foram realizadas nas três árvores, um galho por árvore e duas posições por galho, entre 8 e 12 horas. Aos cinco anos o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* apresenta o dobro do volume de madeira do que o *Pinus taeda*. As duas avaliações fisiológicas mostraram valores similares entre tratamentos, para cada espécie. Os valores de A_{max} foram maiores durante o verão e o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* mostrou grande sensibilidade, comparativamente ao *Pinus taeda*. Ao analisar os dados de A e g_s ao longo do dia, observa-se também maiores variações do *Pinus caribaea* var. *hondurensis*. Os valores médios de A_{max} para o verão e o inverno foram $8,2$ e $4,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e $6,8$ e $6,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e o *Pinus taeda*, respectivamente. Ocorreu redução dos valores de A e g_s com o aumento do DPV, para ambas as campanhas em relação ao *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e somente no inverno para o *Pinus taeda*. As duas espécies apresentaram relação positiva entre fotossíntese e transpiração, sendo que o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* apresenta maior eficiência no uso da água. As médias da AFE e nitrogênio foliar foram de $9,6 \text{ m}^2\text{kg}^{-1}$, $10,1 \text{ g Kg}^{-1}$ e $10,0 \text{ m}^2\text{kg}^{-1}$, $13,4 \text{ g Kg}^{-1}$, para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e *Pinus taeda*, respectivamente. Em relação aos parâmetros fotossintéticos o *Pinus taeda* se destacou em ambas as campanhas, com valores médios de V_{cmax} e J_{max} maiores que o *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, relacionado à maiores concentrações de nitrogênio foliar. Não houve relação entre o crescimento em biomassa das árvores e as medições da fotossíntese a nível foliar, indicando que outros processos a nível de copa, uso e alocação de fotossintetizados devem ser investigados para explicar a diferença de crescimento.

Palavras-chave: *Pinus*; Fotossíntese; Condutância estomática; Transpiração; Déficit de pressão de vapor; Curva A/C_i

ABSTRACT

Characterization of photosynthetic capacity and stomatal conductance in trees of *Pinus caribaea* var. *hondurensis* and *Pinus taeda* in Itatinga, São Paulo

The campaigns were conducted in trees with five years old of *Pinus caribaea* var. *hondurensis* and *Pinus taeda* in control plots (no fertilization and no irrigation) and fertilized and irrigated plots during summer and winter of 2012 to characterize the physiological variables: i) maximum photosynthetic capacity (A_{max}), ii) Photosynthesis throughout the day (A); iii) Changes in stomatal conductance (g_s) in relation to the increase in vapor pressure deficit (VPD), and iv) Maximum rates of carboxylation (V_{cmax}) and maximum rates of electron transport (J_{max}) based on A/Ci curves. The study was conducted in the project Potential Productivity of *Pinus* in Brazil, located at the Experimental Station of ESALQ/USP in Itatinga-SP. Three average trees per plot were chosen for physiological evaluations, performed with the LiCor 6400XT. The A_{max} measurement was performed in the middle third of the crown, in two branches per tree and two positions per branch, taken from 8 to 10am. To get the response of A and g_s with increasing VPD, the measurements continued every hour, from 11 am to 3 pm. At the end of the measurements, the needles were collected for determination of specific leaf area (SLA) and leaf nitrogen (N). The A/Ci curves were performed in three trees, one branch per tree and two positions per branch were taken from 8 am to 12 pm. At five years, the *Pinus caribaea* var. *hondurensis* showed two-fold the wood volume of *Pinus taeda*. Both physiological measurements showed similar results between treatments for each species. A_{max} values were higher during summer, and *Pinus caribaea* var. *hondurensis* showed greater sensitivity compared to *Pinus taeda*. A and g_s throughout the day showed higher variation in *Pinus caribaea* var. *hondurensis*. The average values of A_{max} for summer and winter were 8.2, 4.8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 6.75, 6.3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for *Pinus caribaea* var. *hondurensis* and *Pinus taeda*, respectively. There was a reduction of A and g_s with the increasing of DPV, for both campaigns for the *Pinus caribaea* var. *hondurensis* and only in winter campaign for *Pinus taeda*. Thus, the two species have different behaviors in response to climatic changes. The two species showed a positive relationship between photosynthesis and transpiration, with *Pinus caribaea* var. *hondurensis* showing greater water use efficiency. The average SLA and needle nitrogen were 9.6 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$, 10.1 g kg^{-1} and 10 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$, 13.4 g kg^{-1} for *Pinus caribaea* var. *hondurensis* and *Pinus taeda*, respectively. Photosynthetic parameters in *Pinus taeda* was higher in both campaigns, with average values of V_{cmax} and J_{max} greater than in *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, related to higher concentration of needle nitrogen. There was no relationship between tree biomass growth and leaf-level measurements of photosynthesis, indicating that other processes at crown level, use and allocation of photosynthates should be investigated to explain the difference in growth.

Keywords *Pinus*; Photosynthesis; Stomatal conductance; Transpiration; Vapor pressure deficit; A/Ci Curve

1 INTRODUÇÃO

A cultura do *Pinus* destaca-se no setor florestal brasileiro, ocupando uma área de 1,6 milhão de hectares (ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE PRODUTORES DE FLORESTAS PLANTADAS, ABRAF 2012). Esse gênero é cultivado, principalmente, nas regiões Sul, detentora de 80% da produção nacional, e Sudeste do Brasil. A importância da cultura do *Pinus* relaciona-se à produção de madeira de fibras longas para celulose, também aptas para movelaria e construção.

Segundo Kronka, Bertolani e Herrera-Ponce (2005), a produtividade média do *Pinus* no Brasil é de $25 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, podendo ultrapassar, em determinados locais, $45 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$. Esse gênero, apesar de adaptado a solos com baixa fertilidade, responde ao manejo nutricional e a maiores aportes hídricos. (BALLONI, 1984; BIZON, 2005; ALBAUGH; ALLEN; FOX, 2006; MUNHOZ, 2011).

Para alcançar o potencial produtivo das plantações, o estudo dos fatores que influenciam o crescimento florestal torna-se de extrema importância, com destaque para o clima, através da radiação fotossinteticamente ativa, da temperatura, da umidade do ar e da água no solo. Nessa direção, também se devem destacar a disponibilidade de nutrientes, as características do material genético e os fatores bióticos (LARCHER, 2006).

O crescimento das árvores constitui um fenômeno complexo, pois integra muitos processos fisiológicos, influenciados pelo material genético e pela disponibilidade dos recursos ambientais (McGARVEY; MARTIN; WHITE, 2004). Stape, Binkley e Ryan (2004) estabeleceram que o entendimento dos efeitos, causados pelos processos fisiológicos, sobre o crescimento florestal facilita a determinação do manejo florestal, de acordo com a disponibilidade dos recursos naturais existentes.

A produtividade de uma floresta tem, como bases, a capacidade fotossintética, o índice de área foliar, a respiração, os padrões de alocação de carbono na planta, o uso e a eficiência dos recursos disponíveis (STAPE; BINKLEY; RYAN, 2004; RYAN et al., 2010).

Assim, a caracterização fotossintética, o comportamento dos estômatos e as taxas de transpiração da planta tornam-se relevantes, por um lado, para entender-se o crescimento florestal sob condições adversas de clima, e, por outro, para avaliarem-se as respostas e a adaptação de cada espécie às mudanças ambientais, de modo a relacioná-las à produtividade final (PORTE & LOUSTAN, 1998).

Os processos de fotossíntese e de transpiração ligam-se, intimamente, por meio dos estômatos, vias de entrada do CO_2 no interior da planta e de saída da água pela transpiração, e responsáveis pelas trocas gasosas das plantas (TATAGIBA et al., 2007). Quando ocorre a

resistência da difusão da água da folha para a atmosfera, os estômatos se fecham, a fim de evitar o estresse hídrico na planta. Como decorrência, impedem a entrada de CO₂ e, simultaneamente, diminuem a eficiência fotossintética (TAIZ; ZEIGER, 2004). Segundo Larcher (2006), a condutância estomática é fortemente influenciada pela luz, pelo potencial hídrico da planta, relacionado à umidade tanto do solo quanto do ar, e, indiretamente, pela temperatura. A umidade do ar e a temperatura afetam o déficit de pressão de vapor próxima à superfície da folha, influenciando, assim, a abertura dos estômatos.

Atualmente, estudos sobre o aumento de CO₂ no ar têm sido ponto-chave para a compreensão desse efeito sobre a produtividade, uma vez que a resposta desse parâmetro é rápida no nível de planta (FARQUAR e CAEMMERER, 1982). Para melhor entender a relação entre o aumento do CO₂ e o efeito causado no interior da planta, durante o processo de realização da fotossíntese, Farquhar; Von Caemmerer; Berry (1980) estabeleceram um modelo que relaciona as características bioquímicas, a influenciar as trocas gasosas em plantas, — a taxa máxima de carboxilação da rubisco (V_{max}) — à taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}). A partir dessas duas variáveis, é possível quantificar a ação dos fatores externos e internos da planta sobre os componentes da fotossíntese e, conseqüentemente, a produtividade líquida de uma floresta.

No Brasil, o gênero *Pinus* é plantado tanto em regiões subtropicais como tropicais, embora com espécies distintas: o *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, tropical, e o *Pinus taeda*, subtropical. As tropicais tendem a ser espécies mais produtivas que as subtropicais, porém mais sensíveis às geadas, o que impede seu uso em áreas mais frias. Dessa forma, a comparação entre ambas as espécies, quanto à fotossíntese, num espaço para cujo clima elas apresentam aptidão, como o sul do Estado de São Paulo, possibilitará analisar se a fisiologia, no nível foliar, pode explicar tal diferença de produtividade.

O projeto Produtividade Potencial do *Pinus* no Brasil (PPPIB), coordenado pelo Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais (IPEF), realizou um ensaio experimental com *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e *Pinus taeda* na Estação Experimental de Ciências Florestais da ESALQ/ USP, em Itatinga, SP. Em árvores na idade de cinco anos, divididas entre as parcelas-controle (sem fertilização e sem irrigação) e as parcelas sob manejo intensivo (fertilizadas e irrigadas), investigou-se, no nível foliar, a diferenciação entre as espécies e entre os tratamentos quanto à fotossíntese.

Nesse contexto, os objetivos deste trabalho foram: (i) caracterizar a capacidade máxima do *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e do *Pinus taeda* de fixar CO₂ em manejo mínimo e intensivo; (ii) caracterizar as taxas fotossintéticas, a condutância estomática, a

transpiração e as respostas ao aumento do déficit de pressão de vapor e (iii) estimar as taxas máximas de carboxilação da rubisco e a taxa máxima de transporte de elétrons, durante o verão e o inverno. As seguintes hipóteses foram testadas:

- I. O *Pinus caribaea* var. *hondurensis* apresentará maior produtividade que o *Pinus taeda*.
- II. O *Pinus caribaea* var. *hondurensis* apresentará maiores valores de A_{max} , V_{cmax} e J_{max} no nível foliar que o *Pinus taeda*.
- III. O *Pinus caribaea* var. *hondurensis* será menos sensível ao déficit de pressão de vapor que o *Pinus taeda*.
- IV. As maiores taxas fotossintéticas serão encontradas durante o verão, estação quente e chuvosa para ambas as espécies; e
- V. As maiores taxas fotossintéticas serão encontradas no tratamento de silvicultura intensiva, para ambas as espécies.

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Caracterização do *Pinus caribaea* var. *hondurensis*

O *Pinus caribaea* Morelet possui três variedades: *Pinus caribaea* Morelet var *caribaea*, *Pinus caribaea* Morelet var *hondurensis* (PCH) e *Pinus caribaea* Morelet var *bahamensis*. Dentre as três variedades, o *Pinus caribaea* var *hondurensis* apresenta, em geral, a maior produtividade, constituindo a espécie de *Pinus* tropical mais plantada no mundo (LITTLE; DORMAN, 1952).

O PCH é encontrado, naturalmente, de forma fragmentada entre 18° N (Belize) e 12° N (Nicaraguá), do nível do mar até 850 metros de altitude em Honduras e Belize (BARRET; GOLFARI 1962). Recentemente, áreas naturais foram encontradas em El Salvador (CENTRAL AMERICA AND MÉXICO CONIFEROUS RESOURCE COOPERATIVE - CAMCORE, 1996).

Nas regiões de origem, essa espécie cresce em solos de baixa fertilidade, sem ocorrência de geadas e com períodos de seca de até seis meses, temperaturas médias anuais entre 20°C e 27°C e precipitação anual de 950 a 3500 mm (BARRET; GOLFARI, 1962).

O *Pinus caribaea* var. *hondurensis* possui, em geral, três acículas por fascículo, embora se possam encontrar quatro ou cinco delas, e o crescimento fenológico a partir do mês de setembro até o início de abril, no hemisfério sul (BARRET; GOLFARI, 1962).

Em algumas áreas naturais e plantadas com essa espécie, verificou-se uma alteração no crescimento do tronco, conhecida como “Fox Tail” e caracterizada por um longo crescimento dos fustes sem ramificação (BERTOLANI; NICOLIELO, 1977). No Brasil, essa anomalia é comum; para tentar diminuí-la e até minimizá-la, programas de melhoramento têm sido realizados. Kageyama e Caser (1982), em estudo de procedências na região Nordeste, observaram que as litorâneas possuem maior tendência a desenvolver a "Fox Tail".

Outro fator de extrema importância para avaliar espécies potenciais para o Brasil é a resistência ao déficit hídrico. O *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, em estudo, mostrou um nível intermediário de resistência à seca, se comparado a outras espécies do mesmo gênero. Nas áreas naturais, ele apresentou forte influência em sua produtividade, quanto ao déficit hídrico e à matocompetição, durante os primeiros anos, com pouca tolerância a solos mal drenados (LAMB, 1973).

Golfari (1967) definiu, como áreas potenciais de plantio de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* no Brasil, do centro-norte do estado de São Paulo até próximo à região norte, restringindo-se a áreas com a ocorrência de geada e à região do semi-árido. Estudos mostraram grande variação de produtividade para as diferentes procedências existentes, sendo

de extrema importância instalar ensaios para verificar a adaptação das progênies às áreas comerciais (GOLFARI; CASER, 1977; KAGEYAMA; CASER, 1982; LIMA, 1990).

As plantações de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* apresentam crescimento de moderado a alto no Brasil, com média de 30 a 45 m³ ha⁻¹ ano⁻¹, apresentando a sua madeira densidade básica de baixa a moderada, prestando-se a diversas utilizações e apresentando, em seu tronco, boa capacidade de produção de resina.

2.2 Caracterização do *Pinus taeda*

O *Pinus taeda* constitui uma espécie subtropical, que ocorre, naturalmente, no sudeste dos Estados Unidos da América, sendo encontrado de Delaware (39° N) até a região central da Flórida (28° N). Ocorre, ainda, no leste do Texas, no sudoeste de Oklahoma e no sudeste de Arkansas, totalizando uma área de 12 milhões de hectares (SCHULTZ, 1997).

O ambiente natural da espécie é predominantemente úmido, com verões longos e quentes e invernos amenos. Verifica-se, nessas regiões, ampla variação de temperatura média anual, de 13°C nos estados do norte até 21°C no centro da Flórida. No verão, a média de temperatura pode alcançar 24°C, apresentando, frequentemente, dias com temperatura acima de 38°C. No inverno, as médias variam de 2°C a 17°C, podendo ocorrer ocasionalmente temperaturas de -23°C, o que limita, diretamente, a produtividade da espécie (HOCKER, 1956; SHIMIZU; HIGA, 1981; SCHULTZ, 1997). O *Pinus taeda* é encontrado em solos de tipo amplamente variado, desde o nível do mar até 2500 metros de altitude (KRONKA; BERTOLANI; HERRERA-PONCE, 2005).

A precipitação anual, na maioria dos ecossistemas naturais do *Pinus taeda*, varia de 1220 a 1630 mm. Algumas regiões possuem a maior concentração de chuva nos meses de dormência, durante o inverno; já outras, no período de maior crescimento, durante a primavera e o verão. As maiores concentrações de chuva nos meses de maior crescimento amenizam o efeito do déficit hídrico; quanto à tolerância à seca, a espécie é moderada (BAKER; BALMER, 1983).

O *Pinus taeda* apresenta muita eficiência no uso de nutrientes, uma vez que os absorve de sua própria ciclagem e possui alta captura de nitrogênio, por suas associações micorrízicas (SCHULTZ, 1997). Por isso pode crescer em solos de baixa fertilidade. A espécie possui, normalmente, três acículas por fascículo, embora também se possam encontrar duas ou quatro delas. As acículas possuem um comprimento médio de 13 a 22 cm e diâmetro que varia de 1,2 a 1,4 mm. A longevidade de um fascículo, no hemisfério norte, é de aproximadamente dois

anos, enquanto seu período de crescimento vai de março a setembro (ALBAUGH et al., 2010).

No Brasil, o *Pinus taeda* é a espécie mais plantada em seu gênero, concentrando-se 80% dos plantios na região Sul do país, em, aproximadamente, um milhão de hectares. A espécie obteve boa adaptação nessa região do Brasil, onde há clima ameno, com inverno frio e sem déficit hídrico acentuado (GOLFARI; CASER; MOURA, 1978). Essas características climáticas também podem ser encontradas no estado de São Paulo e no sul do estado de Minas Gerais.

A madeira da espécie presta-se a amplo campo de utilização industrial: produção de celulose, papel, madeira serrada e reconstituída, laminados. Atualmente, com a melhoria dos tratamentos silviculturais e com o melhoramento genético, a produtividade e a qualidade da madeira aumentaram significativamente, se comparadas às das primeiras plantações.

2.3 Fotossíntese em coníferas

A fotossíntese é a principal rota biossintética do planeta. Através desse processo, a energia física da radiação solar é convertida em energia química, armazenada sob a forma de compostos orgânicos, essenciais para todo o ciclo vital do ecossistema. O processo fotossintético é dividido em duas fases: i) fase fotoquímica, relacionada à absorção, através da clorofila, da radiação fotossinteticamente ativa; a energia provinda da luz é utilizada para formar ATP e NADPH e ii) fase de fixação de CO₂ e de formação de compostos orgânicos, por meio do ATP e do NADPH.

As taxas fotossintéticas são influenciadas por diversos fatores, principalmente pela radiação, pela temperatura, pela água e pela disponibilidade de nutrientes (GHOLZ; LIMA, 1997). Também o são pela anatomia foliar, pela concentração de CO₂ no ar próximo às câmaras estomáticas, pelos processos fotoquímicos no interior da planta (LANDSBERG, 2010) e pelas características individuais das acículas, como a área foliar específica (OREN et al., 1986).

As folhas das coníferas são conhecidas como acículas, estruturas tridimensionais, capazes de capturar a incidência solar em diversos ângulos, além de possuir estômatos em todos os lados, o que favorece o processo fotossintético, as trocas gasosas e a regulação hídrica da planta (STENBERG et al., 1994). As acículas de coníferas são caracterizadas como espessas, com cutículas estruturadas por cera epicular, espessas paredes epidérmicas; além disso, frequentemente, possuem mesófilo fotossinteticamente simétrico (ESAU, 1977). Essas características mostram-se importantes para defender a planta em relação ao estresse hídrico,

nutricional e climático (variações na temperatura e na umidade do ar) e para facilitar a absorção de luz.

Um estudo de Gulías; Flexas; Mus (2003) verificou que as espécies de coníferas apresentaram taxas de fotossíntese e condutância estomática 30 a 40% menores que as espécies herbáceas, decíduas e semidecíduas, porém com altos valores quanto à eficiência no uso da água.

Segundo Lacher (2006), existem diversas variações de fotossíntese entre as espécies arbóreas, podendo as coníferas apresentar, conforme a espécie, uma variação de 2 a 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Segundo Gholz e Lima (1997), as taxas fotossintéticas das coníferas são inferiores às encontradas para o gênero *Eucalyptus*.

2.3.1 Relação fotossíntese e produtividade

A máxima produtividade de uma floresta ocorre quando ela apresenta seu maior índice de área foliar (IAF); após atingir esse ponto, a taxa de crescimento da floresta decai substancialmente (BINKLEY et al., 2002). Segundo Albaugh et al. (1998), o pico do IAF, em um estudo na Carolina do Norte, com *Pinus taeda*, foi encontrado entre 10 e 15 anos, em tratamentos fertilizados. Diversos autores relacionam, positivamente, a produtividade de uma floresta à sua área foliar e associam esses fatores às taxas fotossintéticas, à transpiração, à respiração e à interceptação luminosa (JARVIS; LEVERENZ, 1983; WARING, 1983; ALBAUGH et al., 1998; CAMPOE et al., 2012).

O crescimento de uma floresta ocorre através da quantidade de carbono fixado e transformado em compostos orgânicos pela árvore; todavia a compreensão de como se fixa o carbono durante a fotossíntese não é capaz de explicar, isoladamente, o ganho em madeira de uma floresta (MARRICHI, 2009). Para tanto, faz-se necessário conhecer os processos de alocação de carbono, nos diferentes compartimentos da planta, e a disponibilidade e a eficiência dos recursos luminosos, hídricos e nutricionais (LINDER, 1987; STAPE; BINKLEY; RYAN, 2004; RYAN et al., 2010; CAMPOE, 2012).

O processo de respiração, em plantações florestais com o gênero *Pinus*, é importante no balanço de carbono dessas florestas, podendo consumir mais de 60% do carbono fixado pela fotossíntese (RYAN et al., 1994).

2.3.2 Relação Fotossíntese e condições ambientais

As taxas fotossintéticas variam conforme a hora do dia e a estação do ano, uma vez que resultam de fatores complexos, como a variação da radiação, a temperatura, a água no

solo e a umidade relativa do ar; também as determina a idade da planta, que se pode associar à diminuição do índice de área foliar e a maiores taxas de respiração.

A radiação marca o início do processo fotoquímico e também estimula a abertura dos estômatos e a atividade da rubisco, para fixar CO₂ (PORTIS, 2003). Baixas taxas de radiação provocam limitações na fotossíntese e baixos ganhos de carbono, diminuindo a produtividade das plantas (LAMBERS; CHAPIN; PONS, 2008). Na direção contrária, a alta incidência de radiação pode causar danos, por meio da fotoinibição. Também se verificou que altas temperaturas e déficit hídrico provocam diminuição nas taxas fotossintéticas (OGREN; EVANS, 1992).

Teskey e Will (1999) observaram um aumento da fotossíntese, no sentido da base ao topo da copa, causado pela maior exposição das folhas à luz solar. As folhas de sombra, tipicamente, apresentam menores taxas fotossintéticas e menores pontos de compensação da luz; contudo, quando folhas de sombra e de sol são expostas à baixa luminosidade, as folhas de sombra apresentam maiores taxas fotossintéticas. O fato resulta de estas folhas possuírem baixas taxas de respiração por unidade de área foliar (LAMBERS; CHAPIN; PONS, 2008).

Outra variável que afeta, diretamente, a fotossíntese é a temperatura, que influencia os processos metabólicos da planta e a eficácia de diversas enzimas. As coníferas, em geral, apresentam, como limite de temperatura mínima, para que o processo de fotossíntese ocorra (TESKEY et al. 1994), uma próxima ao congelamento; já a máxima, entre 35 e 42 °C, variando a temperatura ótima entre 15 e 30°C, dependendo de cada espécie.

Sabe-se que muitas espécies, após passarem um longo período de altas ou baixas temperaturas, sofrem danos estruturais, por não apresentarem boa aclimatação. Nessa direção, as folhas de coníferas são adaptadas a diferentes temperaturas, ao longo de seu ciclo de crescimento, até a senescência, uma vez que suas folhas permanecem vivas e produtivas por mais de um ano e são submetidas a diferentes características climáticas de cada estação, com destaque às espécies temperadas (TESKEY et al. 1994).

As altas temperaturas favorecem o processo de oxigenação pela rubisco, diminuindo a carboxilização; favorecem também o transporte de elétrons, a condutância estomática (WALCROFT et al., 1997; LAMBERS; CHAPIN; PONS, 2008; RENNENBERG et al., 2006) e o aumento da respiração (PRICE; BLACK, 1990). Já as baixas temperaturas causam baixa disponibilidade de fósforo nos cloroplastos, prejudicando o transporte das trioses fosfatos para o citosol.

A falta de água tem um efeito inibidor no processo fotossintético, porque afeta, diretamente, os processos bioquímicos, como o transporte de elétrons, as atividades das

enzimas, a regulação da abertura estomática (LAMBERS; CHAPIN; PONS, 2008). Além disso, diminuem o transporte de minerais que afetam a fotossíntese (GONÇALVES, 1982).

Altos valores de déficit hídrico e/ ou de déficit de pressão de vapor do ar (DPV) são os maiores limitadores do ganho de carbono em plantações florestais nas regiões tropicais (GHOLZ; LIMA, 1997). Nessas condições, os estômatos devem ser aptos a controlar sua abertura, de modo que equilibrem a perda de água e o crescimento florestal (LIMA; JARVIS; RHIZOPOULOU, 2003).

Outro fator atuante na fotossíntese é a concentração de CO₂: sob baixas concentrações, a fotossíntese é limitada pela capacidade de carboxilação da rubisco; sob maiores concentrações, a capacidade fotossintética passa a ser limitada pela possibilidade de o ciclo de Calvin regenerar a molécula aceptora ribulose – 1,5 bifosfato, associada ao transporte de elétrons. Contudo, sob altas concentrações de CO₂, as taxas fotossintéticas continuam altas, pelo predomínio da carboxilação sobre a oxigenação. Bowes (1993) encontrou, para plantas C₃, um crescimento de 30 a 60% com a concentração de CO₂ duplicada, conforme seu estado nutricional.

2.3.3 Relação fotossíntese e nutrição mineral

Diversos estudos demonstram a importância dos nutrientes para a sobrevivência, o desenvolvimento e boas taxas de produtividade das plantações florestais (WILL et al., 2001; ALBAUGH et al., 2004; RYAN et al., 2004; STAPE et al., 2008; LACLAU et al., 2010).

A adequada manutenção de nutrientes envolve-se, diretamente, com o processo fotossintético nas plantas, por relacionar-se ao teor de clorofila e de cloroplasto nas folhas, à eficiência de carboxilação e à regeneração da rubisco e ao controle da abertura estomática, pela taxa de saturação e pela compensação de luz e CO₂ (TESKEY et al., 1994).

Todos os nutrientes essenciais operam, de maneira conjunta, em favor do desenvolvimento da planta, sendo o nitrogênio e o magnésio componentes das clorofilas e ativadores de enzimas. Já o potássio relaciona-se ao transporte de elétrons nos tilacóides, à abertura e ao fechamento dos estômatos, além de ao controle osmótico da planta (ZHAO; OOTERHUIS; BERNARZ, 2001) O fósforo é componente dos nucleotídeos e armazenador de energia (MALAVOLTA, 2006), enquanto o manganês, o ativador da fotólise, sendo sua deficiência bem acentuada em coníferas (ALBERTI et al., 2000). O ferro, o cobalto e o cobre funcionam como cofatores na ativação de enzimas.

O nitrogênio é o nutriente associado ao crescimento e ao desenvolvimento das plantas; participa dos processos fisiológicos, com destaque para a fixação de carbono, apresentando

uma relação direta entre a respiração e a fotossíntese, a alocação de carbono, a dinâmica das raízes finas e a decomposição (RYAN et al., 1995).

A alocação de nitrogênio para os compostos fotossintéticos dentro da planta é de extrema importância para maximizar os ganhos de carbono. Esse fato relaciona-se, diretamente, à área foliar específica das folhas (AFE – área foliar projetada, ou superficial, por unidade de massa foliar).

Diversos estudos mostram a relação entre: a fotossíntese e o aumento de nitrogênio foliar para a planta, como maiores atividades da rubisco; o aumento de suas taxas de carboxilação e de transporte de elétrons (EVANS, 1989; WARREN et al., 2003; HIKOSAKA, 2004), o aumento das taxas de saturação de luz e de CO₂ na fotossíntese (EVANS, 1989) e o aumento da fotossíntese nas folhas que recebem maior densidade de fótons (fotossinteticamente) ativos (PPFD) (NIINEMETS, 1995).

O nitrogênio também constitui um nutriente essencial para o auxílio de aclimação das plantas a diversos fatores ambientais, que interferem em seu crescimento; assim, aperfeiçoa os processos fotossintéticos (LEVERENZ, JAVIS, 1979; TESKEY, et al., 1994).

2.4 Controle estomático

Os estômatos são os maiores reguladores de trocas gasosas na planta, controlando, simultaneamente, a entrada de CO₂ e a saída de água; conseqüentemente, controlam também o processo fotossintético e a transpiração (JONES, 1997). A resistência estomática é diretamente influenciada pela abertura dos poros: quanto maior a abertura, menor a resistência. Esta é controlada pela diferença de turgência entre as células-guarda e as células epidérmicas adjacentes, controladas pelo transporte ativo de íons de potássio das células adjacentes para as células-guarda, que resulta no consumo da energia fornecida pelo ATP.

O controle estomático tem sido muito estudado, por sua alta relação com a fixação de carbono (e as altas interferências sofridas pelo estresse hídrico e nutricional), com a irradiação, com o potencial hídrico da planta, com o déficit de pressão de vapor e com a concentração de CO₂ (TAIZ; ZEIGER, 2004; LANDSBERG; SANDS, 2011).

Sabe-se que a única porta de entrada do CO₂, assim como a única saída de água pela transpiração, nas plantas, são os estômatos, uma vez que as folhas se revestem de uma cutícula impermeável, o que reforça a importância do controle estomático. Em ambientes extremamente úmidos, as taxas de perda d'água são maiores que a absorção de CO₂; o fato poderia ser ainda mais intenso em ambientes secos, caso não existisse a resistência da abertura estomática (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Brodribb et al. (2009) observaram que o aumento de CO₂ nas plantas causou uma evidente diminuição na condutância estomática nas angiospermas, que se associa a uma possível otimização na eficiência do uso da água por essas plantas, o que não foi encontrado nas coníferas.

A condutância estomática em plantas bem adaptadas é responsável por cerca de 20% da limitação total da fotossíntese (JONES, 1997). Segundo Watts, Neilson e Jarvis (1976), o déficit da pressão de vapor é o principal limitante da condutância estomática, quando não existe limitação de luz.

Diversos autores encontraram aumento da sensibilidade da condutância estomática com o aumento do déficit da pressão de vapor (DPV) (LANGE et al., 1971; OREN et al., 1999; OREN; PATAKI, 2001). Ewers; Oren; Sperry (2000) estudaram o efeito do aumento do DPV na condutância estomática do *Pinus taeda* e observaram uma redução significativa. Já Marshall e Waring (1984) compararam duas espécies de coníferas e seis espécies folhosas; como resultado, verificaram a maior sensibilidade na condutância estomática das coníferas em relação ao aumento do DPV.

2.5 Modelo Farquhar e von Caemmerer

Segundo Farquhar e Sharkey (1982), o aumento da disponibilidade de CO₂ para as plantas acarreta um aumento da taxa fotossintética, causada pelo aumento de carboxilação da rubisco. A taxa de carboxilação, isto é, a velocidade com a qual o CO₂ absorvido é processado, relaciona-se, principalmente, ao suprimento de CO₂, à concentração do acceptor e à atividade da enzima rubisco. Esta depende da temperatura, do potencial hídrico da célula, da adequação dos minerais disponíveis e do estado de desenvolvimento e de atividade da planta (LACHER, 2006).

As baixas concentrações de CO₂ inibem a carboxilação da rubisco e favorecem o processo de oxigenação. Em altas concentrações de CO₂, a fotossíntese passa a ser limitada pela capacidade de o ciclo de Calvin regenerar a molécula acceptora ribulose – 1,5 bisfosfato, que depende do transporte de elétrons (TAIZ; ZEIGER, 2004). Além da concentração de CO₂, a redução da capacidade de carboxilação pode ser atribuída ao acúmulo de carboidrato nas plantas (MOORE et al., 1999), à diluição do N foliar pelo carboidrato ou à alta demanda de nitrogênio foliar (LUO; FIELD; MOONEY, 1994; YIN, 2002).

Farquhar; Von Caemmerer; Berry (1980) e Farquhar e von Caemmerer (1982) propuseram um modelo capaz de estimar as taxas fotossintéticas, através das mínimas limitações possíveis impostas pela atividade de carboxilação da rubisco (V_{cmax}), ou pelas

taxas de transporte de elétrons, representados pela regeneração da rubisco (J_{max}). Ambos os parâmetros dependem da concentração intracelular de CO_2 (C_i) e da condutância estomática (g_s , $mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) (LANDSBERG; SANDS, 2011).

A regulação estomática controla a quantidade de carbono interno na planta, a fim de obter uma concentração de CO_2 adequada às limitações impostas pela capacidade de carboxilização e aos limites de regeneração da ribulose 1,5 bisfosfato (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Diversos autores seguem o modelo de Farquhar; Von Caemmerer; Berry (1980), com algumas modificações. Abaixo, está representado o modelo descrito por Farquhar e von Caemmerer, citado em Landsberg e Sands (2011).

A taxa de assimilação é obtida por meio da equação 1:

$$A = \min(A_c, A_j) - R_d, \quad (1)$$

Onde: A_c e A_j ($mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) são as taxas de assimilação quando a carboxilização é limitada pela rubisco e pela regeneração da RuBP, respectivamente, e R_d ($mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) é a taxa de respiração no escuro. A assimilação pode ser limitada também pelas taxas de triose fosfato (A_p), esta limitação ocorre sob condições de alta radiação e suprimento de CO_2 juntamente com baixas temperatura (LANDSBERG; SANDS, 2011).

A assimilação limitada pela regeneração da rubisco é apresentada na equação 2:

$$A_c = \frac{V_{cmax} (C_i - \Gamma^*)}{C_i + K_c \left(1 + \frac{O}{K_o}\right)}, \quad (2)$$

Onde: C_i (Pa) é a pressão parcial de CO_2 intracelular, Γ^* (Pa) é o ponto de compensação do CO_2 , V_{cmax} ($mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) taxa de máxima carboxilização da Rubisco, K_c e K_o são constantes de Michaelis-Menten para a carboxilização e oxigenação, respectivamente, e O (Pa) é a pressão parcial intracelular de O_2 .

O Γ^* pode ser calculado pela equação 3, sendo V_{omax} a taxa de máxima oxigenação da Rubisco:

$$\Gamma^* = \frac{1}{2} \frac{V_{omax} K_c}{V_{cmax} K_o} O, \quad (3)$$

Quando a carboxilização é limitada pela regeneração da rubisco via transporte de elétrons, tem-se:

$$A_j = \frac{J(C_i - \Gamma^*)}{4(C_i + 2\Gamma^*)}, \quad (4)$$

Onde J ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) é a taxa de transporte de elétrons. Este parâmetro está associado à densidade do fluxo de fótons que pode ser expressa na equação 5:

$$\theta j^2 - (\alpha \phi_p + J_{\max})J + \alpha \phi_p J_{\max} = 0, \quad (5)$$

Onde J_{\max} ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) é a taxa máxima de transporte de elétrons, θ é dado pela curvatura da curva de resposta à luz e α é o rendimento quântico do transporte de elétrons.

Para o estudo destes parâmetros é realizado experimentos que alteram as concentrações de CO_2 na planta conhecido como Curvas A/C_i .

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Descrição da área de estudo

O presente estudo utilizou a rede experimental do projeto Produtividade e Potencial do *Pinus* no Brasil (PPPIB), estabelecido em 2006 e composto por empresas florestais e instituições de ensino superior (Universidade de São Paulo ESALQ e a North Carolina State University). A coordenação ficou a cargo do Instituto de Pesquisa e Estudos Florestais (IPEF).

Para a realização deste estudo, utilizou-se um ensaio, localizado na Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga, município de Itatinga-SP (23° 03' 15'' S e 48° 38' 26'' W). O clima do local, segundo a classificação de Koppen, é Cwa, mesotérmico úmido, com inverno seco e verão quente. A temperatura média anual é de 22°C, ultrapassando as temperaturas, no verão, 30°C, enquanto, no inverno, podem atingir valores inferiores a 5°C. Com precipitação média anual de 1350 mm, tem solo classificado como Latossolo Vermelho-Amarelo Distrófico de textura média.

O experimento foi instalado com *Pinus taeda* e *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, com dois níveis de manejo (com e sem desbaste), dois níveis de suplementação nutricional (com e sem fertilização) e dois níveis de regime hídrico (normal e irrigado). Capina manual e aplicações de herbicida foram realizadas na área, sempre que necessário, a fim de eliminar, por completo, a matocompetição.

A área experimental foi implantada em fevereiro de 2007, provindo o material genético do *Pinus taeda* do Pomar de Sementes de Três Barras-SC (Rigesa), enquanto o da outra espécie, do Pomar de Sementes de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* de Agudos-SP (Duratex). A Figura 1 representa a área do experimento, onde se observam as espécies *Pinus taeda* e *Pinus caribaea* var. *hondurensis* lado a lado.

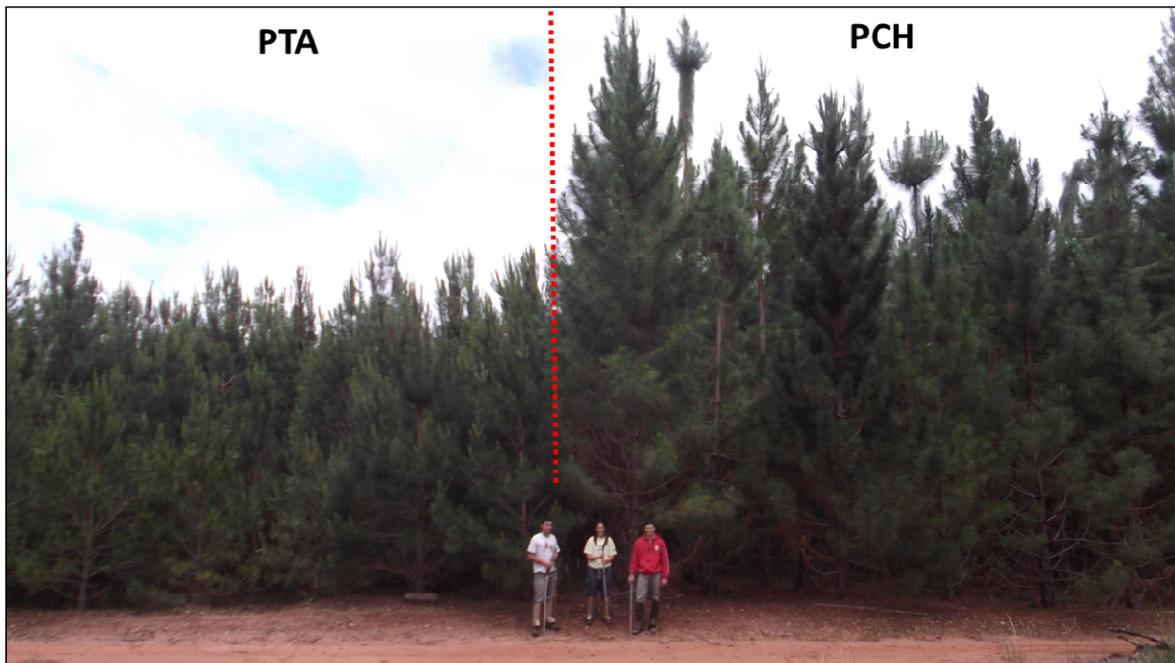


Figura 1 - Área experimental com as espécies *Pinus taeda* (PTA) e *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) aos 5 anos de idade, em Itatinga SP

3.1.1 Delineamento experimental

O delineamento experimental, utilizado na instalação do ensaio completo do PPPIB, foi o de blocos casualizados, com quatro repetições (blocos) e 16 tratamentos (7.40 ha). Cada parcela experimental possui 12 linhas x 16 plantas (1152 m²), sendo a parcela útil de 8 linhas x 12 plantas, com espaçamento de 3,25m x 1,85m.

Para essa campanha, utilizaram-se quatro tratamentos localizados no terceiro bloco, sem desbaste. Os tratamentos escolhidos foram os extremos em silvicultura e produtividade, a saber:

PCH-FI - *Pinus caribaea* var. *hondurensis* , Fertilizado e Irrigado;

PCH-SN - *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, Sem fertilização e Não irrigado;

PTA-FI - *Pinus taeda*, Fertilizado e Irrigado;

PTA-SN - *Pinus taeda*, Sem fertilização e Não irrigado.

A adubação das parcelas fertilizadas ocorreu aos 18 meses de idade, conforme a Tabela 1, enquanto as parcelas-controle não receberam nenhum tipo de adubação. Previamente ao plantio, a área era um povoamento antigo, de brotas de *Eucalyptus*.

Tabela 1 - Adubo, dose (Kg ha^{-1}) e forma de aplicação dos fertilizantes nos tratamentos fertilizados aos 18 meses

Adubo	Dose	Aplicação
-	(Kg ha^{-1})	-
Calcário dolomítico	2000	Area total
Super Simples	400	Coveta lateral
Uréia	80	Coroa
Cloreto de Potássio	80	Coroa
MicroFTEBr 12	80	Coroa

O sistema de irrigação foi realizado por gotejamento, sendo iniciado no ano de 2010, aos três anos de idade da floresta. Foram aplicados 40 mm de lâmina d'água por semana. Seu controle foi realizado semanalmente, de forma que a lâmina d'água aplicada se referia ao balanço hídrico da semana, isto é, caso ocorresse uma chuva, o valor da precipitação era abatido na semana seguinte. Assim, buscou-se eliminar o déficit hídrico das parcelas irrigadas.

3.1.2 Variáveis climáticas

Foram coletados os dados climáticos diários de temperatura média, máxima e mínima ($^{\circ}\text{C}$), de umidade relativa do ar (%) e de precipitação pluviométrica (mm), desde o início do plantio. Eles foram obtidos na Estação Meteorológica, instalada na Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga.

Para avaliar a influência da disponibilidade de água, estimou-se o balanço hídrico anual pelo método de Thornthwaite e Mather (1955), com base em Rolim, Sentelhas e Barbieri (1998). Já para avaliar a evapotranspiração potencial (ETP), usou-se o método de Thornthwaite (1948).

O valor da capacidade de água disponível no solo (CAD), na área experimental, foi determinado com base nos dados da Reunião de Classificação, Correlação de Solos e Interpretação de Aptidão Agrícola (1988), como mostra a Tabela 2.

Tabela 2 - Valores do CAD (Capacidade de água disponível no solo) até 200 cm de profundidade do solo em relação ao teor de argila (%)

Argila (%)	CAD (mm)
<15	100
15 a 35	150
>35	200

3.1.3 Variáveis edáficas

As amostras compostas de solo foram coletadas em 2008, com o auxílio de um trado, na linha e na entrelinha de cada parcela, à profundidade de 0 a 15 cm, 15 a 30 cm e 30 a 45 cm. Posteriormente, realizou-se a análise química de nutrientes disponíveis, mensurou-se a porcentagem de matéria orgânica, o pH e Al^{3+} . Procedeu-se também à análise física: teores de argila, silte e areia. As análises foram realizadas no laboratório do Departamento de Ciências do Solo da ESALQ-USP.

3.2 Avaliações Dendrométricas

3.2.1 Inventário Florestal

O inventário florestal foi realizado no experimento, anualmente, no mês de abril: mensuraram-se as circunferências à altura do peito (CAP – 1,3 m) de todas as árvores da parcela útil e a altura (H) das árvores das três primeiras linhas e das oitos árvores dominantes. Com base no inventário de abril de 2011, foram selecionadas três árvores médias por tratamento, localizadas no mesmo quadrante, isto é, duas árvores paralelas e a terceira necessariamente localizada na frente de uma delas.

As árvores escolhidas foram mensuradas (DAP e altura) em março e julho de 2012; a equação de volume utilizada foi adquirida a partir da biomassa realizada no experimento.

Em julho de 2011, cubaram-se dezesseis árvores por espécie, sendo oito para o tratamento-controle (SN) e oito para o fertilizado e irrigado (FI). A meta foi calcular uma equação de volume para o *Pinus taeda* e outra para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis*. As árvores foram selecionadas de acordo com a distribuição diamétrica, sendo duas dominantes, três médias e três suprimidas.

Não havendo diferença significativa entre os tratamentos dentro de cada espécie, gerou-se uma equação de volume para cada espécie, ambas representadas na Tabela 3.

Tabela 3 - Coeficientes utilizados na equação de volume com casca (V - m³) para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA)

Espécie	Equação	r ²	Valor p
PCH	$V = 0,00012 \text{ DAP}^{1,803612} \text{ H}^{0,735925}$	0,992	<0,0001
PTA	$V = 0,000135 \text{ DAP}^{2,025363} \text{ H}^{0,327535}$	0,989	<0,0001

Diâmetro a altura do peito (DAP) em centímetros.

Altura do fuste (H) em metros.

3.2.2 Biomassa do fuste

A biomassa das árvores estudadas foi calculada por meio de equações alométricas (Tabela 4), obtidas da colheita das mesmas 16 árvores utilizadas na cubagem, em julho de 2011 (4 anos de idade). Foram estimadas as quantidades de biomassa (Mg ha⁻¹) do fuste.

Tabela 4 - Equações alométricas do *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA) para a estimativa da massa seca do lenho (MS - Kg)

Espécie	Equação	r ²	Valor p
PCH	$MS = 0,047604 \text{ DAP}^{1,61628} \text{ H}^{0,80814}$	0,988	<0,0001
PTA	$MS = 0,050028 \text{ DAP}^{1,624872} \text{ H}^{0,812436}$	0,965	<0,0001

Diâmetro a altura do peito (DAP) em centímetros.

Altura do fuste (H) em metros.

3.3 Avaliações Fisiológicas

3.3.1 Determinação da fotossíntese máxima (Amax)

As campanhas de fotossíntese foram realizadas em 2012, durante os períodos de verão (de janeiro a início de abril) e de inverno (final de junho e julho). Para possibilitar o acesso à copa das árvores, montaram-se quatro andaimes, um para cada tratamento. Assentados na entrelinha das árvores escolhidas, permitiam o acesso às três árvores selecionadas.

As taxas de fotossíntese, condutância e transpiração foram mensuradas com o aparelho LiCor 6400 XT Portable Photosynthesis System (Li-Cor Biosciences, Inc., Lincoln, NE). Durante as medições, foram estabelecidos a concentração de CO₂ de 400 μmol mol⁻¹, a quantidade de luz igual a 1500 fótons μmol m² s⁻¹ e o fluxo de ar na câmara de 400 μmol s⁻¹. A umidade relativa, dentro da câmara, foi sempre mantida com valores maiores que 60%. A temperatura não foi estabelecida, utilizando-se a temperatura do ambiente no período da medição. O cálculo da área ocupada pelas acículas na câmara foi realizado conforme item 3.3.3, considerando-se o comprimento dos fascículos como três centímetros (relativo ao comprimento da câmara).

As medições da Amax, sob condições ambientais, foram efetuadas entre as 8 e as 10 horas, para garantir menores valores de déficit da pressão de vapor (DPV) e máxima abertura estomática. Todas as coletas foram realizadas com o céu aberto, sem a presença de nuvens, na tentativa de excluir o máximo de interferência externa ao longo das campanhas.

A Amax foi mensurada em três árvores médias por parcela, escolhidas através dos dados do inventário florestal; selecionaram-se dois galhos por árvore, localizados no terço médio das mesmas, como se observa na Figura 2(A). Essa escolha relacionou-se à partição da copa, que melhor representa a capacidade da planta em produção de fotossíntese e, com isso, em crescimento.

Para cada galho, coletaram-se os dados de fotossíntese em duas posições, utilizando-se, em média, três fascículos para cada posição. Estes foram selecionados do segundo rebento anterior à vela do galho escolhido, conforme Figura 2(C). Assim, apenas fascículos maduros foram utilizados e em semelhantes condições para todos os tratamentos. Esse procedimento foi realizado em três dias diferentes, totalizando 36 medições para cada tratamento.

Nessa etapa, fez-se a retirada dos fascículos de apenas uma das posições do galho para a futura medição da área foliar específica (AFE, em $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) e para a análise de nitrogênio, enquanto a outra posição foi devidamente marcada, para que as medições vespertinas ocorressem nos mesmos fascículos coletados pela manhã.



Figura 2 - A: Localização dos galhos escolhidos para as avaliações fisiológicas. B: LiCor 6400XT utilizado para as avaliações fisiológicas. C: Posição dos fascículos utilizados para as avaliações fisiológicas em cada galho

3.3.2 Fotossíntese, condutância estomática e transpiração *versus* DPV.

Ao finalizar as medições da fotossíntese máxima, às 10 horas, as medições com o LiCor 6400xt continuaram de hora em hora, a partir das 11, fechando-se às 15 horas. Para essas medições, foram respeitadas as calibrações do aparelho e as condições ambientais (céu aberto, sem ocorrência de nuvens) das coletas anteriores. As medições foram efetuadas nas três árvores, em dois galhos por árvore e apenas na posição onde os fascículos não foram coletados, totalizando, assim, seis medições por tratamento, em cada horário. No final de cada dia, obtiveram-se trinta dados coletados. Essa etapa também foi realizada em três dias, para cada tratamento.

As medições possibilitaram verificar o efeito do déficit da pressão de vapor (DPV) em relação aos valores de fotossíntese, de condutância estomática e de transpiração. Ao final das medições, os fascículos foram coletados para posteriores medição da AFE e análise do nitrogênio foliar.

O DPV foi calculado por meio da equação (6) (BUCK, 1981);

$$DPV = e_{s(\text{folha})} - e_{s(\text{ar})} \quad (6)$$

Onde, DPV: déficit de pressão de vapor (kPa); $e_{s(\text{folha})}$: pressão de vapor de saturação à temperatura da folha (kPa); $e_{s(\text{ar})}$: pressão real de vapor d'água à temperatura ambiente (kPa).

A pressão de vapor de saturação da folha é calculada pela equação (7):

$$e_{s(\text{folha})} = 0,61365 e^{\left(\frac{17,502 T_{\text{folha}}}{240,97 + T_{\text{folha}}}\right)} \quad (7)$$

Onde, $e_{s(\text{folha})}$: pressão real de vapor d'água à temperatura ambiente (kPa); T_{folha} : temperatura da folha (°C).

A pressão de vapor de saturação do ar é calculada pela equação (8):

$$e_{s(\text{ar})} = \frac{UR}{100} 0,61365 e^{\left(\frac{17,502 T_{\text{ar}}}{240,97 + T_{\text{ar}}}\right)} \quad (8)$$

Onde, $e_{s(\text{ar})}$: pressão real de vapor d'água à temperatura ambiente (kPa); UR: umidade relativa do ar; T_{ar} : temperatura do ar (°C).

Os valores de temperatura e de umidade relativa do ar foram adquiridos a partir da Estação Meteorológica, instalada na Estação Experimental de Ciências Florestal de Itatinga, nos dias e nos horários das campanhas.

Sendo assim, a transpiração (E) foi calculada pelo DPV estimado através da equação (9):

$$E = g_s \frac{DPV}{p} \quad (9)$$

Onde, E: transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); DPV: Déficit de Pressão de Vapor (kPa); p: pressão atmosférica (92,4 kPa em Itatinga) ; g_s : condutância estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

3.3.3 Determinação da área foliar específica (AFE) e do nitrogênio foliar

Ao final de cada dia, após a medição fotossintética, os fascículos recolhidos foram mensurados para o cálculo da AFE. Cabe ressaltar que todos os fascículos foram armazenados em caixas de isopor com gelo, para que não houvesse perda de água. Primeiramente, mensurou-se o comprimento médio de cada fascículo por posição coletada; assim foram obtidas, diariamente, doze médias. A seguir, todos os fascículos foram colados em uma folha tipo sulfite, com a parte triangular voltada para cima, identificando o tratamento mensurado, a árvore, o galho e a posição referente a cada conjunto de fascículos. As folhas foram escaneadas e, através do software ImageTool versão 3.0, mensuradas as larguras de cada acícula Figura (3).

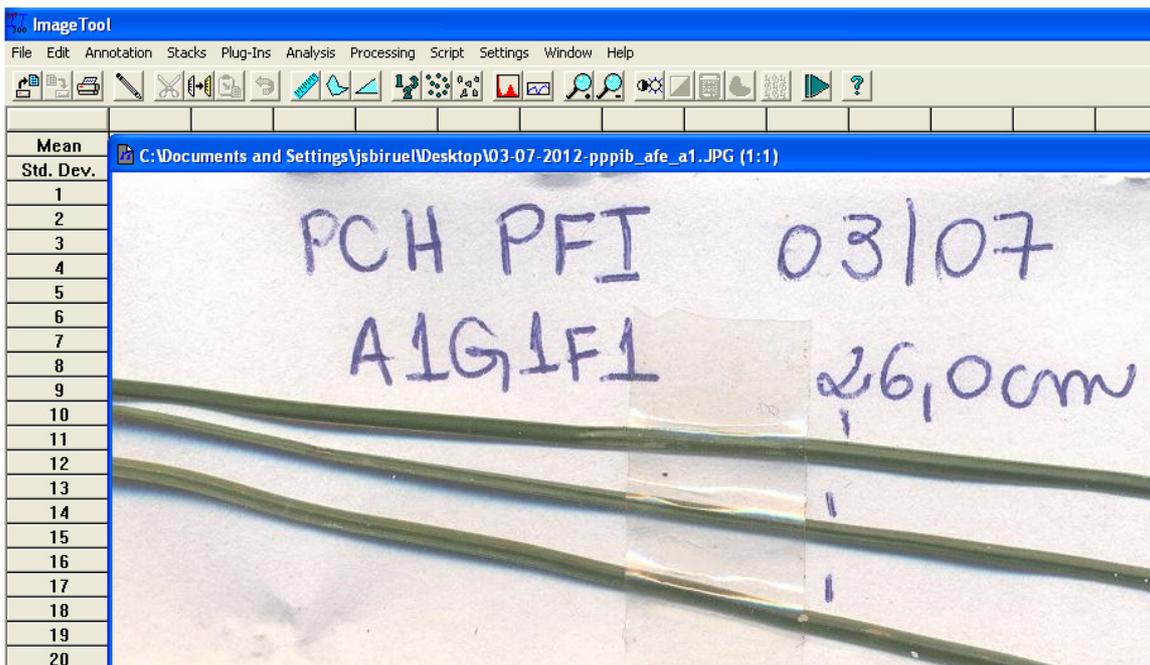


Figura 3 - Fascículos colados na folha tipo sulfite para a medição das larguras de cada acícula no programa ImageTool versão 3.0

O crescimento das acículas é regular a cada fascículo; por isso podemos considerar que os fascículos possuem uma forma cilíndrica, facilitando, assim, o cálculo da área total da superfície. As duas espécies de *Pinus* estudadas geralmente possuem três acículas por fascículo.

Para o cálculo da área superficial em cm^2 (Area_s) dos fascículos utilizou-se a equação (10) (MURTHY; DOUGHERTY, 1997):

$$\text{Area}_s = \frac{2rl(\pi+n)}{100} \quad (10)$$

Onde, r: média dos raios dos fascículos (mm); l: média dos comprimentos dos fascículos (mm); n: número de acículas por fascículo.

Para converter a largura mensurada no ImageTool para o raio da acícula foi utilizada a equação 11. A Figura 4 ilustra as variáveis utilizadas na equação 11.

$$r = \frac{m}{2 \cos 30^\circ} \quad (11)$$

Onde, m = valor mensurado no ImageTool (mm).

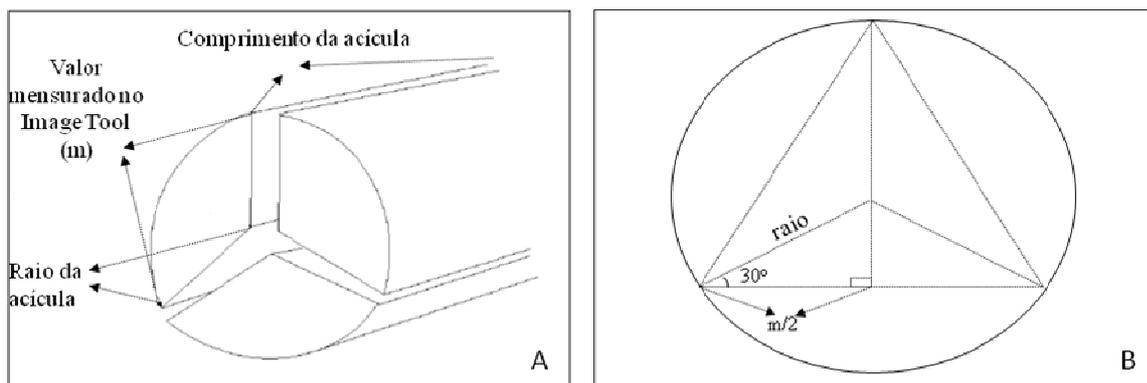


Figura 4 - A: Representação gráfica da largura mensurada pelo programa ImageTool e o raio da acícula. B: Representação gráfica das medidas necessárias para determinar a área de superfície de um *Pinus* com três acículas por fascículo

Após essa mensuração, as folhas foram secas em estufa a 65°C por 72 horas, obtendo-se a massa seca (ms) para o cálculo da área foliar específica superficial (AFEs) (Equação 12) e da área foliar específica projetada (AFEp) (Equação 13). O material foi levado ao laboratório de Tecidos Vegetais da ESALQ-USP para a determinação do nitrogênio foliar. O método utilizado foi semimicro Kjeldahl (digestão sulfúrica, seguida de destilação e titulação) (MALAVOLTA; VITTI; OLIVEIRA, 1997).

$$AFEs = \frac{Area_s}{10 ms} \quad (12)$$

Onde AFEs = Área Foliar específica superficial ($m^2 Kg^{-1}$); Area_s = Área foliar superficial (cm^2); ms = massa seca (g).

$$AFEp = \frac{AFEs}{2,36} \quad (13)$$

Onde AFEp = Área Foliar específica projetada ($m^2 Kg^{-1}$).

Após a determinação do nitrogênio foliar (N), foi calculada a quantidade de nitrogênio existente por área foliar representado pela equação (14).

$$Narea = \frac{N}{AFEs} \quad (14)$$

Onde: Narea = teor de nitrogênio por área de folha ($g m^2$); N = teor de nitrogênio ($g Kg^{-1}$).

3.5 Caracterização dos estômatos

Coletaram-se acículas do *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e do *Pinus taeda*, em janeiro de 2013, nas mesmas árvores e posições em que se realizaram as avaliações fisiológicas. As coletas foram feitas no período da manhã, na tentativa de visualizar estômatos abertos.

Armazenou-se o material coletado em caixas térmicas para o transporte de Itatinga até o Laboratório de Anatomia Vegetal da ESALQ/USP. Utilizaram-se doze acículas de cada espécie, seis do tratamento fertilizado e irrigado e seis do tratamento-controle.

A epiderme foi retirada a mão-livre, com auxílio de lâminas de barbear, e colocada em vidros de relógio com hidróxido de hidrogênio, para retirar a pigmentação. Foram feitos cortes no lado abaxial e adaxial das acículas. Após dois minutos no hidróxido de hidrogênio, as epidermes foram lavadas com água destilada; utilizou-se safranina aquosa para a coloração dos estômatos. Após o processo, as epidermes foram colocadas em lâminas de vidro, não sendo o lado abaxial e o adaxial identificados separadamente. Utilizou-se um microscópio com uma câmera fotográfica acoplada para tirar as fotografias. As imagens foram capturadas e enviadas para o computador. Os comprimentos dos estômatos foram mensurados através do software Image Tool versão 3.0.

Esse processo foi realizado para uma rápida caracterização dos estômatos.

3.4 Determinação das Curvas A/Ci

A coleta de dados para a confecção das curvas A/Ci foi realizada das 8 às 12 horas. Nesse período, coletaram-se dados de três árvores (as mesmas árvores da campanha de fotossíntese), sendo escolhido, para cada árvore, um galho. A coleta ocorreu em duas posições, totalizando seis curvas por tratamento, em cada dia de coleta. Nessa etapa, foram realizadas duas repetições por tratamento.

Todas as curvas foram confeccionadas automaticamente pelo aparelho LI-6400 XT (Li-Cor, Lincoln, NE, EUA). Para a realização da curva, foram induzidos, nas árvores, diferentes valores de CO₂. Sempre o primeiro valor induzido foi de 400 μmol mol⁻¹ de CO₂ para garantir que a rubisco fosse ativada. Em seguida, foram induzidos valores de 300, 150, 110, 80, 50, 400, 400, 600, 800, 1200 e 1500 μmol mol⁻¹ de CO₂. Para cada valor induzido, o aparelho aguardava a estabilização da fotossíntese para registrar os pontos (CV < 5%). A radiação fotossinteticamente ativa foi de 1500 μmol mol⁻¹, permanecendo constante durante todo o processo.

Os dados da curva A/Ci foram processados segundo Farquhar; Von Caemmerer; Berry (1980), conforme descrito no modelo ajustado por Ellsworth et al. (2004), estimando as variáveis V_{cmax} e J_{max} para a temperatura da folha.

Os valores de V_{cmax} e J_{max} foram ajustados para a temperatura de 25°C, para melhor comparação dos resultados (MEDLYN; LOUSTAU; DELSON, 2002). O ajuste da resposta da temperatura de V_{cmax} foi realizado, utilizando-se a equação (15) de Arrhenius (MEDLYN; LOUSTAU; DELSON, 2002).

$$V_{cmax}(T_k) = V_{cmax}(25) e^{\left[\frac{E_a(T_k - 25)}{298 RT_k}\right]} \quad (15)$$

Onde, V_{cmax}(25): Taxa máxima de carboxilização da Rubisco a 25°C; E_a: Energia de ativação; R: Constante de gases (8,314 J mol⁻¹ K⁻¹); T_k: Temperatura da folha em Kelvin.

Para o ajuste de temperatura do parâmetro J_{max} foi utilizado a função “peaked” da Equação (16) (MEDLYN; LOUSTAU; DELSON, 2002)

$$J_{\max}(T_k) = J_{\max}(25) \frac{H_d e^{\left[\frac{H_a(T_k - T_{25})}{(T_k R T_{25})}\right]}}{H_d - H_a \left(1 - e^{\left[\frac{H_d(T_k - T_{25})}{(T_k R T_{25})}\right]}\right)} \quad (16)$$

Onde: $J_{\max}(25)$: Taxa máxima de transporte de elétrons a 25°C; H_a , H_d : Estado de ativação; R : Constante de gases ($8,314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$); T_k : Temperatura da folha em Kelvin; T_{25} : Temperatura em Kelvin correspondente a 25°C (298K).

3.5 Análises estatísticas

Submeteram-se os dados à análise de variância, por meio de modelo linear generalizado misto, adotado dada a possibilidade de analisar dados oriundos de populações distribuídas de diversas formas, e não exclusivamente de acordo com a distribuição gaussiana.

Os dados da fotossíntese, da condutância estomática e da transpiração tiveram modelo apropriado para experimentos, com quatro fatores (estação do ano, espécie, tratamento e horário de medição – das 8 às 10h ou das 11 às 15h), com arranjo fatorial de $2 \times 2 \times 2 \times 2$ e teste de Tukey para comparações múltiplas de médias.

Os dados de $V_{c\max}$, J_{\max} , AFEs, N , N_{area} tiveram modelo apropriado para experimentos, com três fatores (estação, espécie e tratamento), com arranjo fatorial de $2 \times 2 \times 2$ e teste de Tukey para comparações múltiplas de médias.

Adicionalmente, realizou-se análise de regressão linear para medir o efeito do déficit da pressão de vapor sobre as variáveis de resposta analisadas.

Em todos os testes estatísticos, utilizou-se o nível de significância de 5% e todas as análises foram calculadas por meio do sistema SAS (SAS INSTITUTE, 2010).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Características climáticas

Os dados de precipitação pluviométrica mensal, assim como de temperatura máxima e mínima, obtidos na Estação Meteorológica da Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga (Itatinga - SP), no período de 2007 a 2012, estão apresentados na Figura 5.

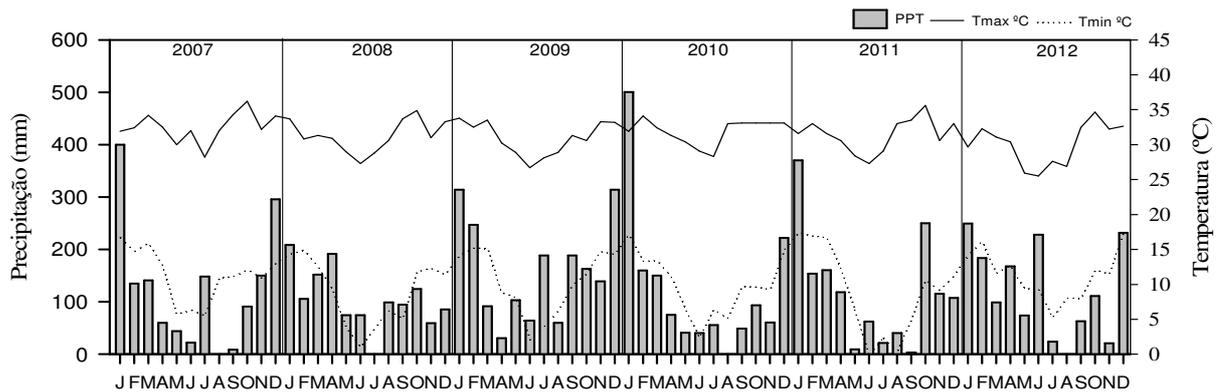


Figura 5 - Precipitação pluviométrica mensal (PPT), temperatura máxima (Tmax) e temperatura mínima (Tmin) da Estação Meteorológica da Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga ESALQ-USP, no período de janeiro de 2007 até dezembro de 2012

Nos dados climáticos apresentados, é possível observar a heterogeneidade da chuva no período de janeiro de 2007 até dezembro de 2012, com média de precipitação igual a 1490 mm/ano. Os maiores volumes de chuvas concentram-se entre outubro e março: os meses de verão e primavera concentraram 72% de toda a chuva acumulada e as maiores temperaturas, enquanto os meses mais secos, de abril a setembro, apresentaram temperaturas mais baixas, atingindo, geralmente, valores próximos a 0°C os meses de inverno.

Nas Figuras 6 e 7, apresentam-se a precipitação, a umidade relativa do ar e o déficit de pressão de vapor das campanhas de verão e inverno.

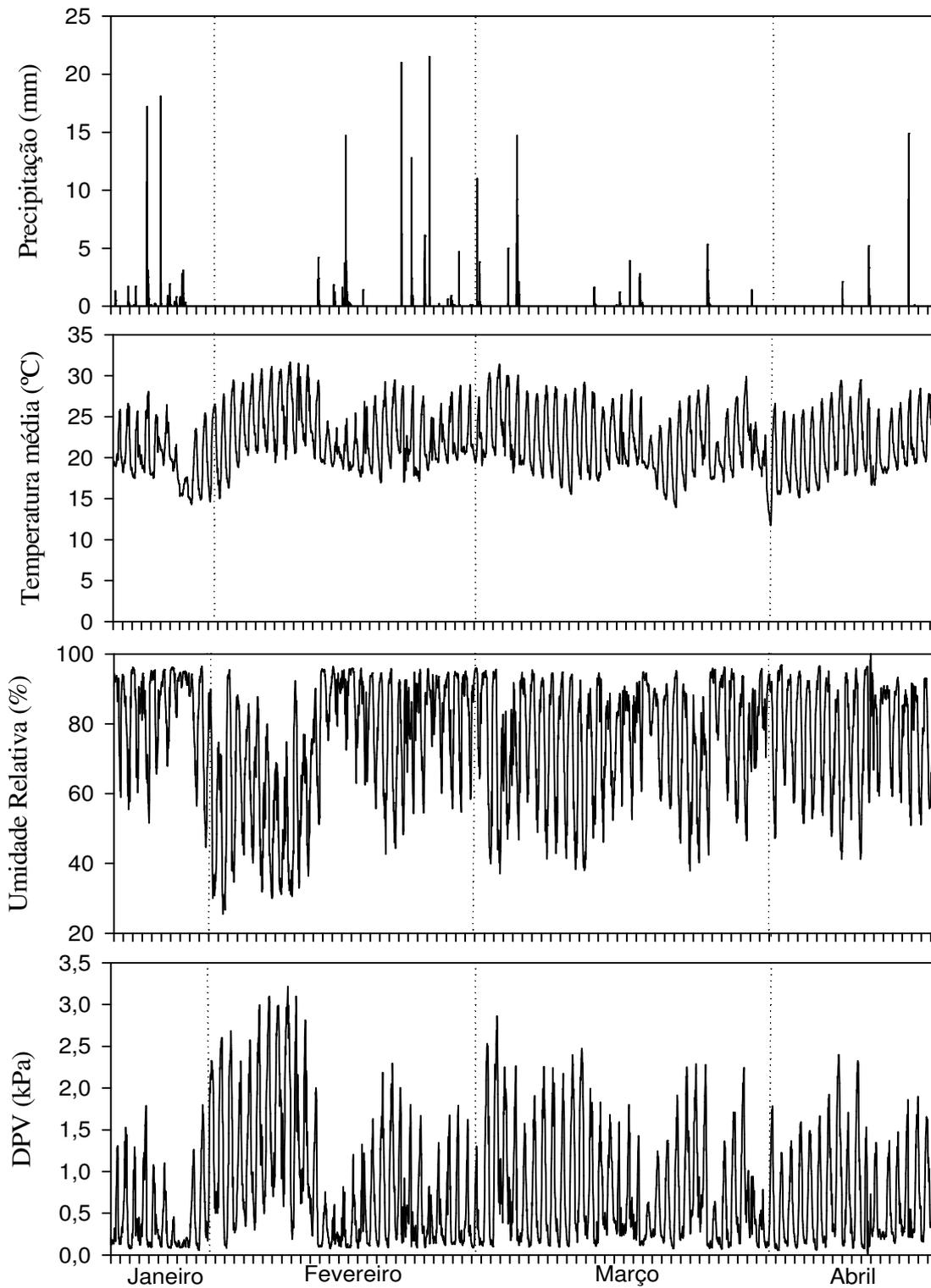


Figura 6 - Precipitação (mm), temperatura média (°C), umidade relativa do ar (%) e déficit de pressão de vapor (VPD – kPa) de 20 de janeiro a 14 de abril de 2012 (verão).

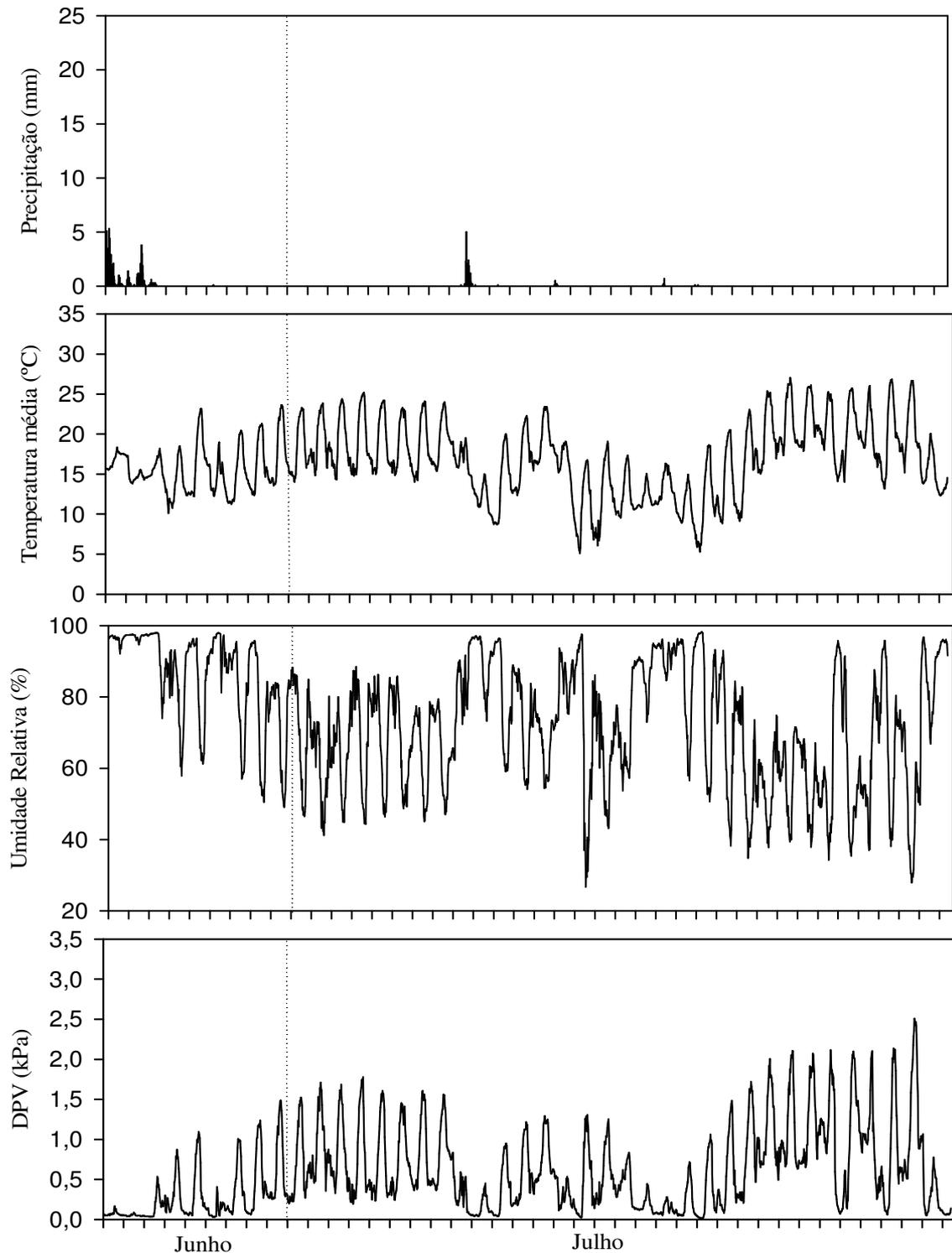


Figura 7 - Precipitação (mm), temperatura média (°C), umidade relativa do ar (%) e déficit de pressão de vapor (VPD – kPa) de 20 de junho a 31 de julho de 2012 (inverno)

No período das coletas de verão (final de janeiro a início de abril), o acúmulo de precipitação foi de 374 mm, com temperatura média de 22°C. No período das coletas de inverno (final junho e o mês julho), o acúmulo de precipitação foi de apenas 24 mm, com temperatura média de 15°C.

A umidade relativa do ar não variou muito, ao longo dos períodos avaliados, apresentando o mês de janeiro a maior média mensal, 81%, enquanto o de julho, a menor, 70%. Já o déficit de pressão de vapor variou muito ao longo do dia, porém menos nas médias mensais: o maior valor, 0,85 kPa, em março e o menor, 0,30 kPa, em junho.

Como os diferentes tratamentos foram mensurados em dias diferentes, as características climáticas diárias influenciaram os dados coletados. Nas Figuras 8 e 9, observam-se os dados de DPV em relação à hora do dia para todo o período de coleta, realizada durante o verão e o inverno, respectivamente.

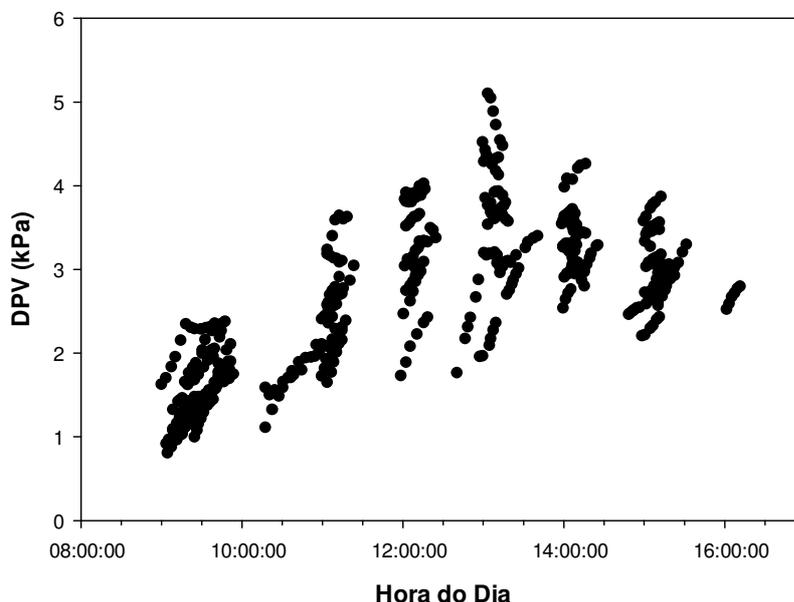


Figura 8 - Variação do déficit de pressão de vapor (DPV) ao longo do dia durante a campanha de verão para o *Pinus caribaea* e *Pinus taeda* nos tratamentos controle e máximo

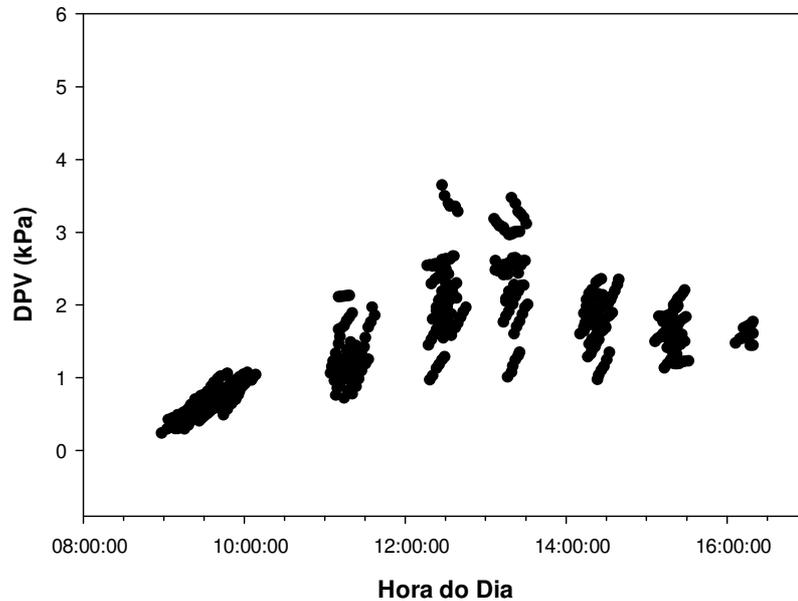


Figura 9 - Variação do déficit de pressão de vapor (DPV) ao longo do dia durante a campanha de inverno para o *Pinus caribaea* e *Pinus taeda* nos tratamentos controle e máximo

Nota-se que, como esperado, tanto na campanha de verão quanto na de inverno, verificou-se aumento do DPV ao longo do dia, sendo maior nos horários das 12h e 13h, durante a campanha de verão. Porém ressaltou-se que existiu grande variação de DPV em cada horário coletado.

O balanço hídrico normal, para o período em estudo, considerando que a capacidade de armazenamento de água no solo era de 100 mm, está apresentado na Figura 10.

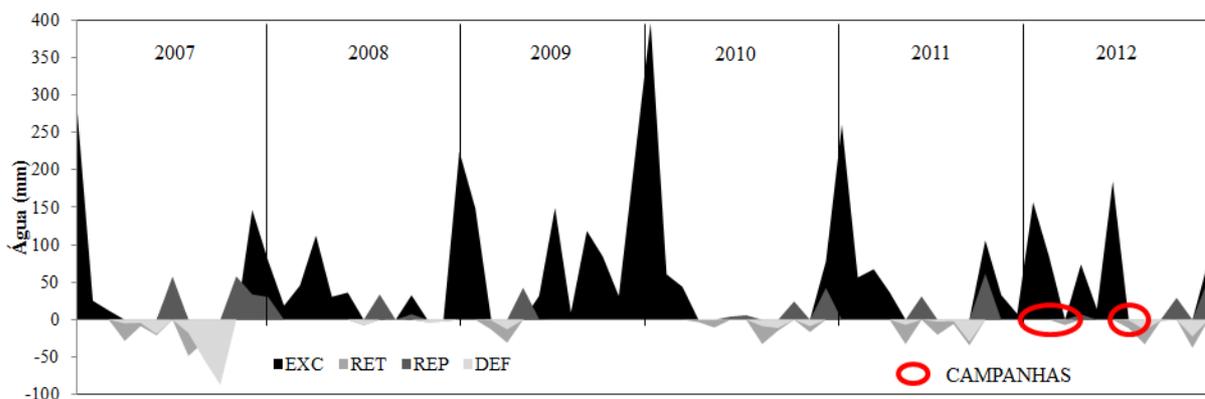


Figura 10 - Balanço hídrico, realizado pelo método de Thornthwaite e Mather (1995), para o período de janeiro de 2007 a dezembro de 2012, considerando a capacidade de armazenamento de água no solo de 100 mm, amostrados o excedente hídrico (EXC), a retirada de água (RET), a reposição de água (REP) e o déficit hídrico (DEF).

A disponibilidade hídrica do solo variou ao longo do ano. Em 2012, durante a campanha de verão, verificou-se excedente hídrico nos meses de janeiro, fevereiro e abril, de 157, 85 e 74 mm, respectivamente. Assim, o déficit hídrico não foi o fator limitante durante a realização da campanha. Já durante a de inverno, o déficit hídrico só se verificou em julho (mês com 95% das medições).

A campanha de verão foi realizada em um período maior que a de inverno, devido às condições climáticas: durante o verão, ocorreram mais dias chuvosos e com céu encoberto do que no inverno.

4.2 Características edáficas

A tabela 5 apresenta as análises físicas e químicas do solo no local do experimento para as duas espécies em estudo e para ambos os tratamentos.

Tabela 5 - Características físicas e químicas do solo nas parcelas do *Pinus taeda* (PTA) e *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) nos tratamentos fertilizados e irrigados (FI) e tratamento controle (SN), nas profundidades de 0-15cm, 15-30cm e 30-45cm

Espécie	Trat.	Prof. cm	pH	MO g dm ⁻³	P mg dm ⁻³	K	Ca	Mg	Al	H+Al	SB	CTC	V	ARE	SIL	ARG
PCH	SN	0-15	3,7	16	2	0,3	<3	<1	19	71	3,8	75,3	5	82	2	16
		15-30	3,9	13	<2	<0,3	3	<1	14	52	3,8	55,9	7	80	2	18
		30-45	4	9	2	0,4	3	<1	8	38	4,1	42,1	10	80	3	17
	FI	0-15	3,7	19	3	0,5	3	<1	21	71	4,6	76,1	6	79	2	19
		15-30	3,9	12	<2	0,4	<3	<1	16	52	3,7	55,8	7	79	2	19
		30-45	4	10	<2	0,4	<3	<1	10	38	3,4	41,4	8	79	2	19
PTA	SN	0-15	3,5	43	8	0,7	6	2	26	149	8,7	158,2	5	78	2	20
		15-30	3,8	23	4	0,4	5	<1	23	88	6,1	94,4	6	73	2	25
		30-45	3,9	17	3	0,4	5	<1	18	71	5,5	77	7	72	3	25
	FI	0-15	3,7	26	3	0,6	4	<1	18	79	5,8	85,3	7	74	3	23
		15-30	3,8	15	2	0,4	4	<1	13	64	4,6	68,9	7	78	2	20
		30-45	3,9	10	2	<0,3	4	<1	11	52	4,9	57	9	78	2	20

Os resultados apresentados na Tabela 5 mostram que o local do experimento apresenta solos arenosos, pouco férteis, porém homogêneos, com V% baixo (<10%), teores elevados de alumínio e baixa quantidade de matéria orgânica.

4.3 Avaliações biométricas

Na Tabela 6, apresentam-se os dados do inventário florestal, realizado aos 5 anos, e elaborados através da média de todas as parcelas dos respectivos tratamentos abordados nas avaliações fisiológicas.

Tabela 6 - Valores de DAP médio (DAPmed), altura média (Hmed), altura dominante (Hdom), área basal (AB), volume (V), incremento médio anual (IMA), massa seca do fuste (Msfuste) aos cinco anos para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA) nos tratamentos controle (SN) e fertilizado e irrigado (FI) aos 5 anos

ESPÉCIE	TRAT	DAPmed	Hmed	Hdom	AB	V	IMA	Msfuste
#	#	(cm)	(m)	(m)	(m ² ha ⁻¹)	(m ³ ha ⁻¹)	(m ³ ha ⁻¹ ano ⁻¹)	(Mg ha ⁻¹)
PCH	SN	16,4	12,1	13,8	36,2	200,8	38,9	56,1
PCH	FI	17,6	12,8	14,3	40,9	232,6	44,7	64,6
PTA	SN	13,8	8,4	9,6	25,4	94,8	18,2	34,1
PTA	FI	15,2	8,9	10,0	30,9	117,6	22,6	41,8

Na Tabela 6, podemos observar um destaque de produtividade do *Pinus caribaea* var. *hondurensis* em relação ao *Pinus taeda*; de fato, a espécie tropical desenvolve o dobro da produtividade da subtropical.

Além da diferença observada entre as espécies, também é possível verificar uma diferença entre os tratamentos dentro de cada espécie: para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, o tratamento fertilizado e irrigado foi 14% mais produtivo que o tratamento-controle. Para o *Pinus taeda*, essa diferença chega a 20%.

Na Tabela 7, apresentam-se os dados de inventário das árvores utilizadas nas avaliações fisiológicas.

Tabela 7 - Valores de DAP médio (DAPmed), altura média (Hmed), altura dominante (Hdom), área basal (AB), volume (V), incremento médio anual (IMA), massa seca do fuste (Msfuste) aos cinco anos para as árvores utilizadas nas avaliações fisiológicas do *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA) nos tratamentos-controle (SN) e nos fertilizados e irrigados (FI).

ESPÉCIE	TRAT	DAPmed	Hmed	AB	V	IMA	Msfuste
#	#	cm	m	m ² ha ⁻¹	m ³ ha ⁻¹	m ³ ha ⁻¹ ano ⁻¹	Mg ha ⁻¹
PCH	SN	16,8	11,7	36,8	197,8	38,0	55,2
PCH	FI	18,9	12,6	46,7	258,3	49,6	70,9
PTA	SN	13,9	8,1	25,2	92,0	17,7	32,8
PTA	FI	15,3	8,9	30,6	115,2	22,2	41,3

Observou-se que as médias das parcelas, referentes aos tratamentos utilizados no estudo (Tabela 6), são relativamente semelhantes às das árvores utilizadas nas avaliações fisiológicas (Tabela 7). Observou-se, também que o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* apresentou maiores valores de biomassa de fuste que o *Pinus taeda*, enquanto os tratamentos fertilizados e irrigados se revelaram mais produtivos para as duas espécies em estudo.

Em plantios de *Pinus taeda* com oito anos, nos Estados Unidos, encontraram-se estimativas de biomassa de fuste, variando entre 20,9 Mg ha⁻¹, para o tratamento-controle, e 44,4 Mg ha⁻¹, para o fertilizado e irrigado (Albaugh et al., 1998). Esses valores são inferiores

ao observado para *Pinus taeda* no nosso estudo, mesmo aos 5 anos, mostrando que, de fato, a área de Itatinga é apropriada à espécie.

Drumond (1985), em Agudos-SP, encontrou valores de biomassa de fuste para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, aos 10 anos de idade, iguais a 110 Mg ha⁻¹. Em Itatinga, o *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, aos 5 anos, apresentou, na média dos tratamentos, uma biomassa do fuste igual a 63 Mg ha⁻¹, mostrando também ser a área adequada à espécie.

Balloni (1984) estudou o efeito da fertilização em *Pinus caribaea* var. *bahamensis*, aos 7 anos de idade, no município de Casa Branca-SP, e encontrou um aumento de 52% no volume, em relação ao tratamento-controle (sem fertilização) e ao tratamento com fertilização completa.

4.4 Fotossíntese máxima sob condições ambientais

Os dados de fotossíntese máxima, sob as condições ambientais (Amax) coletadas durante o verão e o inverno, estão apresentados na Tabela 8.

Tabela 8 - Fotossíntese máxima sob condições ambientais (Amax) durante o verão e o inverno, para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA) em tratamentos fertilizados e irrigados (FI) e tratamentos sem fertilização e não irrigados (SN). Valores com letras iguais, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($P=0.05$)

Campanha	Espécie	Tratamento	Amax	Campanha	Espécie	Tratamento	Amax
#	#	#	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	#	#	#	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Verão	PCH	SN	8,5 Aa	Inverno	PCH	SN	4,7 Bb
		FI	7,9 Aa			FI	4,9 Bb
	PTA	SN	7,2 ABa		PTA	SN	6,6 Aa
		FI	6,3 Ba			FI	6,0 Aa

Letras maiúsculas comparam as duas espécies dentro de cada estação.
Letras minúsculas comparam as estações dentro de cada espécie.

Ao comparar os valores de Amax de cada espécie, no verão, encontramos as maiores taxas para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, embora a diferença estatística ocorra entre o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e o *Pinus taeda* somente no tratamento fertilizado e irrigado. Já no inverno, a situação inverte-se: o *Pinus taeda* apresenta as maiores taxas de Amax, diferenciando-se, estatisticamente, dos dois tratamentos do *Pinus caribaea* var. *hondurensis*. Em ambas as espécies e campanhas, não houve diferença estatística entre os tratamentos, dentro de cada espécie.

A média de Amax para *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e *Pinus taeda* no verão foi, 8,2 e 6,75 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, sendo a variável 17% maior para a primeira espécie.

Já no inverno o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e *Pinus taeda* apresentaram valores de A_{max} iguais a 4,81 e 6,30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, invertendo-se a situação, já que a variável foi 23% maior para a segunda espécie.

Ao compararmos as A_{max} das duas espécies, dentro de cada campanha, observamos que o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* diferenciou-se, estatisticamente, entre as estações, com queda de 41% do verão para o inverno, o que não ocorreu com o *Pinus taeda*.

Maier et al. (2002) observaram que o *Pinus taeda* possui a capacidade fotossintética, durante o inverno, referente a 70% da encontrada no verão; o fato sinaliza que a espécie apresenta, durante todo o ano, bom potencial de fixação de carbono.

Em um estudo com *Pinus pinaster* Ait, no hemisfério norte, as taxas fotossintéticas foram influenciadas pelas diferentes características das estações do ano, quanto à radiação, à fenologia da planta, à temperatura e à umidade do solo e do ar (MEDLYN; LOUSTAU; DELSON, 2002)

Na Figura 11, é possível visualizar a variação que as espécies tiveram ao longo dessas estações.

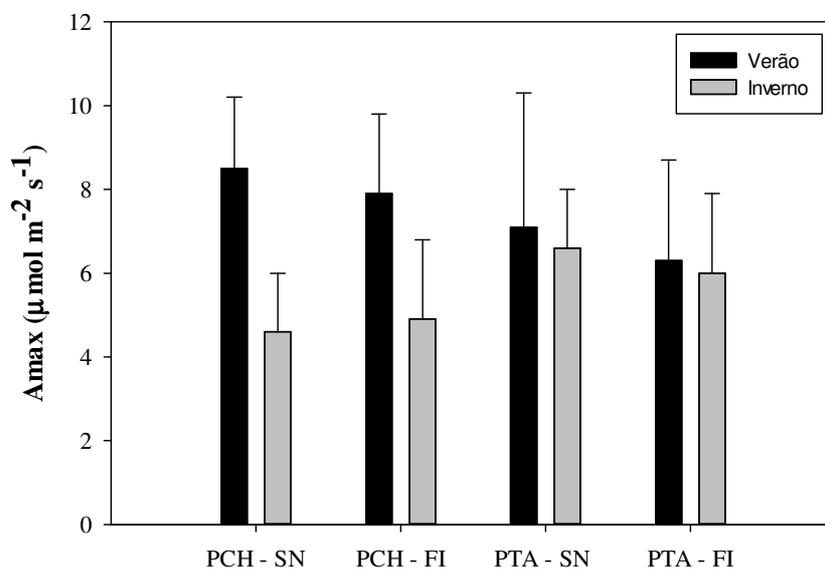


Figura 11 - Fotossíntese máxima sob condições ambientais para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e *Pinus taeda* em tratamentos fertilizados e irrigados (FI) e tratamentos sem fertilização e não irrigados (SN) durante o verão e o inverno. As barras representam o desvio padrão (n=36)

Esses resultados demonstram que o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* é mais sensível às mudanças do ambiente, característica que se deve associar à diminuição da temperatura, por ser essa uma espécie tropical.

Em um estudo com *Pinus taeda*, de 13 anos, no estado americano da Carolina do Norte, Maier et al. (2002) encontraram valores médios de fotossíntese com saturação de luz (PPFD = $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), no verão e no inverno, iguais a $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mostrando a baixa variação da espécie em fotossíntese, valor um pouco abaixo dos coletados em Itatinga. Além disso, neste estudo, percebeu-se que a fertilização causou grande efeito no crescimento das árvores, porém nenhum nas taxas fotossintéticas, assim como ocorreu no estudo em Itatinga.

4.5 Fotossíntese, condutância estomática e transpiração

A Tabela 9 e a Figura 12 comparam a fotossíntese máxima, sob as condições ambientais das 8 às 10 horas, horário em que as árvores experimentam sua maior produtividade fotossintética. A fotossíntese, processada ao longo do dia, foi coletada das 11 às 15h, horário em que os valores de déficit da pressão de vapor são altos, e comparada nas duas campanhas, em relação ao *Pinus caribaea* var *hondurensis* e ao *Pinus taeda*, nos dois tratamentos do estudo.

Tabela 9 - Fotossíntese máxima sob condições ambientais (Amax – coleta das 8 às 10h) e Fotossíntese ao longo do dia (A – coleta das 11 às 15h) para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e *Pinus taeda* em tratamentos fertilizados e irrigados (FI) e tratamentos sem fertilização e não irrigados (SN) durante o verão e o inverno. As barras representam o desvio-padrão, para os valores de Amax (n=36), e para os de A (n=90).

Campanha	Espécie	Tratamento	Amax	A	Campanha	Espécie	Tratamento	Amax	A
#	#	#	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	#	#	#	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Verão	PCH	SN	8,5 (1,7)	6,2 (1,7)	Inverno	PCH	SN	4,6 (1,4)	4,0 (1,5)
		FI	7,9 (1,9)	5,6 (1,8)			FI	5,0 (1,9)	3,6 (2,0)
	PTA	SN	7,1 (3,2)	6,6 (2,6)		PTA	SN	6,6 (1,4)	6,1 (1,7)
		FI	6,3 (2,4)	6,1 (2,7)			FI	6,0 (1,9)	4,9 (1,9)

Ao longo do dia, a variação de fotossíntese foi maior para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* nas duas campanhas; no verão, a espécie apresentou, na média dos tratamentos, uma variação de $2,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ entre o Amax e A; já no inverno, essa variação foi menor, de apenas $1,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. O *Pinus taeda* mostrou-se mais estável em relação às mudanças climáticas ao longo do dia; sua variação, na média dos tratamentos no verão e inverno, foi de 0,3 e $0,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. Essa diferença de variação maior para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* é visível na Figura 12.

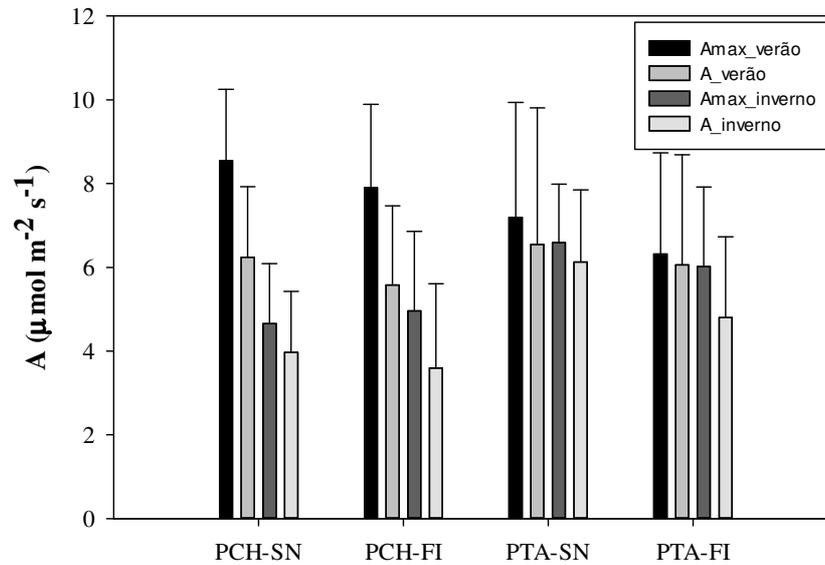


Figura 12 - Fotossíntese máxima sob condições ambientais (Amax – coleta das 8 às 10h) e Fotossíntese ao longo do dia (A – coleta das 11 às 15h) para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e *Pinus taeda* em tratamentos fertilizados e irrigados (FI) e tratamentos sem fertilização e não irrigados (SN) durante o verão e o inverno de 2012. As barras representam o desvio padrão, sendo para os valores de Amax (n=36), e para os de A (n=90).

Marrichi (2009) encontrou uma variação ainda maior para clones de *Eucalyptus*, de 80%, entre a Amax e A tanto aos 16 meses quanto aos 36 meses de idade.

A relação existente entre o Amax e A, para as duas espécies e nas duas campanhas, pode ser observada na Figura 13.

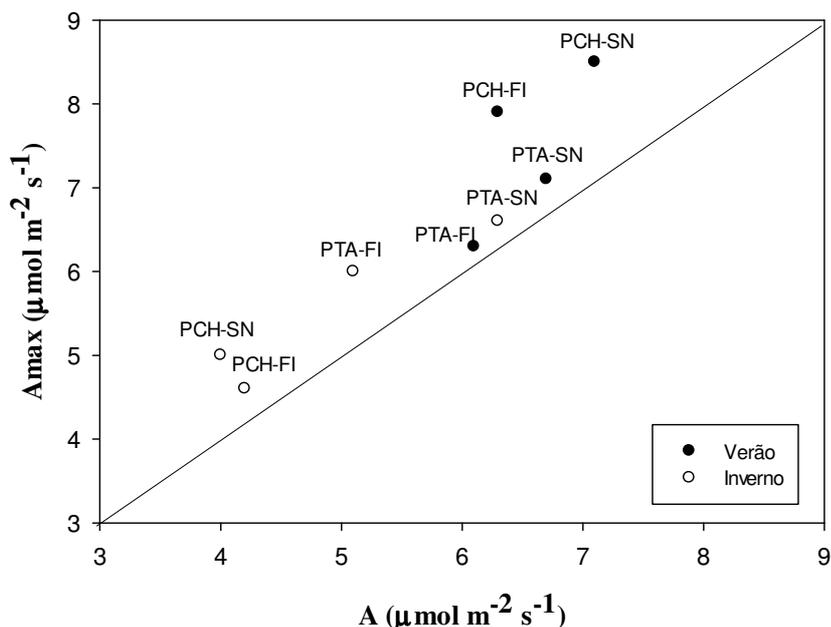


Figura 13 - Relação entre Fotossíntese máxima sob condições ambientais (A_{max} – coleta das 8 às 10h) e Fotossíntese ao longo do dia (A – coleta das 11 às 15h) para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA) em tratamentos fertilizados e irrigados (FI) e tratamentos sem fertilização e não irrigados (SN) durante o verão e o inverno

Ao observar a Figura 13, nota-se a superioridade dos valores de A_{max} em relação aos de A , para as duas campanhas realizadas. Evidencia-se, assim, a variação de fotossíntese que a árvore produz ao longo do dia e confirma-se a necessidade de realizar estudos detalhados de cada espécie, em relação às variações externas durante o dia e o ano.

A variação nos valores de fotossíntese relaciona-se à condutância estomática e às taxas de transpiração das espécies em estudo e seu comportamento em resposta às mudanças climáticas. Na Tabela 10, verifica-se a média de condutância estomática durante as duas campanhas, para ambas as espécies nos dois tratamentos.

Tabela 10 - Condutância estomática durante as coletas da A_{max} (gs_1 - coleta das 8 às 10h) e condutância estomática durante as coletas da A (gs_2 - coleta das 11 às 15h) para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA) em tratamentos fertilizados e irrigados (FI) e tratamentos sem fertilização e não irrigados (SN) durante o verão e o inverno. As barras representam o desvio padrão, sendo para os valores de gs_1 ($n=36$), e para os valores de gs_2 ($n=90$). Valores com letras iguais não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($P=0,05$)

Campanha	Espécie	Tratamento	gs_1	gs_2	Campanha	Espécie	Tratamento	gs_1	gs_2
#	#	#	($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	#	#	#	($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Verão	PCH	SN	0,22 (0,06) a	0,13 (0,05) b	Inverno	PCH	SN	0,26 (0,1) ab	0,07 (0,06) c
		FI	0,21 (0,08) a	0,13 (0,07) b			FI	0,22 (0,09) b	0,07 (0,05) c
	PTA	SN	0,22 (0,11) a	0,20 (0,13) a		PTA	SN	0,26 (0,09) ab	0,17 (0,05) a
		FI	0,18 (0,07) a	0,16 (0,09) b			FI	0,28 (0,08) a	0,13 (0,05) b

Ao verificar os dados de condutância estomática, observa-se que o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* também apresenta maior variação ao longo do dia e entre as campanhas estudadas. Durante o verão, não houve diferenças entre as espécies e os tratamentos.

No verão, o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* variou 40% em média entre as coletas matinais e vespertinas; já o *Pinus taeda* teve variação de apenas 10%. Na estação mais limitante (inverno), essa variação foi ainda maior para as duas espécies, obtendo o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* 70% de queda na condutância, enquanto o *Pinus taeda*, de 45%.

Gulías; Flexas; Mus (2003) encontraram uma diminuição de 30 a 40% nas taxas de fotossíntese e de condutância estomática, maior para espécies de coníferas do que para as herbáceas, decíduas e semidecíduas, porém com alta eficiência no uso da água. Em um estudo com *Pinus taeda* nos Estados Unidos, a diminuição na condutância estomática do verão para o inverno foi de 42% (MURTHY et al. 1996).

Na Tabela 11, verifica-se a média de transpiração durante as coletas da Amax e do A, para ambas as espécies e os tratamentos, nas duas campanhas.

Tabela 11 - Transpiração durante a coleta da Amax (E₁ – coleta das 8 às 10h) e Transpiração durante a coleta da A (E₂ – coleta das 11 às 15h) para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA) em tratamentos fertilizados e irrigados (FI) e tratamentos sem fertilização e não irrigados (SN) durante o verão e o inverno. As barras representam o desvio padrão, sendo para os valores de E₁ (n=36), e para os valores de E₂ (n=90). Valores com letras iguais não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey (P=0.05)

Campanha	Espécie	Tratamento	E ₁	E ₂	Campanha	Espécie	Tratamento	E ₁	E ₂
#	#	#	(mmol m ⁻² s ⁻¹)	(mmol m ⁻² s ⁻¹)	#	#	#	(mmol m ⁻² s ⁻¹)	(mmol m ⁻² s ⁻¹)
Verão	PCH	SN	3,8 (1,5) a	4,6 (1,9) b	Inverno	PCH	SN	2,0 (0,9) ab	1,7 (1,0) c
		FI	3,2 (1,3) a	4,7 (2,4) b			FI	1,5 (0,7) b	1,4 (0,9) c
	PTA	SN	4,3 (2,8) a	7,5 (5,5) a		PTA	SN	1,8 (0,9) ab	2,8 (0,6) a
		FI	3,0 (1,5) a	4,6 (2,9) b			FI	1,9 (0,8) a	2,3 (1,0) b

Ao observar os dados de transpiração, nota-se que o *Pinus taeda* teve maior variação entre os valores coletados das 8 às 10 horas e os coletados das 11 às 15 horas. No verão, a média dos tratamentos, pela manhã, foi 40% menor que a dos tratamentos à tarde; já no inverno, essa variação foi de 30% para o *Pinus taeda*.

Para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, no verão, obtiveram-se valores com variação um terço menor para as coletas matinais do que para as vespertinas. Já no inverno, essa variação foi 12% maior para as coletas matinais do que para as vespertinas.

Ao associar o comportamento dessas espécies à fotossíntese, à condutância estomática e à transpiração, foi possível verificar que o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* possui maior controle sobre a perda de água do que o *Pinus taeda*. Na tabela 12, verifica-se o resumo dos

dados de fotossíntese, de condutância estomática e de transpiração durante as duas campanhas. Os valores da tabela referem-se à média das variáveis citadas acima, durante todo o dia de coleta (das 8 às 15h).

Tabela 12 - Fotossíntese coletada das 8 às 15h (A_d), condutância estomática coletada das 8 às 15h (gs_d), transpiração durante coletada das 8 às 15h (E_d) e eficiência do uso da água (A/E) para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA) em tratamentos fertilizados e irrigados (FI) e tratamentos sem fertilização e não irrigados (SN) durante o verão e o inverno. Em parênteses o desvio padrão (n=126)

Campanha	Espécie	A _d	gs _d	E _d	A/E
#	#	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	#
Verão	PCH	6,6 (2,1)	0,16 (0,07)	4,3 (2,1)	1,8 (0,8)
	PTA	6,4 (2,7)	0,19 (0,1)	5,4 (4,3)	1,6 (0,8)
Inverno	PCH	4,1 (1,8)	0,12 (0,1)	1,6 (1,3)	3,2 (2,8)
	PTA	5,7 (1,9)	0,18 (0,08)	2,3 (1,1)	2,7 (1,3)

Em ambas as campanhas, verificou-se maior controle estomático do *Pinus caribaea* var. *hondurensis* do que o do *Pinus taeda*, o que justifica as menores taxas de transpiração. Assim esta espécie mostrou-se mais sensível ao aumento de déficit da pressão de vapor.

Ao verificar os dados de A/E, observou-se que o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* possuiu as maiores taxas em ambas as campanhas, o que significa que utiliza, de maneira mais eficiente, a água do que o *Pinus taeda*.

4.6 Respostas da fotossíntese em relação ao DPV

A relação entre a fotossíntese e o DPV está mostrada na Figura 14, para as duas campanhas e as duas espécies.

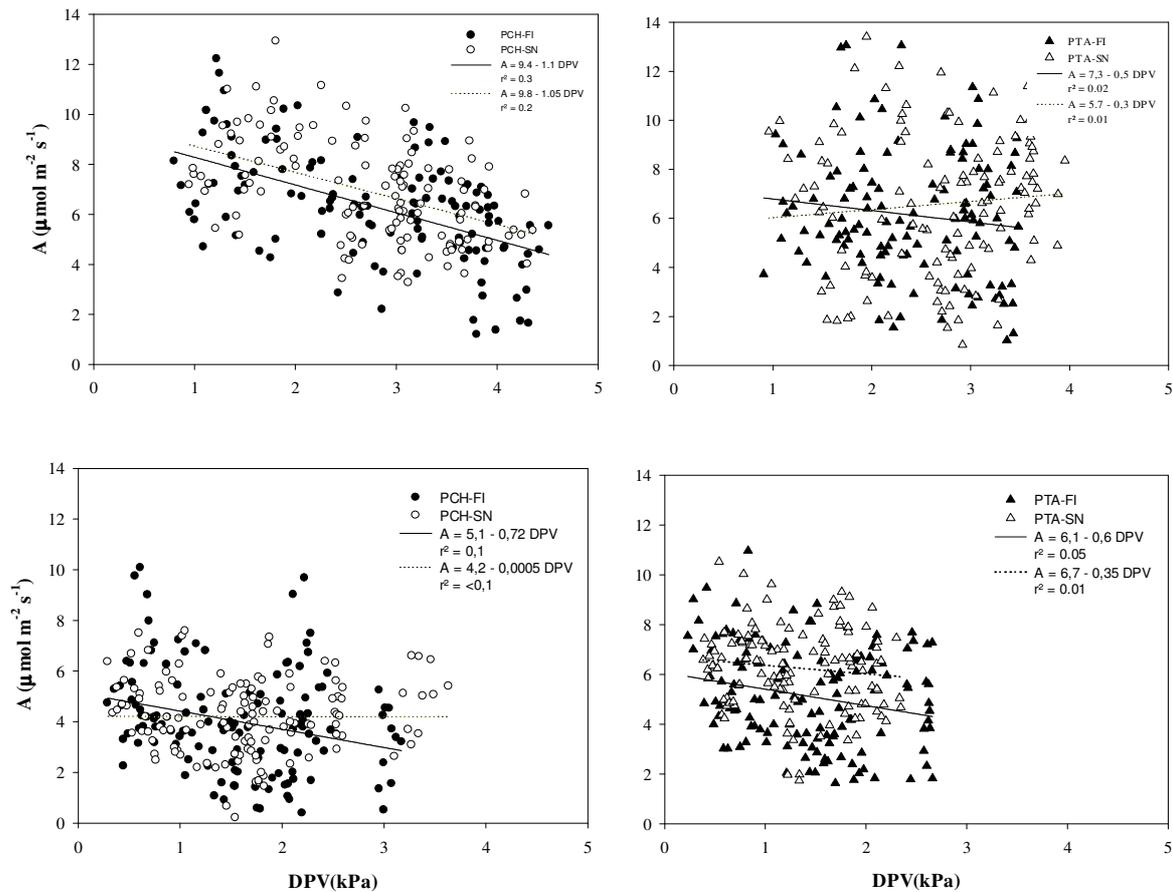


Figura 14 - Regressão linear dos dados de fotossíntese (A – coleta das 8 às 15h) com o déficit de pressão de vapor (DPV) para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e o *Pinus taeda* (PTA) nos tratamento fertilizado e irrigado (FI) e nos tratamentos controle (SN). Campanha de verão (acima) e campanha de inverno (abaixo)

Durante a campanha de verão, o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* teve sua capacidade fotossintética diminuída com o aumento do DPV, o que não ocorreu com o *Pinus taeda*. Já no inverno, apenas os tratamentos fertilizados e irrigados sofreram o efeito do DPV sobre a fotossíntese, para ambas as espécies.

Assim, durante o verão, o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* apresentou, em média, uma queda de $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para cada aumento de 1kPa no valor de DPV. Durante o inverno, o tratamento fertilizado e irrigado para as duas espécies apresentou, em média, uma queda de $0,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para cada aumento de 1kPa no valor de DPV.

4.7 Respostas da condutância estomática em relação ao DPV

Com o aumento do DPV, ocorre o fechamento dos estômatos, para minimizar as perdas de água da planta para o meio (WARING; FRANKLIN, 1979; LANDSBERG;

GOWER, 1997). Assim, as plantas com adequado controle estomático são capazes de maximizar os ganhos em fixação de carbono e minimizar as perdas de água.

Na Figura 15, observa-se a relação entre a condutância estomática e o aumento do DPV, nas duas estações e para as duas espécies.

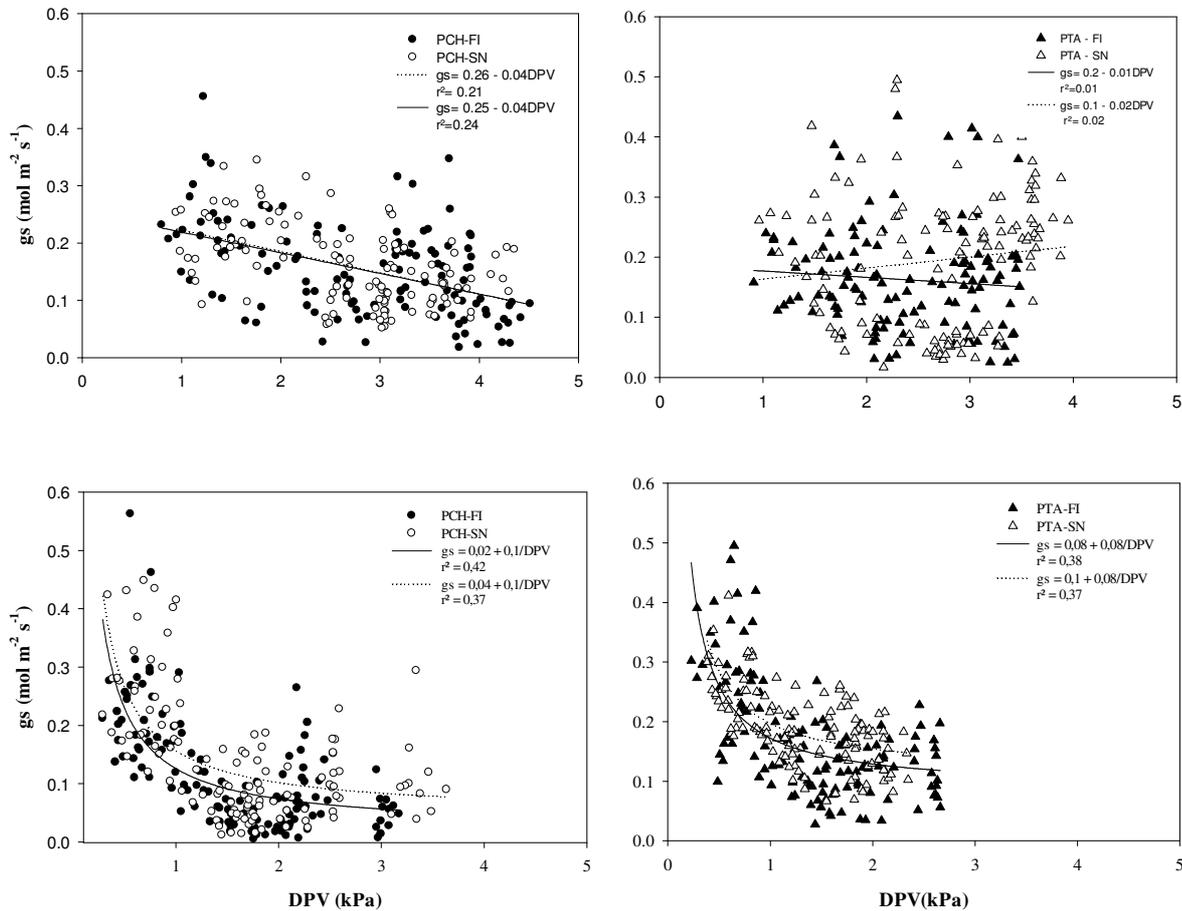


Figura 15 - Relação entre a condutância estomática (gs – coleta das 8 às 15h) e o déficit de pressão de vapor (DPV) para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e o *Pinus taeda* (PTA) nos tratamento fertilizado e irrigado (FI) e nos tratamentos controle (SN). Campanha de verão (acima) e campanha de inverno (abaixo)

Diversos estudos encontraram relação negativa entre a condutância estomática e o aumento do DPV (OREN et al., 1999; EWERS et al., 2000; OREN; PATAKI, 2001). A relação entre a sensibilidade dos estômatos e o aumento do DPV está diretamente ligada à eficiência no uso da água ou à relação entre o ganho de carbono e a perda de água (FRANKS; FARQUHAR, 1999).

Neste estudo, durante a campanha de verão, não se verificou relação entre a condutância estomática e o aumento do DPV para o *Pinus taeda*; observou-se apenas uma

pequena queda para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, assim como a obtida na relação entre A e DPV, na mesma campanha.

Porém, no inverno, para ambas as espécies, ocorreu uma variação muito alta entre a condutância estomática e o DPV, quando este apresentava valores menores que 1 kPa. Waring e Franklin (1979) não encontraram interferência da condutância estomática em DPV menor que 1 kPa de coníferas. Já para valores de DPV maiores que 1 kPa, ocorreu uma pequena queda para as duas espécies.

Estudo com *Pinus taeda*, aos 15 anos, na Carolina do Norte (EUA) mostrou que os tratamentos fertilizados e os fertilizados e irrigados produzem o dobro do índice de área foliar que os irrigados e o tratamento-controle. Por outro lado, a condutância da copa, para os tratamentos fertilizados, era metade dos demais, ao passo que a variação diária e a sazonalidade da condutância para estes tratamentos eram menores (EWER et al., 2001; EWER et al., 2001).

Diversos estudos mostraram que, quanto maiores os valores de condutância estomáticas para baixo DPV (<1kPa), maior será sua sensibilidade ao aumento do DPV (OREN et al., 1999; ADDINGTON et al, 2004; HUBBARD et al., 2010). Em estudo com sete clones de *Eucalyptus*, no estado de São Paulo, que apresentaram altas taxas de condutância estomática com baixo DPV, ocorreu brusca queda nelas com o aumento deste fator, fazendo-se mais acentuada nas plantas mais jovens (MARRICHI, 2009).

Ewer et al. (2001) observaram uma queda linear para a condutância estomática como resposta ao aumento do DPV, para o *Pinus taeda*, quando as temperatura estavam abaixo de 15°C; já quando a temperatura atingia 5°C, aproximava-se de zero. Neste estudo, também se observou uma queda na condutância estomática em relação ao DPV, para o *Pinus taeda* durante o inverno, estação que apresentou uma média de temperatura próxima a 15°C.

4.8 Relação entre fotossíntese e transpiração

Na Figura 16, ilustra-se a relação entre a fotossíntese e a transpiração para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e o *Pinus taeda*, nas duas campanhas de fotossíntese.

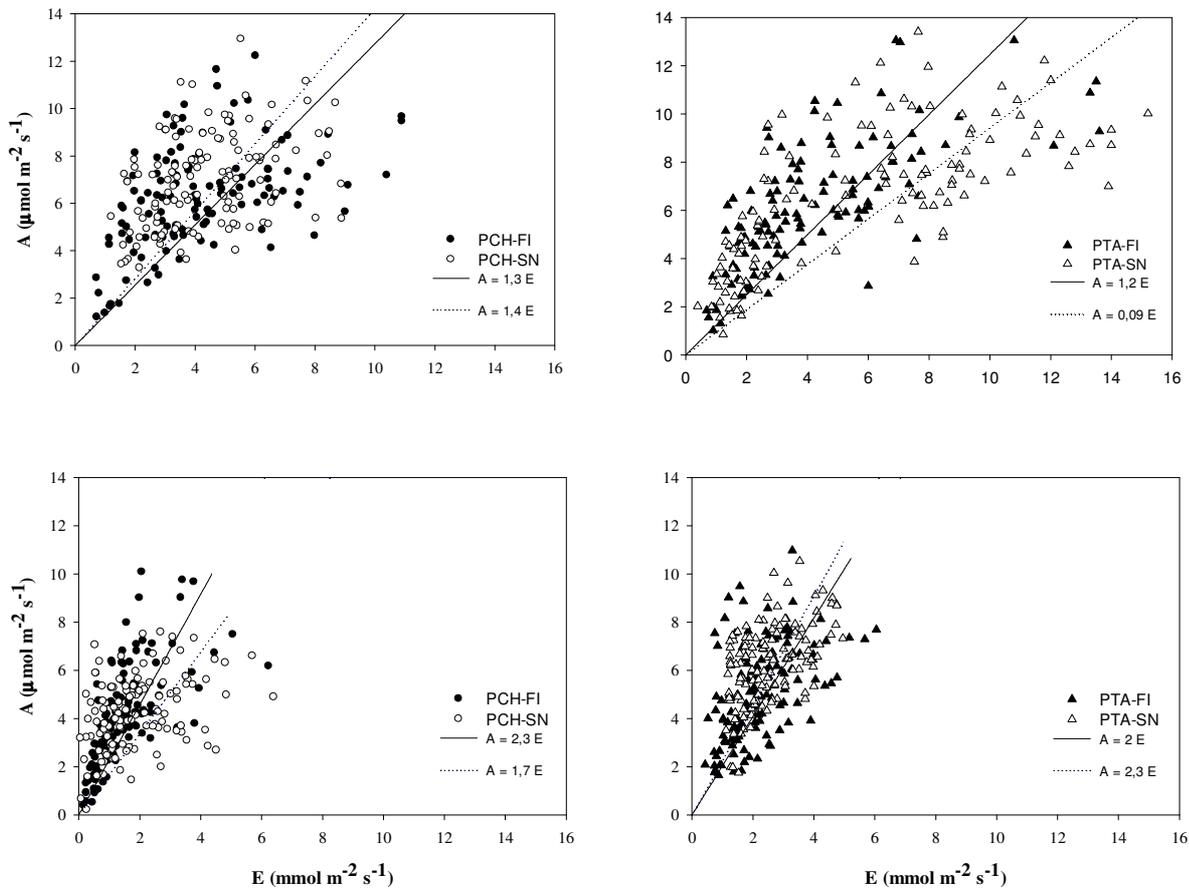


Figura 16 - Relação entre a fotossíntese (A – coleta das 8 às 15h) com a transpiração (E) para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e o *Pinus taeda* (PTA) nos tratamentos fertilizado e irrigado (FI) e nos tratamentos controle (SN). Campanha de verão (acima) e campanha de inverno (abaixo)

A perda de água via transpiração é inevitável para que se realize a fotossíntese em todas as plantas; assim, esses dois parâmetros associam-se diretamente, como se pode visualizar neste estudo. Para ambas as campanhas, o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e o *Pinus taeda* apresentaram uma relação positiva entre a fotossíntese e a transpiração.

Para ambas as campanhas, observou-se que o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* possui maior inclinação da relação $A \times E$, indicando maior eficiência no uso da água, como foi já observado no item 4.5.

4.9 Área Foliar Específica e Nitrogênio foliar

Na Tabela 13, verifica-se a concentração de nitrogênio foliar e a AFE para todos os tratamentos em estudo, nas duas campanhas realizadas.

Tabela 13 - Conteúdo de nitrogênio foliar (N), área foliar específica superficial (AFEs), área foliar específica projetada (AFEp), e conteúdo de nitrogênio por área de folha (Narea), para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA) em tratamentos fertilizados e irrigados (FI) e tratamentos sem fertilização e não irrigados (SN) durante o verão e o inverno. Em parênteses o desvio padrão (n=36). Valores com letras iguais não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($P=0.05$)

Campanha	Espécie	Tratamento	N	AFEs	AFEp	Narea
#	#	#	g Kg ⁻¹	m ² Kg ⁻¹	m ² Kg ⁻¹	g m ²
Verão	PCH	FI	10,2 (0,8)	10,7 (2,3)	4,5 (1,3)	0,9 (0,2) b
		SN	8,9 (0,9)	11,2 (2,7)	4,7 (1,5)	0,8 (0,3) b
	PTA	FI	13,6 (1,9)	11,9 (4,6)	5,0 (2,6)	1,1 (1,0) a
		SN	13,7 (2,0)	12,2 (2,9)	5,1 (1,6)	1,1 (0,4) a
Inverno	PCH	FI	10,0 (3,0)	13,0 (2,3)	5,5 (1,3)	0,8 (0,3) b
		SN	11,3 (1,2)	12,3 (2,1)	5,2 (1,2)	0,9 (0,3) b
	PTA	FI	12,4 (2,6)	12,1 (2,3)	5,1 (1,3)	1,0 (0,5) a
		SN	14,1 (3,3)	11,9 (2,8)	4,5 (1,6)	1,2 (0,8) a

Pela Tabela 13, verifica-se que os dados de Narea diferenciaram entre as espécies para ambas as campanhas, apresentando o *Pinus taeda* as maiores médias. Pelo teste de Tukey, a 5% de significância, não houve diferença entre os tratamentos. Como o nitrogênio é o nutriente que participa de diversos processos fisiológicos, relaciona-se à fotossíntese, à dinâmica das raízes finas e à decomposição da matéria orgânica (RYAN et al., 1995). Ele constitui o nutriente que causa maiores limitações na produtividade do *Pinus taeda* em quase toda a totalidade de ocorrência nos Estados Unidos (MURTHY et al., 1996). Maiores conteúdos de nitrogênio nos rebentos foliares aumentam a capacidade fotossintética e a eficiência na interceptação da luz por unidade de área foliar superficial (MAIER; ZARNOCH; DOUGHERTY, 1998).

Em tratamentos fertilizados de *Pinus taeda*, aos 8 anos de idade, houve, em um ano, um aumento de 25 a 34% de nitrogênio na folha. Essa concentração foi menor nos meses de outono e inverno, o que coincidiu com os meses em que os valores de Amax foram menores (MURTHY et al., 1996).

Neste estudo, observaram-se teores de nitrogênio abaixo do valor ideal, tanto para o *Pinus taeda* quanto para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, o que se pode ter refletido nas taxas fotossintéticas para ambas as campanhas. Outro fato que diferenciou este estudo de diversos outros, também com foco em fertilização, é não se ter verificado diferença entre a concentração de nitrogênio no tratamento fertilizado e irrigado e o tratamento-controle; isso permite relacionar esse fato ao de não se ter encontrado diferença significativa nas taxas fotossintéticas entre os tratamentos.

Albaugh et al. (2004) observaram aumento na Amax nos tratamentos fertilizados, porém não o encontraram nos irrigados. Samuelson et al. (2001) não observaram efeito da fertilização sobre as taxas fotossintéticas, porém a concentração de N nas folhas era maior que 1,3% para os tratamento fertilizados e não fertilizados. A fertilização produz efeito sobre a fotossíntese, quando os plantios estão em solos pobres; nessa direção, a diferença na concentração de N foliar foi maior de 30% nos tratamentos fertilizados do que nos não fertilizados (FIFE; NAMBIAR, 1997; SAMUELSON et al., 2001).

4.10 Caracterização dos estômatos

Na tabela 14, encontram-se características das acículas e dos estômatos das duas espécies em estudo.

Tabela 14 – Características das acículas e estômatos do *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA), em tratamento fertilizado e irrigado (FI) e no tratamento controle (SN). Entre parênteses estão o desvio padrão (n=18)

Espécie	Trat.	Acícula/ fascículo	Compr. médio acícula (cm)	Compr. médio raio acícula (mm)	Número de estômatos (estômatos/cm)	Números de linhas de estômatos #
PCH	FI	3	24,3 (3,6)	0,59 (0,08)	133	21
PCH	SN	3	22,5 (2,5)	0,55 (0,09)	133	19
PTA	FI	3	19,7 (1,6)	0,61 (0,10)	200	26
PTA	SN	3	18,6 (2,1)	0,57 (0,12)	200	24

O *Pinus caribaea* var. *hondurensis* apresenta maiores comprimentos de acícula, em média 4,2 cm maiores que os do *Pinus taeda*; observa-se, porém, que o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* possui uma largura inferior, tendo o raio da acícula 0,02 mm menor que o do *Pinus taeda*. Ao comparar os tratamentos entre as espécies, destaca-se o fertilizado e irrigado, que apresentou maiores comprimento das acículas e maiores raios que o tratamento-controle para as duas espécies. Em um estudo de Teskey et al. (1994), verificaram-se, para *Pinus taeda*, 120 estômatos por centímetro de acículas e 24 linhas de estômatos por acícula.

A Figura 17 apresenta uma foto dos estômatos do *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e do *Pinus taeda*.

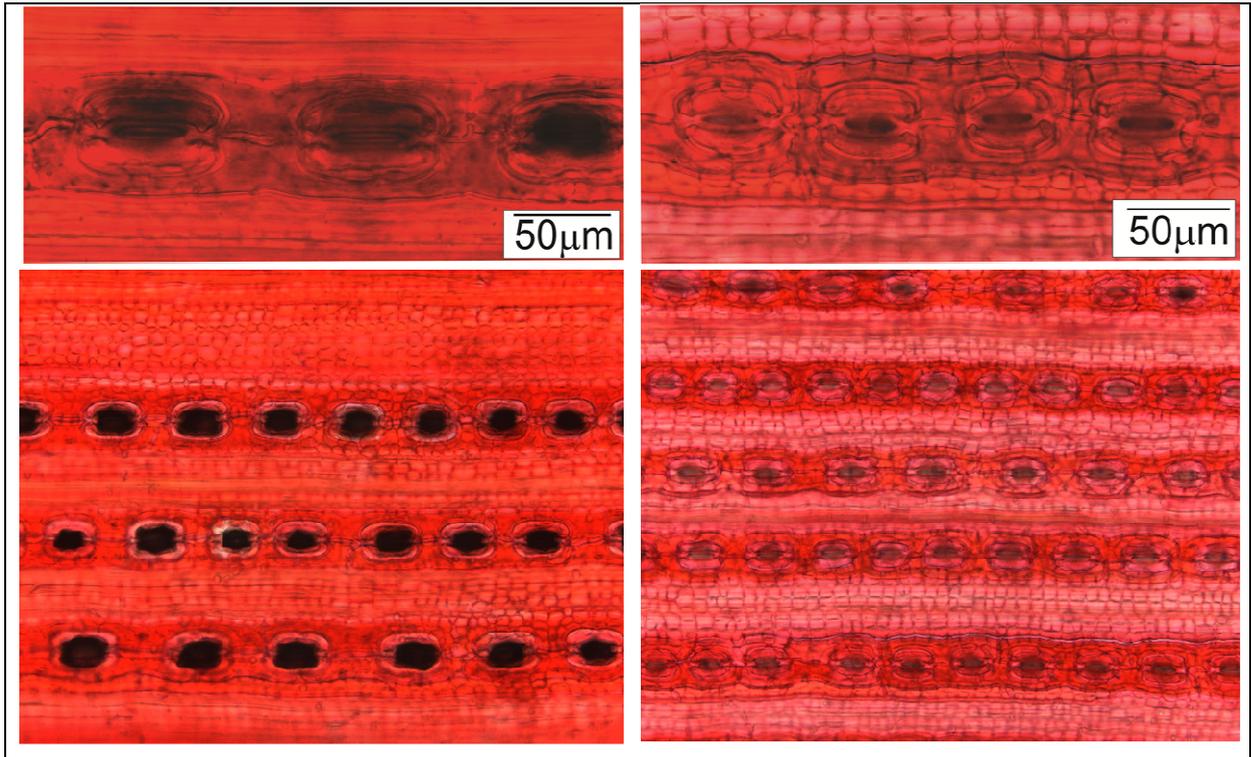


Figura 17 - Estômatos do *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e *Pinus taeda*. *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (esquerda) e *Pinus taeda* (direita). Aumento de 40 vezes (acima) e aumento de 20 vezes (abaixo)

Na Figura 17, observam-se maiores estômatos para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* do que para o *Pinus taeda*. A densidade de estômatos e seu tamanho influenciam na condutância estomática: quanto maior a densidade, maior a condutância (HOLLAND; RICHARDSON, 2009).

4.11 Taxa máxima de carboxilação da rubisco (V_{cmax}) e taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}).

O aumento de CO_2 no ar diminui a fotorrespiração, por inibir a oxigenação da rubisco e por favorecer a carboxilação e, assim, a alocação de carbono na planta (SHARKEY, 1998; LONG, 1991)

Nas Figuras 18 e 19, mostram-se as curvas A/C_i , confeccionadas a partir da média dos valores encontrados para cada concentração de CO_2 injetado na câmara, para as campanhas de verão e de inverno, respectivamente.

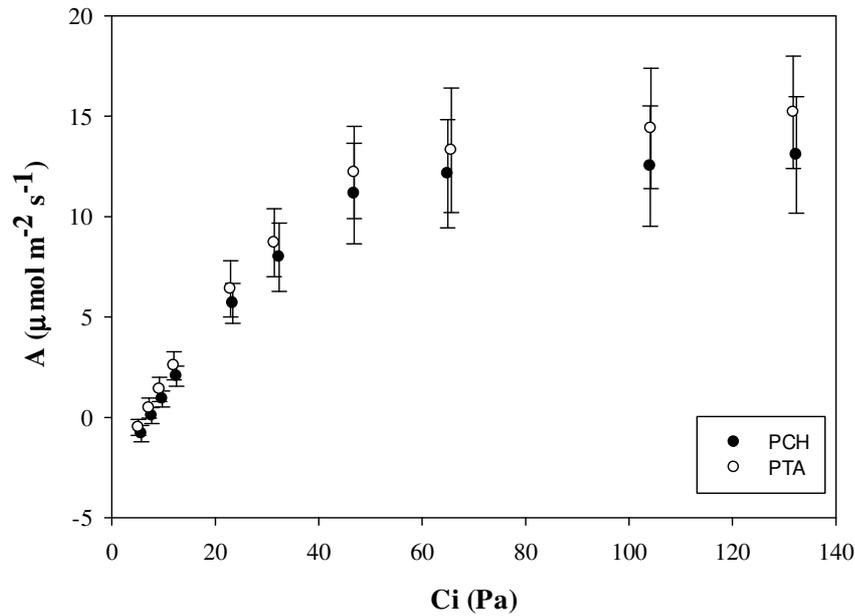


Figura 18 - Curvas A/C_i confeccionadas com as médias dos valores encontrados para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA) durante a campanha de verão. As barras representam o desvio padrão (n=24)

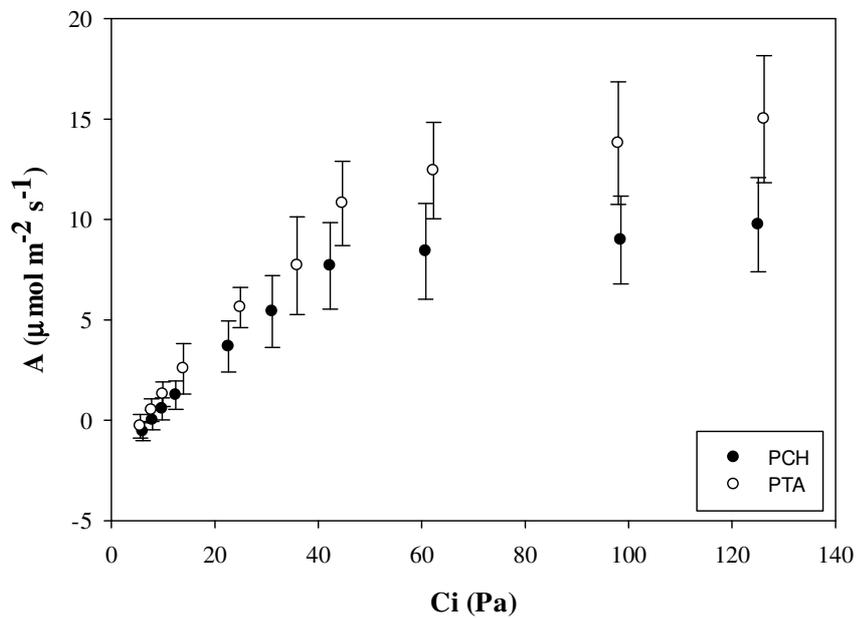


Figura 19 - Curvas A/C_i confeccionadas com as médias dos valores encontrados para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA) durante a campanha de inverno. As barras representam o desvio padrão (n=24)

Ao observar as Figuras 18 e 19, é possível verificar que o *Pinus taeda* apresenta maiores taxas fotossintéticas para todas as concentrações de CO_2 nas duas campanhas realizadas, sendo essa diferença ainda maior durante a campanha de inverno.

Ao comparar as médias das taxas fotossintéticas, para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e o *Pinus taeda*, na maior concentração de carbono interno (C_i), encontram-se os valores, durante a campanha de verão, de 13,1 e 15,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, e, na de inverno, de 9,7 e 15,0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente.

Através das Curvas A/C_i , obtiveram-se, para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, médias de condutância estomática de 0,16 e 0,09 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante o verão e o inverno respectivamente; já para o *Pinus taeda* foram encontrados valores de 0,19 e 0,16 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante o verão e o inverno, respectivamente. Assim como neste estudo, Ellsworth (2000) verificou variação da condutância estomática conforme a sazonalidade anual, sendo menor durante o inverno.

Em ambas as campanhas e para as duas espécies, a variação da condutância estomática, com o aumento do C_i , foi menor que 0,03 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Brodribb et al. (2009) observaram que somente as angiospermas demonstraram fechamento dos estômatos, quando o C_a foi maior que 60 Pa.

Farquhar e Sharkey (1982), em estudos de Curva A/C_i , observaram que, após o ponto de compensação da carboxilização, o aumento da fotossíntese, devido ao do carbono interno, resultou da intensa carboxilização da rubisco; nesse quadro, a regeneração da rubisco torna-se fator limitante para o aumento da fotossíntese. Ambos os fatores limitantes dependem da concentração de CO_2 no interior da planta, determinada pela condutância estomática (LANDSBERG; SANDS, 2011).

Assim, a partir das curvas A/C_i , determinaram-se os valores de V_{cmax} (25) e de $J_{max}(25)$, representados na Figuras 20, para a campanha de verão, e na 21, para a de inverno.

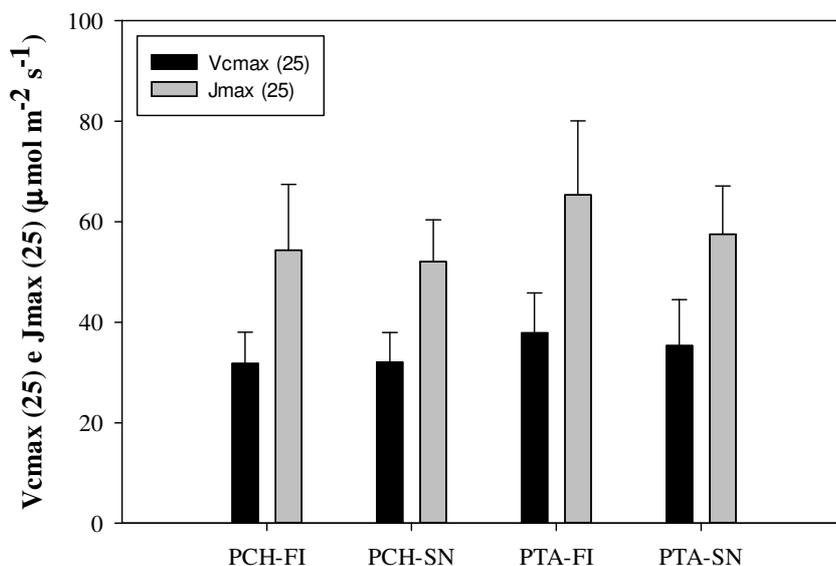


Figura 20 - Taxa máxima de carboxilação da rubisco a 25°C ($V_{cmax}(25)$) e taxa máxima de transporte de elétrons a 25°C ($J_{cmax}(25)$) durante a campanha de verão para *Pinus caribaea* var. *hondurensis* nos tratamentos fertilizado e irrigado (PCH-FI) e no tratamento controle (PCH-SN) e para o *Pinus taeda* nos tratamentos fertilizado e irrigado (PTA-FI) e o tratamento controle (PTA-SN). As barras representam o desvio padrão (n=12)

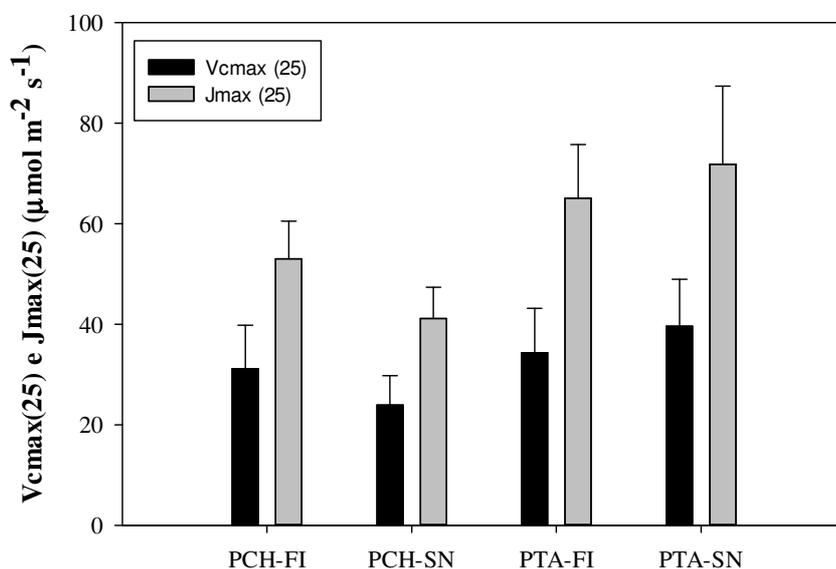


Figura 21 - Taxa máxima de carboxilação da rubisco a 25°C ($V_{cmax}(25)$) e taxa máxima de transporte de elétrons a 25°C ($J_{cmax}(25)$) durante a campanha de inverno para *Pinus caribaea* var. *hondurensis* nos tratamentos fertilizado e irrigado (PCH-FI) e no tratamento controle (PCH-SN) e para o *Pinus taeda* nos tratamentos fertilizado e irrigado (PTA-FI) e o tratamento controle (PTA-SN). As barras representam o desvio padrão (n=12)

Para ambas as estações e para os dois parâmetros analisados ($V_{cmax}(25)$ e $J_{cmax}(25)$), nas Figuras 20 e 21, o *Pinus taeda* apresentou maiores valores que o *Pinus caribaea* var.

hondurensis. Observa-se que, durante o verão, para o *Pinus taeda*, o tratamento que apresentou os maiores valores de $V_{cmax}(25)$ e $J_{max}(25)$ foi o fertilizado e irrigado, enquanto, no inverno, ocorreu uma inversão dos tratamentos em relação aos parâmetros citados.

Já para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, não houve uma grande diferença entre os dois tratamentos (PCH-FI e PCH-SN) durante o verão; porém observa-se que, no inverno, essa diferença foi mais abrupta, com maiores valores para o tratamento fertilizado e irrigado.

Diversos estudos com os parâmetros fotossintéticos reportam uma grande variação sazonal entre espécies decíduas (WILSON; BALDOCCHI; HANSON, 2000; KOSUGI; SHIBATA; KOBASHI, 2003), variação, no entanto, pequena para espécies de coníferas (MISSON et al. 2006).

Porte e Loustan (1998) não encontraram diferença significativa entre esses parâmetros, nas diferentes posições da copa, associando o fato às mudanças que ocorrem conforme a idade dos fascículos, em um estudo com *Pinus pinaster*.

Para as duas espécies, nota-se que a variação J_{max} (25), nas duas campanhas, foi maior que a do $V_{cmax}(25)$, assim como no trabalho de Jach e Ceulemans (2000), que observaram grande variação do J_{max} em *Pinus sylvestris* e a paralela inexistência de mudanças nos valores de V_{cmax} .

Na campanha de inverno, estação mais seca, a variação entre os parâmetros fotossintéticos foi maior que na de verão, fato observado por Misson et al. (2006), que verificaram grandes sazonalidade, durante épocas mais secas, em estudo com *Pinus ponderosa*.

Wullschleger (1993) comparou os parâmetros fotossintéticos de 109 espécies e encontrou uma variação, no V_{cmax} , de $6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para conífera *Picea abies* e de $194 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para espécie agrícola *Beta vulgaris* e média de $64 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; o J_{max} variou de $17 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *Picea abies* e $372 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para planta anual de deserto *Malvastrum rotundifolium* e média de $134 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Também observaram que os parâmetros fotossintéticos foram menores para as coníferas do que para as espécies folhosas.

Diversos autores encontraram relação entre os valores de V_{cmax} e J_{max} e o conteúdo de nitrogênio nas folhas (FIELD, 1983; MEDLYN; LOUSTAU; DELSON, 2002; ELLSWORTH, et al., 2004; MISSON et al., 2006). Nas tabelas 15 e 16, observam-se os valores médios de V_{cmax} (25), $J_{max}(25)$ e N foliar para cada tratamento, na campanha de verão e de inverno, respectivamente.

Tabela 15 - Taxa máxima de carbolização da rubisco a 25°C (Vcmax(25)), taxa máxima de transporte de elétrons a 25°C (Jmax(25)) e o conteúdo de nitrogênio na folha (N) para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) nos tratamentos fertilizados e irrigados (FI) e controle (SN) e para o *Pinus taeda* (PTA) nos tratamentos fertilizados e irrigados (FI) e controle (SN) durante a campanha de verão. Valores com letras iguais não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey (P=0.05). Entre parênteses o desvio padrão (n=12)

Campanha	Espécie	Tratamento	Vcmax(25)	Jmax(25)	N
#	#	#	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	g Kg^{-1}
Verão	PCH	SN	32,1 (5,9) b	52,0 (8,3) b	9,0 (0,5) b
		FI	31,8 (6,2) b	54,3 (13,1) bc	9,0 (0,8) b
	PTA	SN	35,4 (9,1) a	57,5 (9,6) ab	11,3 (1,4) a
		FI	37,9 (7,9) a	65,3 (14,7) a	11,3 (1,3) a

Durante a campanha de verão, observou-se que o *Pinus taeda* apresentou maiores taxas de Vcmax (25) e Jmax (25), assim como também maiores valores de nitrogênio foliar. Esse fato também pode ser observado na Tabela 16, durante a campanha de inverno.

Tabela 16 - Taxa máxima de carbolização da rubisco a 25°C (Vcmax(25)), taxa máxima de transporte de elétrons a 25°C (Jmax(25)) e o conteúdo de nitrogênio na folha (N) para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) nos tratamentos fertilizados e irrigados (FI) e controle (SN) e para o *Pinus taeda* (PTA) nos tratamentos fertilizados e irrigados (FI) e controle (SN) durante a campanha de inverno. Entre parênteses o desvio padrão (n=12)

Campanha	Espécie	Tratamento	Vcmax(25)	Jmax(25)	N
#	#	#	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	g Kg^{-1}
Inverno	PCH	FI	23,9 (5,8) b	41,2 (6,3) b	9,1 (0,6) c
		SN	31,2 (8,6) b	53,0 (7,4) bc	12,6 (2,5) b
	PTA	FI	39,6 (9,3) a	71,8 (15,6) a	14,2 (0,8) a
		SN	34,3 (8,8) a	65,1 (10,7) ab	12,4 (2,3) b

Durante o verão, o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* apresentou, em média, valores de Vcmax(25) e de Jmax (25) maiores que no inverno; o conteúdo de nitrogênio foliar, porém, foi menor, fato que se pode relacionar à influência de fatores externos sobre a espécie, no caso, as baixas temperaturas.

Já ao verificarem-se esses parâmetros encontrados para o *Pinus taeda*, não se obtiveram alterações, em relação à média dos tratamentos, para o Vcmax(25) no verão e no inverno; porém o Jmax(25) aumentou, assim como o teor de nitrogênio foliar.

Como o nitrogênio é um dos principais componentes da rubisco, o aumento de seu teor, por área foliar, aumenta a proporção do nutriente alocada para os componentes

fotossintéticos, o que auxilia o transporte de elétrons e a carboxilização da rubisco (EVANS, 1989).

Na Figura 22, demonstra-se a relação entre a fotossíntese máxima, sob saturação de CO_2 (A_{max_c}), e o conteúdo de nitrogênio foliar (N). Já, na Figura 23, expõe-se a relação entre a fotossíntese máxima, sob saturação de CO_2 (A_{max_c}), e o conteúdo de nitrogênio por área foliar (Narea).

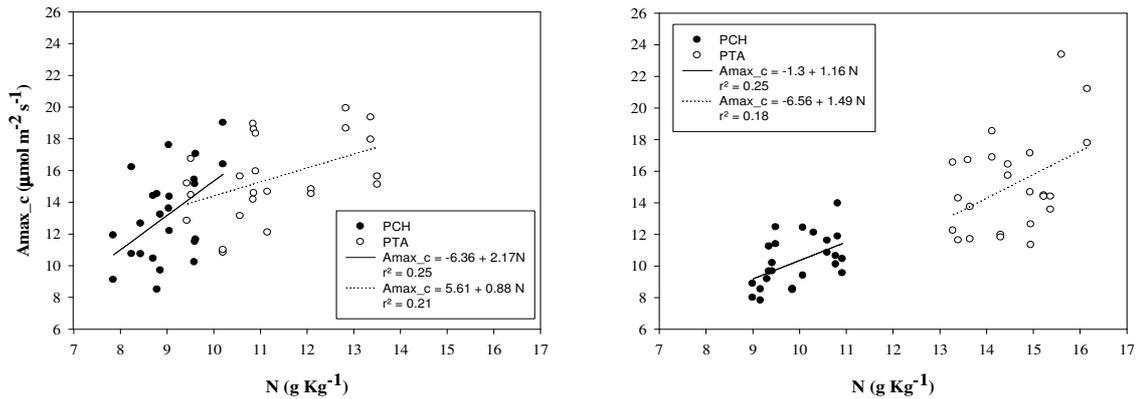


Figura 22 - Relação entre a fotossíntese máxima sob saturação de CO_2 (A_{max_c}) e o teor de nitrogênio foliar para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA). Campanha de verão (esquerda) e campanha de inverno (direita)

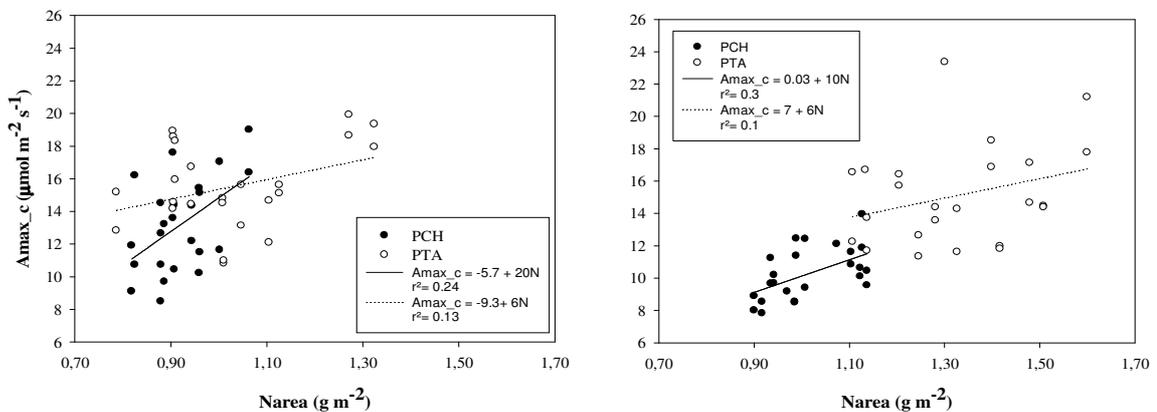


Figura 23 - Relação entre a fotossíntese máxima sob saturação de CO_2 (A_{max_c}) e o teor de nitrogênio por área foliar para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA). Campanha de verão (esquerda) e campanha de inverno (direita)

Observa-se que, em ambas as campanhas, ocorreu uma relação positiva entre o A_{max_c} e o N, para ambas as espécies, assim como entre a A_{max_c} e o Narea. As maiores concentrações de N e Narea, para o *Pinus taeda*, relacionam-se às maiores taxas de A_{max_c} .

Na Figura 24, observa-se a relação entre a A_{max_c} e a J_{max} , para ambas as espécies, nas duas campanhas realizadas.

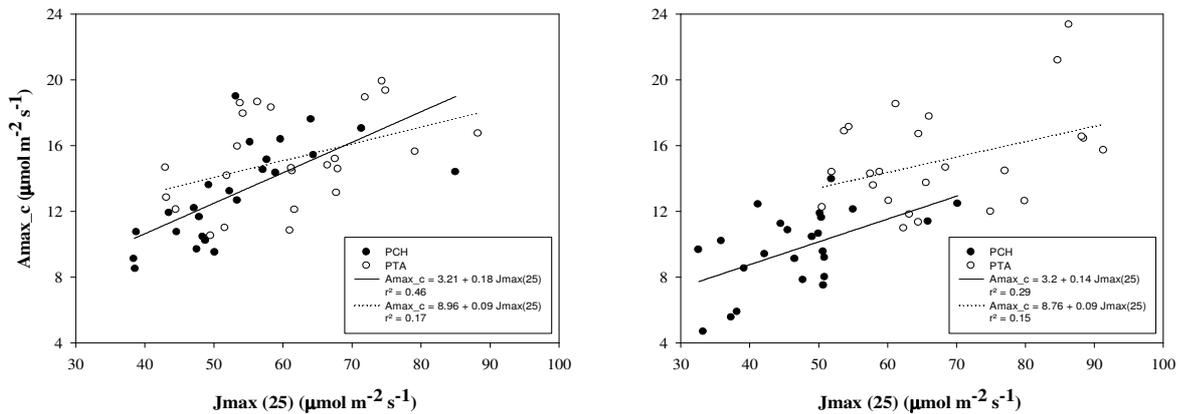


Figura 24 - Relação entre a fotossíntese máxima sob saturação de CO₂ (Amax_c) e a taxa máxima de transporte de elétrons na temperatura de 25°C (Jmax (25)) para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA). Campanha de verão (esquerda) e campanha de inverno (direita)

A relação entre a Amax_c e a Jmax também foi positiva, podendo-se associar o aumento da Jmax (25) ao aumento do teor de nitrogênio na folha.

Na Figura 25, observa-se a relação existente para a Jmax(25) e a Vcmax(25), nas campanhas de verão e de inverno.

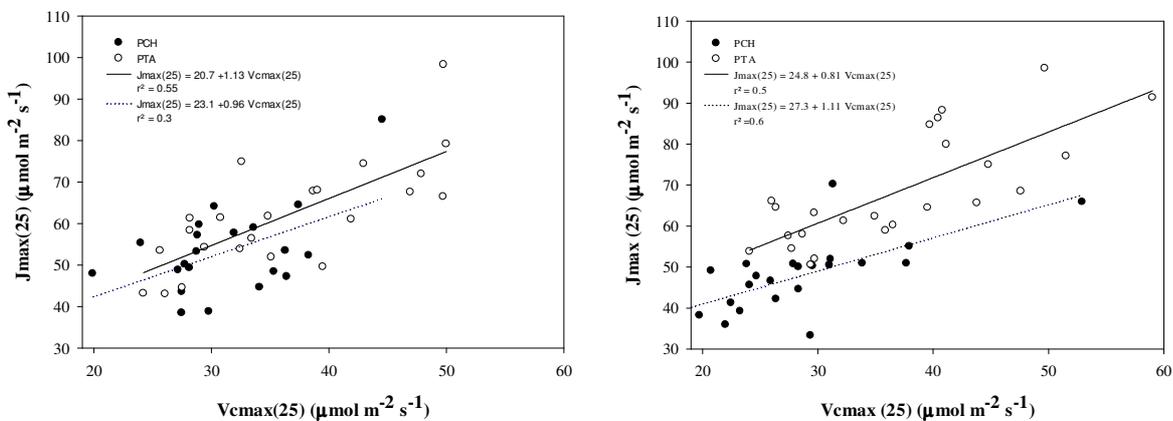


Figura 25 - Relação entre a taxa máxima de transporte de elétrons a 25°C (Jmax(25)) e taxa máxima de carboxilação da rubisco a 25°C (Vcmax(25)) para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA). Campanha de verão (esquerda) e campanha de inverno (direita)

Em ambas as campanhas, houve relação positiva entre os parâmetros Jmax(25) e Vcmax(25), para as duas espécies em estudo, PCH ($J_{\max}(25) = 0.96 V_{\max}(25) + 23,1$) e PTA ($J_{\max}(25) = 1,13 V_{\max}(25) + 20,7$), durante a campanha de verão; já na de inverno, o PCH apresentou ($J_{\max}(25) = 1,11 V_{\max}(25) + 27,3$), enquanto o PTA ($J_{\max}(25) = 0,81 V_{\max}(25) + 24,8$). Essas relações positivas foram encontradas em diversos estudos, como o de Wullschleger (1993), que encontrou ($J_{\max} = 1,64 V_{\max} + 29,1$) para Curva A/Ci de 109

espécies e o de Grassi et al. (2002) ($J_{max} = 1,33 V_{cmax} + 11,9$), para mudas de *Eucalyptus grandis*.

Diversos autores também observaram a razão existente entre J_{max} e V_{cmax} , assim como se fez neste trabalho e se mostra na Tabela 17.

Tabela 17 - Razão existente entre $J_{max}(25)$ e $V_{cmax}(25)$ ($J_{max}(25)/V_{cmax}(25)$) na campanha de verão e inverno para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (PCH) e *Pinus taeda* (PTA) no tratamento fertilizado e irrigado (FI) e no tratamento controle (SN). Entre parenteses o desvio padrão (n=12)

Campanha	Espécie	Tratamento	$J_{max}(25)/V_{cmax}(25)$	Campanha	Espécie	Tratamento	$J_{max}(25)/V_{cmax}(25)$
#	#	#	#	#	#	#	#
Verão	PCH	SN	1,7 (0,4)	Inverno	PCH	SN	1,8 (0,4)
		FI	1,7 (0,4)			FI	1,8 (0,3)
	PTA	SN	1,7 (0,3)		PTA	SN	1,8 (0,3)
		FI	1,7 (0,3)			FI	2,0 (0,3)

Não ocorreu diferença estatística entre espécies, tratamentos e campanhas, em relação à razão entre $J_{max}(25)$ e $V_{cmax}(25)$.

A variação da razão para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* foi de 2.4 a 1.1 e para *Pinus taeda* foi de 2.4 a 1.2; assim, as espécies são semelhantes também quanto à variação da razão $J_{max}(25):V_{cmax}(25)$.

Misson et al. (2006), em um estudo com *Pinus ponderosa*, obteve uma razão de J_{max}/V_{cmax} igual a 1,7, em ambos os experimentos, na campanha de verão. Já para *Eucalyptus grandis*, Grassi et al. (2002) encontraram uma variação da razão em 1.7 a 1.4.

A regeneração da rubisco é mais sensível ao estresse hídrico que a capacidade de carboxilização; por isso a razão entre $J_{max}(25):V_{cmax}(25)$ é menor em estações mais secas (von CAEMMERER; FARQUAR, 1984; MEDRANO et al. 2002, GRASSI, et al. 2005). Flexas et al. (2004) mostraram que esse fato depende da espécie e do grau de estresse hídrico que apresenta.

Neste estudo, não diminuiu a razão $J_{max}(25):V_{cmax}(25)$ da época mais chuvosa para a mais seca, fato que se pode associar ao baixo déficit hídrico durante a campanha de inverno.

O aumento de temperatura também influenciou a razão $J_{max}(25):V_{cmax}(25)$. Leuning (2002) e Hikosaka; Murakami; Hirose (1999) observaram que a razão diminuiu com o aumento da temperatura, pela diferença da temperatura ótima, pois a ativação das enzimas dos parâmetros é diferente. Outros estudos não encontraram diferença significativa da razão nas diferentes estações do ano (BUNCE, 2000; MEDLYN; LOUSTAU; DELZON, 2002)

Neste estudo, os valores de V_{cmax} e J_{max} foram convertidos à temperatura de 25°C; as folhas, porém, estavam expostas à temperatura ambiente, o que pode ter causado o pequeno aumento da razão entre o verão e o inverno, associado à queda de temperaturas desta estação.

4.12 Relação entre crescimento e fotossíntese

Na figura 26, observa-se a relação entre o crescimento do fuste, para cada árvore amostrada, e a fotossíntese para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e o *Pinus taeda*. Na mesma figura, verifica-se a inexistência de relação entre a fotossíntese e o crescimento da árvore. Esse fato também foi observado no estudo com clones de *Eucalyptus* (MARRICHI, 2009). Sabe-se que o estudo da fotossíntese permitiu contabilizar a quantidade de carbono fixado no nível de superfície de folha, porém, para entender todo o comportamento da planta, deve-se realizar o estudo completo de seu índice de área foliar, de suas perdas por respiração e da alocação de carbono na planta.

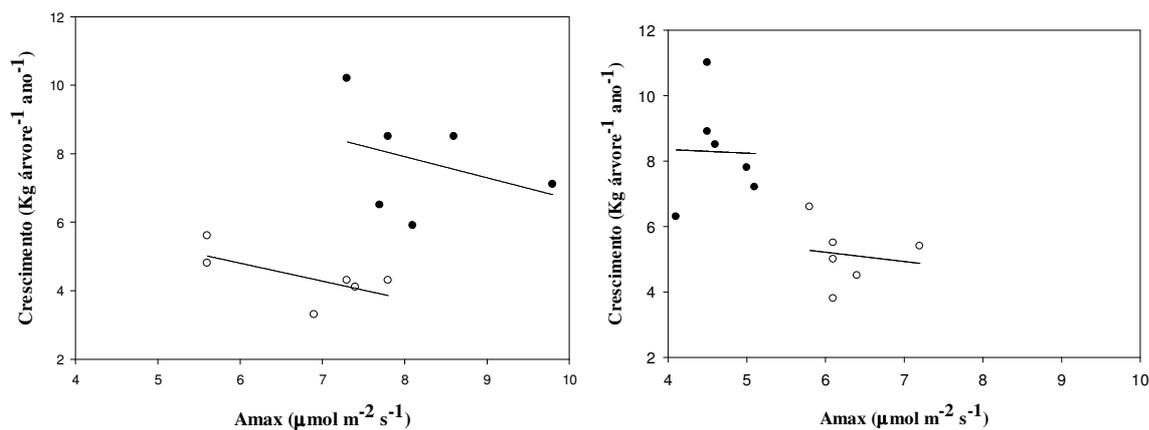


Figura 26 - Relação entre o crescimento anual do fuste por árvore amostrada e a fotossíntese máxima para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (símbolos cheios) e *Pinus taeda* (símbolos vazios). Campanha de verão (esquerda) e campanha de inverno (direita)

Na Figura 26 verifica-se que não existe uma relação entre a fotossíntese com o crescimento da árvore. Este fato também foi observado no estudo com clones de *Eucalyptus* (MARRICHI, 2009). Sabe-se que o estudo da fotossíntese permitiu contabilizar a quantidade de carbono fixado no nível de superfície de folha, porém para entender todo o comportamento da planta deve-se ter um estudo completo de seu índice de área foliar, suas perdas por respiração e a alocação de carbono na planta.

Na Figura 27, observa-se a relação entre o crescimento do fuste, para cada árvore amostrada entre o período das duas campanhas fotossintéticas, e a fixação de carbono por árvore, para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e para o *Pinus taeda*. Esse gráfico foi obtido

por meio da integração entre a fotossíntese por área e a quantidade de acículas por árvore. A equação de biomassa das acículas utilizada está citada em Barros et al. (2012).

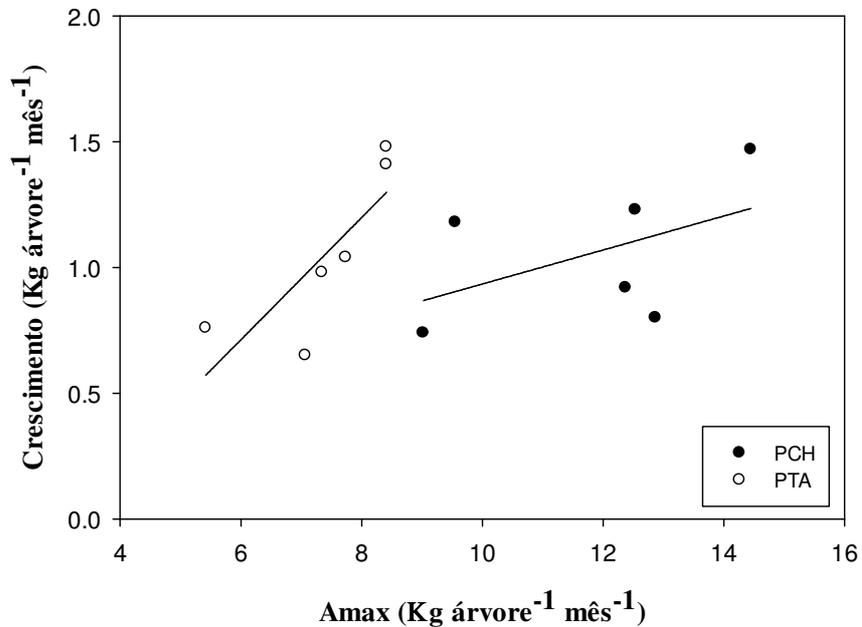


Figura 27 - Relação entre o crescimento mensal do fuste no período entre as duas campanhas de fotossíntese por árvore amostrada e a fotossíntese diária por árvore ao longo do mês (A) para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e *Pinus taeda*

Na Figura 27, verifica-se uma relação positiva entre a fotossíntese por árvore e o crescimento dela, para ambas as espécies, sendo maior para o *Pinus caribaea* var. *hondurensis*. Assim, observa-se que a fotossíntese, no nível de copa, não pode ser usada como único fator na análise dos motivos da maior produtividade do *Pinus caribaea* var. *hondurensis*.

5 CONCLUSÕES

Do estudo do *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e do *Pinus taeda*, aos cinco anos, submetidos a tratamento-controle e a tratamento fertilizado/ irrigado, quanto às variáveis fisiológicas relacionadas à fotossíntese, durante o verão e o inverno em Itatinga, SP, pode-se concluir que:

- O *Pinus caribaea* var. *hondurensis* apresentou o dobro de produtividade que o *Pinus taeda*;
- O *Pinus caribaea* var. *hondurensis* apresentou maiores variações, do que o *Pinus taeda*, na capacidade fotossintética ao longo do dia e entre as estações do ano;
- Em ambas as campanhas, não se verificou diferença significativa entre os tratamentos para as duas espécies, em relação ao Amax, ao Vcmax e ao Jmax;
- Os maiores valores de Vcmax (25) e de Jmax (25) foram encontrados para o *Pinus taeda*, em ambas as campanhas, podendo relacioná-los às maiores concentrações de N foliar;
- Ocorreu relação positiva entre Amax_c versus N, Amax_c versus Narea, Amax_c versus Jmax(25) e Jmax(25) versus Vcmax(25), para as duas espécies, em ambas as campanhas;
- Não se verificou relação entre o crescimento do fuste e a fotossíntese foliar, para ambas as campanhas e as espécies; contudo, quando se utiliza a fotossíntese de toda a copa, essa relação torna-se positiva.

Assim, retornando as hipóteses, temos:

- I. O *Pinus caribaea* var. *hondurensis* apresentará maior produtividade que o *Pinus taeda*. **Corroborada**
- II. O *Pinus caribaea* var. *hondurensis* apresentará maiores valores de Amax, Vcmax e Jmax a nível foliar que o *Pinus taeda*. **Não Corroborada**
- III. O *Pinus caribaea* var. *hondurensis* será menos sensível ao déficit de pressão de vapor que o *Pinus taeda*. **Não Corroborada**
- IV. As maiores taxas fotossintéticas serão encontradas durante o verão, estação quente e chuvosa para ambas as espécies. **Corroborada**

- V. As maiores taxas fotossintéticas serão encontradas no tratamento intensivo. **Não Corroborada**

REFERÊNCIAS

- ADDINGTON, R.N.; MITCHELL, R.J.; OREN, R.; DONOVAN, L.A. Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit and its relationship to hydraulic conductance in *Pinus palustris*. **Tree Physiology**, Victoria, v. 24, p. 561-569, 2004.
- ALBAUGH, T.J.; ALLEN, H.L.; FOX, T. R. Individual tree crown and stand development in *Pinus taeda* under different fertilization and irrigation regimes. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam v. 234, p. 10-23, 2006.
- ALBAUGH, T.J.; ALLEN, H.L.; DOUGHERTY, P.M.; JOHNSEN, K.H. Long term growth responses of loblolly pine to optimal nutrient and water resource availability. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 192, p. 3-19, 2004.
- ALBAUGH, T.J.; ALLEN, H.L.; DOUGHERTY, P.M.; KRESS, L.; KING, J. Leaf area and above and belowground growth response of loblolly pine to nutrient and water additions. **Forest Science**, Bethesda, v. 44, n. 2, p. 317-328, 1998.
- ALBAUGH, T.J.; ALLEN, H.L.; STAPE, J.L., FOX, T.R.; RUBILAR, R.A.; CARLSON, C.A.; PEZZUTTI, R. Leaf area duration in natural range and exotic *Pinus taeda*. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 40, n. 2, p. 224-234, 2010.
- ALBERTI, A.; MACCIANTELLI, D.; PREDIERI, S.; ROSSI, F. Monitoring the physiological activity of plants by means of epr SPECTROSCOPY. Mn(II) signals in *Pinus nigra* Arnold. **Trees**, Berlin, v. 14, p. 312-315, 2000.
- ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE PRODUTORES DE FLORESTAS PLANTADAS. **Anuário estatístico da ABRAF 2012**: ano base 2011. Brasília, 2012. 149 p.
- BAKER, J.B.; BALMER, W.E. Loblolly pine (*Pinus taeda*, ecology, management, production, United States). In: UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE. **Agriculture handbook**. Washington, 1983. p. 148-152.
- BALLONI, E.A. **Efeitos da fertilização mineral sobre o desenvolvimento do *Pinus caribaea* var. *bahamensis* em solo de cerrado do estado de São Paulo**. 1984. 121 p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. Piracicaba, 1984.
- BARRET, W.H.; GOLFARI, L. Descripción de dos nuevas variedades del "Pino del Caribe" (*Pinus caribaea* Morelet). **Caribbean Forester**, Porto Rico, v. 23, n. 2, p. 59-71, 1962.
- BARROS, G.S.; MUNHOZ, J.S.B.; STAPE, J.L.; CRAMER, N.; MOREIRA, R.M. Alocação de biomassa em duas espécies de *Pinus* sob efeito da disponibilidade água e nutrientes em Itatinga - SP. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA USP, 20., 2012, Pirassununga. **Anais...** Pirassununga: USP, 2012.
- BERTOLANI, F.; NICOLIELO, N. **Comportamento e programa de melhoramento genético do pinus tropicais na região de Agudos – SP**. Brasília: PRODEPEF, 1977. 18 p. (Série Técnica, 18).

BINKLEY, D.; STAPE, J.L.; RYAN, M.G.; BARNARD, H.R.; FOWNES, J. Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual-tree, stand-structure hypothesis. **Ecosystems**, New York, v. 5, p. 58-67, 2002.

BIZON, J.M.C. **Avaliação da sustentabilidade nutricional de plantio de *Pinus taeda* L. usando um balance de entrada-saída de nutrientes**. 2005. 95 p. Dissertação (Mestrado em Recursos Florestais) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.

BOWES, G. Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO₂. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 44, p. 309-332, 1993.

BRODRIBB, T.J.; McADAM, S.A.M.; JORDAN, G.J.; FIELD, T.S. Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants. **New Phytology**, Amsterdam, v. 183, p. 839-847, 2009.

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

CAMPOE, O.C. **Ecologia da produção e da competição intra-específica do *Eucalyptus grandis* ao longo de um gradiente de produtividade no Estado de São Paulo**. 2012. 123 p. Tese (Doutorado em Recursos Florestais) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2012.

CENTRAL AMERICA AND MEXICO CONIFEROUS RESOURCES COOPERATIVE. **Annual report**. Raleigh: North Carolina State University, Department of Forestry, College of Forest Resources, 1996. 29 p.

DRUMOND, A.M. **Distribuição da biomassa arbórea e dos nutrientes em plantações puras e consorciadas de *Liquidambar styraciflua* e *Pinus caribaea* var. *hondurensis* Bar. et Golf**. 1985. 87 p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1985.

ESAU, K. **Anatomy of seed plants**. 2nd ed. New York. John Wiley, 1977. 576 p.

EVANS, J.R. Photosynthesis and nitrogen relationship in leaves of C₃ plants. **Oecologia**, Heidelberg, v. 78, p. 9-19, 1989.

EWERS, B.E.; OREN, R.; SPERRY, J.S. Root hydraulic conductance: a reflection of water balance and a constraint on canopy stomatal conductance. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 23, p. 1055-1066, 2000.

EWERS, B.E.; OREN, R.; JOHNSEN, K.H.; LANDSBERG, J.J. Estimating maximum mean canopy stomatal conductance for use in models. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 31, p. 198–207, 2001.

FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, Amsterdam, v. 33, p. 317-345, 1982.

- FARQUHAR, G.D.; VON CAEMMERER, S. Modeling of photosynthetic response to environmental conditions. In: LANGE, O.L.; NOBEL, P.S.; OSMOND, C.B.; ZIEGLER, H. (Ed.). **Physiological plant ecology II**. Berlin: Elsevier, 1982.. v. 12B, p. 549-587.
- FARQUHAR, G.D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J.A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ plants. **Planta**, Berlin, v. 149, p. 78-90, 1980.
- FIELD, C. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: Leaf age as a control on the allocation program. **Oecologia**, Heidelberg, v. 56, p. 341-347, 1983.
- FIFE, D.N.; NAMBIAR, E.K.S. Changes in the canopy and growth of *Pinus radiata* in response to nitrogen supply. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 93, p. 137-152, 1997.
- FLEXAS, J.; BOTA, J.; LORETO, F.; CORNIC, G.; SHARKEY, T.D. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C₃ plants. **Plant Biology**, Berlin, v. 6, p. 269–279, 2004.
- FRANKS, P.J.; FARQUHAR, G.D. A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating point in C₃ plants. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 22, p. 1337–1349, 1999.
- GHOLZ, H.L.; LIMA, W.P. The ecophysiological basis for productivity in the tropics. In.: NAMBIAR, E.K.S.; BROWN, A.G. (Ed.). **Management of soil, nutrients and water in tropical plantation forests**. Canberra: ACIAR, 1997. p. 213-246.
- GOLFARI, L. Coníferas aptas para repoblaciones forestales en el Estado de São Paulo. **Silvicultura em São Paulo**, São Paulo, v. 6, p. 7-62, 1967.
- GOLFARI, L.; CASER, R.L. **Zoneamento ecológico da região nordeste para experimentação florestal**. Brasília: PRODEPEF, 1977. 116 p. (Série Técnica, 10).
- GOLFARI, L.; CASER, R.L.; MOURA, M.P.G. **Zoneamento ecológico esquemático para reflorestamento no Brasil**. Brasília: PRODEPEF, 1978. 66 p. (Série Técnica, 11).
- GONÇALVES, A.N. Fatores limitantes para o crescimento e desenvolvimento de árvores em regiões áridas e semi-áridas do Nordeste Brasileiro. **IPEF**, Piracicaba, v. 3, n. 10, p. 99-105, 1982.
- GONÇALVES, J.L.M.; BENEDETTI, V. **Nutrição e fertilização florestal**, Piracicaba: IPEF, 2005. 427 p.
- GRASSI, G.; MEIR, P.; CROMER, R.; TOMPKINS, D.; JARVIS, P.G. Photosynthesis parameters in seedlings of *Eucalyptus grandis* as affected by rate of nitrogen supply. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 25, p. 1667-1688, 2002.
- GRASSI, G.; VICINELLI, E.; PONTI, F.; CANTONI, L.; MAGNANI, F. Seasonal and interannual variability of photosynthetic capacity in relation to leaf nitrogen in a deciduous forest plantation in northern Italy. **Tree Physiology**, Victoria, v. 25, p. 349–360, 2005.

- GULÍAS, J.; FLEXAS, J., MUS, M. Relationship between maximum leaf photosynthesis, nitrogen content and specific leaf area in balearic endemic and non-endemic Mediterranean species. **Annals of Botany**, Oxford, v. 92, p. 215-222. 2003.
- HIKOSAKA, K. Inter-specific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. **Journal of Plant Research**, Tokyo, v. 117, p. 481-494, 2004.
- HIKOSAKA, K.; MURAKAMI, A.; HIROSE, T. Balancing carboxylation and regeneration of ribulose-1,5-bisphosphate in leaf photosynthesis: temperature acclimation of an evergreen tree, *Quercus myrsinaefolia*. **Plant, Cell and Environmental**, Oxford, v. 22, p. 841-849, 1999.
- HOCKER J.R. Certain aspects of climate as related to the distribution of loblolly pine. **Ecology**. Durhan, v. 37, n. 4, p. 824-34, 1956.
- HOLLAND, N.; RICHARDSON, A.D. Stomatal length correlates with elevation of growth in four temperate species. **Journal of Sustainable Forestry**, New Haven, v. 28, p. 63-73, 2009.
- HUBBARD, R.M.; STAPE, J.L.; 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, p. 1714-1721, 2010.
- INSTITUTO DE PESQUISAS E ESTUDOS FLORESTAIS. Disponível em: <www.ipef.br/ppib>. Acesso em: 10 mar. 2013.
- JACH, M.E.; CEULEMANS, R. Effects of season, needle age and elevated atmospheric CO₂ on photosynthesis in Scots pine (*Pinus sylvestris*). **Tree Physiology**, Victoria, v. 20, p. 145-157, 2000.
- JARVIS, P.G.; LEVERENZ, J.W. Productivity of temperate, deciduous and evergreen forest. In: LANGE, O.L.; NOBEL, P.S.; OSMOND C.B.; ZEIGLER, H. (Ed.). **Physiological Plant ecology IV**. Ecosystem processes: mineral cycling productivity and man's influence. Berlin: Springer Verlag, 1983. p. 280. (Encyclopaedia of Plant Physiology, 12 D).
- JONES, R.J. Changes in zooxanthellar densities and chlorophyll concentrations in corals during and after a bleaching event. **Marine Ecology Progress Series**, Luhe, v. 158, p. 51-59, 1997.
- KAGEYAMA, P.Y.; CASER, R.L. Adaptação de espécies de pinus na região nordeste do Brasil. **Série Técnica IPEF**, Piracicaba, v. 3, n. 10, p. 33-56, 1982.
- KOSUGI, Y.; SHIBATA, S.; KOBASHI, S. Parameterization of the CO₂ and H₂O gas exchange of several temperate deciduous broadleaved trees at the leaf scale considering seasonal changes. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 26, p. 285-301, 2003.
- KRONKA, F.J.N.; BERTOLANI, F.; HERRERA PONCE, R. **A cultura do Pinus no Brasil**. São Paulo: SBS, 2005. 160 p.

- LACLAU, J.P.; LEVILLAIN, J.; DELEPORTE, P.; NZILA, J.D.; BOUILLET, J.P.; SAINT-ANDRÉ, L.; VERSINI, A.; MARESCHAL, L.; NOUVELLON, Y.; M'BOU, A.T.; RANGER, J. Organic residue mass at planting time is an excellent predictor of tree growth in *Eucalyptus* plantations established on a sand tropical soil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 260, p. 2148-2156, 2010.
- LAMB, A.F. *Pinus caribaea*. Oxford: Commonwealth Forest Institute, Department of Forestry, 1973. 254 p.
- LAMBERS, H.; CHAPIN, F.S.; PONS, T.L. **Plant physiological ecology**. New York: Springer, 2008. 604 p.
- LANDSBERG, J.J.; GOWER, S.T. **Applications of physiological ecology of forest management**. San Diego: Academic Press, 1997. 354 p.
- LANDSBERG, J.J.; SANDS, P.J. **Physiological ecology of forest production: principles, processes, and models**. London: Academic Press, 2011. 331 p.
- LANGE, O.L., LOSCH, R.; SCHULZE, E.D.; KAPPEN, L. Responses of stomata to change in humidity. **Planta**, Berlin, v. 100, p. 76-86, 1971.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RIMA, 2006. 531 p.
- LEUNING, R. Temperature dependence of two parameters in a photosynthesis model. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 25, p. 1205–1210, 2002.
- LEVERENZ, J.W.; JARVIS, P.G. Photosynthesis in Sitka spruce VIII. The effects of light flux density and direction on the rate net photosynthesis and the stomatal conductance of needles. **Journal of Applied Ecology**, Washington, v.16, p. 919-932, 1979.
- LIMA, R.T. Comportamento de espécies/procedências tropicais do gênero *Pinus* em Felixlândia, MG – BRASIL, Região de cerrados: *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e *Pinus oocarpa*. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 14, n. 1, p. 16-25, 1990.
- LIMA, W.P.; JARVIS, P.; RHIZOPOULOU, S. Stomatal response of *Eucalyptus* species to elevated CO₂ concentration and drought stress. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 60, n. 2, p. 231-238, 2003.
- LINDER, S. Responses of water and nutrition in coniferous ecosystems. In: SCHULTZE, E-D, ZWOFFER, H. (Ed.). **Potentials and limitations of ecosystem analysis**. Berlin: Springer-Verlag, 1987. p. 180-222.
- LITTLE, E.L.; DORMAN, K.W. Slash pine (*Pinus elliottii*), including South Florida slash pine, its nomenclature and varieties. **Journal of Experimental Forestry**, Asheville, v. 50, p. 918-923, 1952.
- LITTON, C.M.; RYAN, M.G.; TINKER, D.B.; KNIGHT, D.H. Belowground and aboveground biomass in young postfire Lodgepole pine forests of contrasting tree density. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 33, p. 351-363, 2003.

LUO, Y.; FIELD, C.B.; MOONEY, H.A. Predicting responses of photosynthesis and root fraction to elevated CO₂: Interaction among carbon, nitrogen and growth. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 17, p. 1195-1204, 1994.

MAIER, C.A.; ZARNOCH, S.J.; DOUGHERTY, P.M. Effects of temperature and tissue nitrogen on dormant season stem and branch maintenance respiration in a young loblolly pine (*Pinus taeda*) plantation. **Tree Physiology**, Victoria, v. 19, p. 11-20, 1998.

MAIER, C.A.; JOHNSEN, K.H.; BUTNOR, J.; KRESS, L.W.; ANDERSON, P.H. Branch growth and gas exchange in 13-year-old loblolly pine (*Pinus taeda*) trees in response to elevated carbon dioxide concentration and fertilization. **Tree Physiology**, Victoria, v. 22, p. 1093-1106, 2002.

MALAVOLTA, E. **Manual de nutrição mineral de plantas**. São Paulo: Ceres, 2006. 638 p.

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

MARRICHI, A.H.C. **Caracterização da capacidade fotossintética e da condutância estomática em sete clones comerciais de Eucalyptus e seus padrões de resposta ao déficit de pressão de vapor**. 2009. 104 p. Dissertação (Mestrado em Recursos Florestais) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2009.

MARSHALL, J.D.; WARING, R.H. Comparison of methods of estimating leaf-area index in old-growth Douglas-fir. **Ecology**, Ohio, v. 67, n. 4, p. 975-979, 1986.

McGARVEY, R.C.; MARTIN, T.A.; WHITE, T.L. Integrating within-crown variation in net photosynthesis in loblolly and slash pine families. **Tree Physiology**, Victoria, v. 24, p. 1209-1220, 2004.

MEDLYN, B.E.; BADECK, F.W.; DePURY, D.G.G. Effect of elevated [CO₂] on photosynthesis in European forest species: a meta-analysis of model parameters. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 22, p. 1475-1495, 1999.

MEDLYN, B.E.; LOUSTAU, D.; DELZON, S. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. I. Seasonal changes in mature pine (*Pinus pinaster* Ait.). **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 25, p. 1155-1165, 2002.

MEDLYN, B.E.; DREYER, E.; ELLSWORTH, D.; FORSTREUTER, M.; HARLEY, P.C.; KIRSCHBAUM, M.U.F.; LE ROUX, X.; MONTPIED, P.; STRASSEMAYER, J.; WALCROFT, A.; WANG, K.; LOUSTAU, D. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 25, p. 1167-1179, 2002.

MEDRANO, H.; ESCALONA, J.M.; BOTA, J.; GULIAS, J.; FLEXAS, J. Regulation of photosynthesis of C-3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. **Annals of Botany**, Oxford, v. 89, p. 895-905, 2002.

- MISSION, L.; TU, K.P.; BONIELLO, R.A.; GOLDSTEIN, A.H. Seasonality of photosynthetic parameters in a multi-specific and vertically complex forest ecosystem in the Sierra Nevada of California. **Tree Physiology**, Victoria, v. 26, p. 729-741, 2006.
- MOORE, B.D.; CHENG, S.H.; SIMS, D.; SEEMANN, J.R. The biochemical and molecular basis for photosynthesis acclimation to elevated atmospheric CO₂. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.22, p. 567-582, 1999.
- MUNHOZ, J. S. B. **Caracterização produtividade florestal e dos padrões de crescimento de *Pinus taeda* L. no sul do Brasil através de análise de tronco**. 2011. 116 p. Dissertação (Mestrado em Recursos Florestais) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2011.
- MURTHY, R.; DOUGHERTY, P.M. Estimating foliage area of Loblolly Pine Shoots. **Forest Science**, Maryland, v. 43, p. 299-303, 1997.
- MURTHY, R.; DOUGHERTY, P.M.; ZARNOCH, S.J.; ALLEN, H.L. Effects of carbon dioxide, fertilization and irrigation on photosynthetic capacity of loblolly pine trees. **Tree Physiology**, Victoria, v. 18, p. 537-546, 1996.
- NIINEMETS, U. Distribution of foliar carbon and nitrogen across the canopy of *Fagus sylvatica*: adaptation to a vertical light gradient. **Acta Oecologica**, Paris, n. 16, p. 525-541, 1995.
- OGREN, E.; EVANS, J.R. Photoinhibition of photosynthesis in situ in six species of Eucalyptus. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collingwood, v. 19, p. 223-232, 1992.
- OREN, R.; PATAKI, D.E. Transpiration in response to variation in microclimate and soil moisture in southeastern deciduous forests. **Oecologia**, Heidelberg, v. 127, p. 549-559, 2001.
- OREN, R.; SCHULZE, E.D.; MATYSSEK, R.; ZIMMERMANN, R. Estimating photosynthetic rate and annual carbon gain in conifers from specific leaf weight and leaf biomass. **Oecologia**, Berlin, v. 70, p. 187-193, 1986.
- OREN, R.; SPERRY, J.S.; KATUL, G.G.; PATAKI, D.E. EWERS, B.E.; PHILLIPS, N. Survey and synthesis of intra- and interspecific responses of canopy stomatal conductance to vapour pressure deficit. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 22, n. 12, p. 1515-1526, 1999.
- PORTÉ, A.; LOUSTAU, D. Variability of the photosynthetic characteristics of mature needles within the crown of a 25-year-old *Pinus pinaster*. **Tree Physiology**, Victoria, v. 18, p. 223-232, 1998.
- POTIS, A.R. Rubisco activase – Rubisco’s catalytic chaperone. **Photosynthesis Research**, Oxford, v. 75, p. 11-27, 2003.
- PRICE, D.T.; BLACK, T.A. Effect of short-term variation in weather on diurnal canopy CO₂ flux and evapotranspiration of a juvenile Douglas-fir stand. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 50, p. 139-158, 1990.

RENNENBERG, H.; LORETO, F.; POLLE, A.; BRILLI, F.; FARES, S.; BENIWAL, R.S.; GESSLER, A. Physiological responses of forest trees to heat and drought. **Plant Biology**. Berlin, v. 8, p. 556-571, 2006.

REUNIÃO DE CLASSIFICAÇÃO, CORRELAÇÃO DE SOLO E INTERPRETAÇÃO DE APTIDÃO AGRÍCOLA, 3., Rio de Janeiro, 1988. **Anais...** Rio de Janeiro: Embrapa Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 1988. 425 p.

ROLIM, G.S.; SENTELHAS, P.C.; BARBIERI, V. Planilhas no ambiente EXCELTM para os calculos de balanços hídricos: normal, sequencial, de cultura e de produtividade real e potencial. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 6, n. 1, p. 133-137, 1998.

RYAN, M.G.; LINDER, S.; VOSE, J.M.; HUBBARD, R.M. Dark respiration of pines. **Ecological Bulletins**, Copenhagen, v. 43, p. 50-63, 1994.

RYAN, M.G.; BINKLEY, D.; FOWNES, J.H.; GIARDINA, C.P.; SENOCK, R.S. An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. **Ecological Monographs**, Ithaca, v. 74, p. 393-414, 2004.

RYAN, M.G.; GOWER, S.T.; HUBBARD, R.M.; WARING, R.H.; GHOLZ, H.L.; CROPPER, W.P.; RUNNING, S.W. Woody tissue maintenance respiration of four conifers in contrasting climates. **Oecologia**, Heidelberg, v. 101, p. 133-140, 1995.

RYAN, M.G.; STAPE, J.L.; BINKLEY, D.; FONSECA, S.; LOOS, R.A.; TAKAHASHI, E.N.; SILVA, C.R.; SILVA, S.R.; HAKAMADA, R.E.; FERREIRA, J.M.; LIMA, A.M.N.; GAVA, J.L.; LEITE, F.P.; ANDRADE, H.B.; ALVES, J.M.; SILVA, G.G.C. Factors controlling *Eucalyptus* productivity: how resource availability and stand structure alter production and carbon allocation. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 259, p. 1695-1703, 2010.

SAMPSON, D.A.; ALLEN, H.L. Direct and indirect estimates of Leaf Area Index (LAI) for lodgepole and loblolly pine stands. **Trees**, Berlin, v. 9, p. 119-122, 1995.

_____. Regional influences of soil available water-holding capacity and climate, and leaf area index on simulated loblolly pine productivity. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 124, n. 1, p. 1-12, 1999.

SAMUELSON, L.T.; STOKES, T.; COOKSEY, T.; McLEMORE, P. Production efficiency of loblolly pine and swetgum in response to four years of intensive management. **Tree Physiology**, Victoria, v. 21, p. 369-376, 2001.

SCHULTZ, R.P. **Loblolly pine**: the ecology and culture of Loblolly pine (*Pinus taeda* L.). New Orleans: USDA, Forest Service, Southern Forest Experiment Station, 1997. 493 p.

SEILER, J.R.; JOHNSON, J.D. Photosynthesis and transpiration of loblolly pine seedlings as influenced by moisture-stress conditioning. **Forest Science**, Maryland, v. 31, n. 3, p. 742-749, 1985.

SHIMIZU, J.Y.; HIGA, A.R. Variação racial do *Pinus taeda* L. no sul do Brasil até o sexto ano de idade. **Boletim de Pesquisa Florestal**, Curitiba, v. 2, p. 1-25, 1981.

STAPE, J.L.; BINKLEY, D.; RYAN, M.G. *Eucalyptus* production and the supply, use and efficiency of use of water, light and nitrogen across a geographic gradient in Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 193, p. 17–31, 2004.

_____. Production and carbon allocation in a clonal *Eucalyptus* plantation with water and nutrient manipulations. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 255, p. 920-930, 2008.

STENBERG, P.; DeLUCIA, E.H.; SCHOETTLE, A.W.; SMOLANDER, H. Photosynthesis light capture and processing from cell to canopy. In: SMITH, W.K.; HINCKLEY, T.M. (Ed.). **Resource physiology of conifers: acquisition, allocation, and utilization**. London: Academic Press, 1994. chap. 1, p. 3-38.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2004. 719 p.

TATAGIBA, S.D.; PEZZOPANE, J.E.M.; REIS, E.F.; DARDENGO, M.C.J.D.; EFFGEN, T.A.M. Comportamento fisiológico de dois clones de *Eucalyptus* na época seca e chuvosa. **Cerne**, Lavras, v. 13, n. 2, p. 149-159, 2007.

TESKEY, R.O.; WILL, R.E. Acclimation of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) seedlings to high temperatures. **Tree Physiology**, Victoria, v. 19, p. 519-525, 1999.

TESKEY, R.O.; SHERIFF, D.W.; HOLLINGER, D.Y.; THOMAS, R.B. External and internal factors regulating photosynthesis. In: SMITH, W.K.; HINCKLEY, T.M. (Ed.). **Resource physiology of conifers: acquisition, allocation, and utilization** London: Academic Press, 1994. chap. 4, p. 105-140.

von CAEMMERER, S.; FARQUHAR, G.D. Effects of partial defoliation, changes of irradiance during growth, short-term water stress and growth at enhanced p(CO₂) on photosynthetic capacity of leaves of *Phaseolus vulgaris* L. **Planta**, Berlin, v. 160, p. 320–329, 1984.

VOSE, J.M.; ALLEN, H.L. Leaf area, stem wood growth, and nutrition relationship in loblolly pine. **Forest Science**, Maryland, v. 34, p. 547–563, 1988.

WALCROFT, A.S.; WHITEHEAD, D.; SILVESTER, W.B.; KELLIHER, F.M. The response of photosynthetic model parameters to temperature and nitrogen concentration in *Pinus radiata* D. Don. **Plant Cell Environment**, Oxford, v. 20, p. 1338-1348, 1997.

WARING, R.H. Estimating forest growth and efficiency in relation to canopy leaf area. **Advances in Ecological Research**, London, v. 13, p. 327-354, 1983.

WARING, R.H.; FRANKLIN, J.F. Evergreen coniferous forests of the Pacific Northwest. **Science**, Washington, v. 204, p. 1380-1386, 1979.

WARREN, C.R.; ADAMS, M.A. Distribution of N, Rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light. **Plant Cell and Environmental**, Oxford, v. 24, p. 599-612, 2001.

WARREN, C.R.; ETHIER, G.J.; LIVINGSTON, N.J.; GRANT, N.J.; TURPIN, D.H.; HARRISON, D.L.; BLACK, T.A. Transfer conductance in second growth Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) canopies. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 26, p. 1215-1227, 2003.

WATTS, W.R.; NEILSON, R.E.; JARVIS, P.G. Photosynthesis in Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) VII. Measurements of stomatal conductance and $^{14}\text{CO}_2$ uptake in a forest canopy. **Journal of Applied Ecology**, Washington, v. 13, p. 623-638, 1976.

WHITEHEAD, D.; OKALI, D.U.U.; FASEHUN, F.E. Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. **Journal of Applied Ecology**, Washington, v. 18, p. 571-87, 1981.

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

WILSON, K.B.; BALDOCCHI, D.D.; HANSON, P.J. Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. **Tree Physiology**, Victoria, v. 20, p. 565-578, 2000.

YIN, X. Responses of leaf nitrogen concentration and specific leaf area to atmospheric CO_2 enrichment: a retrospective synthesis across 62 species. **Global Change Biology**, Oxford, v. 8, p. 631-642, 2002.

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