

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

FELIPE ANDRADE ANTONIETO
EFEITO DA LIMITAÇÃO NUTRICIONAL DO SOLO NO
CRESCIMENTO E HERBIVORIA DE PLÂNTULAS NA
AMAZÔNIA CENTRAL

Manaus, Amazonas
Setembro, 2020



FELIPE ANDRADE ANTONIETO

EFEITO DA LIMITAÇÃO NUTRICIONAL DO SOLO NO
CRESCIMENTO E HERBIVORIA DE PLÂNTULAS NA
AMAZÔNIA CENTRAL

Orientador: Dr. **Carlos Aberto Nobre Quesada**

Coorientador: Dr. Rafael Leandro de Assis

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

Manaus, Amazonas
Setembro, 2020



©SEDAB/INPA - Ficha Catalográfica Automática gerada com dados fornecidos pelo(a) autor(a)
Bibliotecário responsável: Jorge Luiz Cativo Alauzo - CRB11/908

A635e Antonieto, Felipe Andrade

Efeito da limitação nutricional do solo no crescimento e herbivoria de plântulas na Amazônia Central / Felipe Andrade Antonieto; orientador Carlos Alberto Nobre Quesada; coorientador Rafael Leadro de Assis. -- Manaus:[s.l], 2020.
35 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós Graduação em Ciências de Florestas Tropicais) -- Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2020.

1. Sazonalidade. 2. Fertilização. 3. Plântulas. 4. Crescimento. 5. Herbivoria. I. Quesada, Carlos Alberto Nobre, orient. II. Assis, Rafael Leadro de, coorient. III. Título.

CDD: 333.75

Sinopse:

O foco do trabalho é entender o papel das limitações nutricionais sob o crescimento e herbivoria de plântulas de sub-bosque em escala ecossistêmica na Amazônia Central. Nossos resultados sugerem que a aplicação experimental de nutrientes pouco influenciou na produtividade das plântulas. Por outro lado, a adição de Nitrogênio parece impulsionar as perdas de área foliar por herbivoria.

Palavras-chave: Sazonalidade, fertilização, plântulas, crescimento e herbivoria.



*“A tarefa não é tanto ver aquilo que ninguém viu,
mas pensar o que ninguém ainda pensou
sobre aquilo que tudo mundo vê”.*

Arthur Schopenhauer



*À minha mãe, Simeire Maria de Andrade Antonieto
e ao meu pai, Pedro Paulo Antonieto,
Dedico.*



AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a Deus, que na sua infinita bondade, me concedeu benção, força, saúde e sabedoria para enfrentar a batalha diária.

A minha família, minha maior essência e fortaleza. Obrigado por me apoiar e me dar forças em todos os momentos. Aos meus pais, Pedro Paulo e Simeire Maria, meus irmãos Whydston Luiz e Pedro Henrique, amo vocês.

A todo os meus e amigos/irmãos de mestrado, pelos momentos e alegrias compartilhados nestes quase três anos, que levarei comigo para sempre!

A minha eterna companheira Lara Siebert Silva, meu porto seguro, no qual participou diariamente de minha caminhada, desde o ingresso do mestrado até este momento tão importante, meu eterno obrigado, amo você!

Ao meu orientador Prof. Dr. Carlos Quesada, que pelo seu exemplo, entusiasmo e dedicação, me fez conhecer e deslumbrar a Ecologia Florestal e suas interações com Solos Amazônicos, aprendizado e paixão que levarei para toda a vida.

Ao meu Co-Orientador Dr. Rafael L. de Assis, que sem o qual este trabalho não teria acontecido. Obrigado pela amizade, pelo companheirismo e dedicação nas infinitas sugestões para o trabalho.

A toda equipe de logística e auxílio em campo: Vanielle, Anninha, Nívia, Rebecca, Pedrinho, Alexandre, Rafaello, Gyovanni, Sara, Bruna. A colaboração e a motivação de vocês em campo foi essencial.

Aos amigos de Laboratório (difícil citar todos aqui), sempre bem-humorados, tornando o dia-a-dia no laboratório sempre especial.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, e a todos os colaboradores do NERC e do PDBFF, que contribuíram com o caminhar desta árdua e ao mesmo tempo maravilhosa pesquisa.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	4
2.1 Objetivo Geral	4
2.2 Objetivos específicos	4
3. MATERIAL E MÉTODOS	5
3.1 Área de estudo	5
3.2 Delineamento experimental	6
3.2.1 Área de estudo	6
3.2.2 Critério de inclusão e crescimento vertical das plântulas	7
3.2.3 Estimativa da perda de área foliar por herbivoria	8
3.3 <i>Leaf area index (LAI)</i>	9
3.4 Sazonalidade da precipitação	9
3.5 Análise dos dados	10
4. RESULTADOS	12
4.1 Número de indivíduos, folhas e taxas de crescimento	12
4.2 Influência da adição de nutrientes no crescimento (altura e número de folhas) e perda de área foliar por herbivoria	13
4.3 Influência da sazonalidade	14
4.4 Relações entre as variáveis	18
5. DISCUSSÃO	21
5.1 Influência da adição de nutrientes no crescimento (vertical e número de folhas) e perda de área foliar por herbivoria	21
5.1.1 Crescimento	21
5.1.2 Perda de área foliar por herbivoria	22
5.2 Influência da sazonalidade no crescimento e nas perdas de área foliar por herbivoria	22
5.3 Influência do número de folhas e os possíveis impactos da perda de área foliar por herbivoria para o crescimento vertical	24
6. CONCLUSÃO	26
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	27
8. MATERIAL SUPLEMENTAR	35

LISTA DE FIGURAS E TABELAS

Figura 1. Mapa de localização do Km-41 na Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE) PDBFF.	5
Figura 2. Mapa de localização dos blocos e parcelas fertilizadas do projeto AFEX dentro da reserva do KM 41.	6
Figura 3. Ilustração da distribuição das subparcelas dentro das parcelas fertilizadas.	7
Figura 4. Grid centimetrado auxiliando nas estimativas visuais de perda de área foliar por herbivoria.	8
Figura 5. Regressão linear entre a herbivoria estimada visualmente e a medida através do <i>software</i> ImageJ,	9
Figura 6. Precipitação acumulada e temperatura média para o ano de 2019. Fonte: Torre de observações micrometeorológicas SUFRAMA ZF-3.	10
Tabela 1. Média do número de indivíduos, média do somatório do número de folhas, média do crescimento anual em altura e média da perda de área foliar por herbivoria e respectivos desvios, por tratamento de adição de nutriente.	12
Figura 7. Médias de crescimento anual em altura e respectivos desvios, em relação à presença ou ausência de nutriente. A – Adição de Cátions (Mg, Ca, K); B – Adição de Nitrogênio (N); C – Adição de Fósforo (P).	13
Figura 8. Médias do somatório do número de folhas por parcela e respectivos desvios, por presença e ausência de nutriente, para o mês de Janeiro/2020. A – Adição de Cátions (Mg, Ca, K); B – Adição de Nitrogênio (N); C – Adição de Fósforo (P).	13
Figura 9. Médias acumulada de perda de área foliar por herbivoria em percentagem (%) e respectivos desvios, por presença e ausência de nutriente em Janeiro/2020. A – Adição de Cátions (Mg, Ca, K); B – Adição de Nitrogênio (N); C – Adição de Fósforo (P).	14
Figura 10. Médias bimestrais de crescimento bimestral em altura e respectivos desvios, por período (chuva e seca).	15
Figura 11. Médias bimestrais de crescimento em altura e respectivos desvios, por presença e ausência de nutriente e sazonalidade (chuva e seca). A – Adição de Cátions (Mg, Ca, K); B – Adição de Nitrogênio (N); C – Adição de Fósforo (P).	15
Figura 12. Médias bimestrais da perda de área foliar por herbivoria e respectivos desvios, por período (chuva e seca).	16
Figura 13. Médias de perda de área foliar bimestral e respectivos desvios, por presença e ausência de nutriente e sazonalidade (chuva e seca). A – Adição de Cátions (Mg, Ca, K); B – Adição de Nitrogênio (N); C – Adição de Fósforo (P).	17
Figura 14. Análise de regressão entre as variáveis: médias de crescimento em altura por parcela (cm/ano) e somatório do número de folhas por parcela (unidade) e respectivos tratamentos. Linha continua em azul representa relação causa e efeito significativa (p -valor < 0,05).	18

Figura 15. Análise de regressão fatorial entre as variáveis: médias de crescimento em altura por parcela (cm/ano) e somatórios do número de folhas por parcela (unidade), por ausência (vermelho) e presença (azul) de nutriente. A – Adição de Nitrogênio (N); B – Adição de Fósforo (P); C – Adição de Cátions (Mg, Ca, K). Linhas contínuas representam relações causa/efeito significativas ($p < 0,05$) e linhas tracejas indicam relações não significativas ($p\text{-valor} > 0,05$).

..... 19

Figura 16. Análise de regressão entre as variáveis: médias de crescimento em altura por parcela (cm/ano) e média de perda de área foliar por herbivoria (percentagem) e respectivos tratamentos. Linha traceja indica relação não significativa ($p < 0,05$).

..... 19

Figura 17. Análise de regressão fatorial entre variáveis: médias de crescimento em altura (cm/ano) e médias de perda de área foliar por herbivoria (%), por ausência (azul) e presença (laranja) de nutriente. A – Adição de Cátions (Mg, Ca, K); B – Adição de Nitrogênio (N); C – Adição de Fósforo (P); Linhas contínuas representam relações causa/efeito significativas ($p\text{-valor} < 0,05$) e linhas tracejas indicam relações não significativas ($p < 0,05$).

..... 20

Figura S.1. Médias de LAI ($\text{m}^2\text{folha}/\text{m}^2\text{solo}$) por tratamento de adição de nutriente e respectivos desvios.

..... 35

RESUMO

O gradiente nutricional Leste-Oeste da Bacia Amazônica, em conjunto com a sazonalidade da precipitação, disponibilidade de luz e herbivoria parecem moldar a produtividade da Floresta Amazônica. Entretanto, raramente modelos de produtividade consideram a importância das plântulas e a limitação nutricional existente nos solos amazônicos. Assim, o presente estudo faz uso de experimento de grande escala para avaliar como a adição experimental de nutrientes influenciam o crescimento de plântulas e as taxas de herbivoria. Também propomos investigar como fatores relacionados a sazonalidade (em especial pluviosidade) afetam o crescimento das espécies arbóreas incluídas no Amazon Fertilisation Experiment – AFEX. O delineamento amostral foi fatorial completo com quatro réplicas em blocos, com oito parcelas de 50 x 50 m, uma para controle e as outras com adição de Nitrogênio (N), Fósforo (P) e Cátions (K, Ca, Mg) e suas interações. Para a coleta de dados das plântulas foram estabelecidas 4 sub-parcelas de 1 x 1 metro por parcela. Foram amostrados todos os indivíduos com altura ≥ 20 cm e diâmetro do coleto ≤ 1 cm. Foi contabilizado o número de folhas totais por indivíduo e as 10 folhas maduras mais próximas da gema apical foram acompanhadas para herbivoria. A taxa de herbivoria (%) foi estimada visualmente. A adição de nutrientes não promoveu o crescimento, provavelmente em função da baixa disponibilidade de luz. A adição de N acarretou em aumento significativo da herbivoria em função de N ser limitante no desenvolvimento de herbívoros, logo, a sua adição torna as folhas mais atrativas aos mesmos. A sazonalidade da pluviosidade foi o fator que mais influenciou o crescimento e a herbivoria das plântulas. Plântulas possuem um raso sistema radicular e baixa capacidade de armazenamento de água e nutrientes, tornando-as suscetíveis a secas. Já meses chuvosos parecem impulsionar a herbivoria devido a elevada abundância de insetos herbívoros neste período. O maior número de folhas explicou 50% do crescimento para os tratamentos com adição de N. N aumenta a área foliar e taxas fotossintéticas, portanto, pode ter promovido esta relação positiva. Como destaque, nosso estudo propõe uma importância secundária dos nutrientes, onde a baixa luminosidade e a sazonalidade da água parecem moldar os padrões de produtividade de plântulas de sub-bosque.

Palavras-chave: Sazonalidade, fertilização, plântulas, crescimento e herbivoria.



ABSTRACT

The East-West nutritional gradient of the Amazon Basin, together with the seasonality of precipitation, availability of light and herbivory seem to shape the productivity in the Amazonian Forest. However, productivity models rarely consider the importance of seedlings and the nutritional limitation in Amazonian soils. Thus, the present study makes use of a large-scale in situ experiment to evaluate how the experimental addition of nutrients influences seedling growth and herbivory rates. We also aimed to investigate how the factors related to seasonality (especially precipitation) affect the growth of tree species at the Amazon Fertilization Experiment – (AFEX). The sampling design were designed in complete factorial, with four replicates (blocks) and eight plots of 50 x 50 m, one for control and the others with the addition of Nitrogen (N), Phosphorus (P) and Cations (K, Ca, Mg). For seedlings' data collection, 4 sub-plots of 1 x 1 meter per plot were established. All individuals with height $\geq$ 20 cm and diameter of the collection $\leq$ 1 cm were sampled. The number of total leaves per individual was counted and the 10 mature leaves closest to the apical bud were monitored for herbivory. Herbivory (%) was estimated visually. The addition of nutrients did not promote growth, probably due to the low availability of light. The addition of N resulted in a significant increase in herbivory, probably because N is limiting the development of herbivores, so its addition improves their leaf palatability. The seasonality of rainfall was the factor that most influenced seedling growth and herbivory. Seedlings have a shallow root system and low water and nutrient storage capacity, making them susceptible to drought. Rainy months seem to boost herbivory due to the high abundance of herbivorous insects in this period. The greater number of leaves explained 50% of the growth for treatments with the addition of N. N increases the leaf area and photosynthetic rates, therefore, it may have promoted this positive relationship. As a highlight, our study proposes a secondary importance of nutrients, where low light and water seasonality seem to shape the productivity patterns of understory seedlings.

Keywords: Seasonality, fertilization, plant-soil interaction, seedlings, herbivory.

1. INTRODUÇÃO

As condições climáticas, ambientais e biológicas do planeta vêm sofrendo drásticas alterações decorrente de atividades antrópicas (Nepstad et al., 2008; IPCC, 2013), principalmente nas altamente produtivas e ricas florestas tropicais (Saugier, 2001; Phillips et al., 2003). Neste contexto, a floresta amazônica exerce forte influência sob o clima regional e global, principalmente no que se refere ao regime das chuvas (Gedney e Valdes, 2000; Werth e Avissar, 2002; IPCC, 2007). Atualmente, a mudança no uso da terra é o maior responsável pelas emissões de carbono e gases de efeito estufa para a atmosfera no Brasil, compreendendo cerca de 78% do total de emissões (GEES-MCTI, 2014). Segundo o Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais – INPE (2016), de 1990 a 2015, 41 milhões de hectares da floresta amazônica foram desmatados. No total, cerca de 12 % da extensão original da Amazônia já foi suprimida e estima-se que até 2050 outros 9 a 28% também serão antropizadas (Soares-Filho et al., 2006; Soares-Filho et al., 2013). Alterações deste âmbito, como também o aumento na emissão de gases do efeito estufa pelas indústrias, afetam diretamente as condições climáticas globais, onde modelos mais pessimistas aferem que até 2100 a temperatura média global nos trópicos pode aumentar em até 6.0 °C (Cramer et al., 2004; Christensen et al., 2007; Zelazowski et al., 2011).

Estima-se que em toda a bacia amazônica, existam cerca de 390 bilhões de árvores e 16,000 espécies (Steege et al., 2013), contendo 120 PgC de estoque em biomassa acima do solo (Pan et al., 2013). A Amazônia é dessa forma responsável por grande parte da produção primária global líquida (Cramer et al., 2004), representando 14% do total de carbono (C) fixado pela fotossíntese no globo (Zhao e Running, 2010) e 17% do estoque de C da vegetação terrestre (Cao e Woodward, 1998; Feldpaush, 2012). Estas e outras características fazem da Amazônia um dos sistemas ecológicos mais importantes do mundo (Richards, 1996; Whitmore, 1998), e consequentemente um bioma chave quanto aos impactos decorrentes das mudanças climáticas esperadas para o século XXI.

Em relação a elevada biodiversidade existente na Bacia Amazônica, ela é impulsionada pelo grande mosaico de variações nas características edáficas do solo, regimes hídricos e a disponibilidade de luz (Turner, 2001). Estes e outros fatores, quando somados com a predominante ocorrência de solos ácidos e a existência de um gradiente de fertilidade sentido Leste-Oeste da Bacia (Quesada et al., 2010, 2011, 2012), moldam o desenvolvimento e a produtividade da Floresta Amazônica. Em relação ao gradiente de fertilidade existente na Bacia Amazônica, a região oeste destaca-se pela ocorrência dos solos mais jovens e férteis existentes em toda a bacia (Quesada et al., 2010, 2011, 2012). Por outro lado, as porções leste e central são marcadas por apresentarem baixa disponibilidade de nutrientes, decorrente da estabilidade topográfica que combinada com o clima quente e úmido intensificam o processo de intemperismo do material de origem (Vitousek, 1984). O solo, quando sujeito a estes fatores intempéricos ao longo de milhões de anos, sofrem perda gradativa de nutrientes por lixiviação, como no caso do Fósforo (P), Cálcio (Ca), Magnésio (Mg) e Potássio

(K), nutrientes essenciais para as plantas, que após lixiviados resultam em solos pobres, ácidos e inférteis (Quesada et al. 2010; 2011). Em contrapartida, as florestas amazônicas não apresentam carência em Nitrogênio (N) quando relacionado a outros nutrientes do solo acima citados (Quesada e Lloyd, 2016). A incorporação de nitrogênio (N) no solo ocorre principalmente através da fixação atmosférica de N_2 pelos microrganismos, resultando em seu acúmulo com o decorrer do tempo. Portanto, como os solos tropicais são bem antigos, sugere-se que as florestas tropicais da Amazônia não são limitadas por esse nutriente (Quesada e Lloyd, 2016; Lambers et al., 2008).

Atualmente, estudos em parcelas permanentes têm previsto um potencial aumento na produtividade e no acúmulo de biomassa acima do solo (Pan et al., 2011). Isso devido à maior disponibilidade de C na atmosfera, que aumentaria a eficiência fotossintética e consequentemente, aumento no estoque de C nas plantas. Há também estudos que evidenciaram a diminuição em um terço do acúmulo de biomassa acima do solo durante a década passada, quando comparado a década de 1990. Isso deve ter ocorrido devido à estagnação da produtividade do ecossistema, enquanto a mortalidade aumentado consideravelmente (Brienen et al., 2015). Diante destas informações, é importante ressaltar que raramente modelos preditivos consideram a limitação nutricional existente nos solos amazônicos, onde as florestas predominam sob solos ácidos e relativamente muito pobre em nutrientes, como Ca, K, Mg e em especial, P (Quesada et al., 2010, 2011, 2012). Até que ponto é realista a expectativa de que as florestas se tornarão ou não mais produtivas com o aumento do CO_2 na atmosfera depende fortemente de como a limitação nutricional influencia na eficiência fotossintética e consequentemente na dinâmica do ecossistema mais produtivo e diversificado do planeta.

Neste contexto, o Amazon Fertilisation Experiment - AFEX, é o primeiro experimento de manipulação de nutrientes em grande escala com a adição de N, P e Cátions (Ca, Mg e K) em floresta primária da Amazônia. É um estudo que visa analisar como a disponibilidade dos nutrientes afetam o ciclo do C e as interações ecológicas em florestas tropicais. A ideia da fertilização é baseada na hipótese de que a carência dos nutrientes acima citados, principalmente o P, limitam a produtividade do ecossistema. O projeto visa, entre outras coisas, melhorar o entendimento de como a produtividade das florestas amazônicas são influenciadas por fatores edáficos, e compreender o papel da limitação de nutrientes para o balanço de C acima e abaixo do solo. Muitas são as linhas de pesquisa em andamento no projeto AFEX, como o monitoramento da dinâmica de raízes finas, produtividade de serapilheira, respiração e atividade microbiana no solo, crescimento arbóreo, capacidade fotossintética, entre outros. Os resultados ainda são bastante preliminares, mas já é observado respostas diferenciadas da vegetação em função dos diferentes tratamentos com fertilizantes, especialmente na herbivoria, produtividade e teor de nutrientes da serapilheira (Moraes, 2018). Espera-se através dos resultados obtidos no experimento, produzir modelos mais refinados que

diminuam as incertezas nas previsões das mudanças climáticas no século XXI, e assim entender, como a produtividade é influenciada pela fertilidade do solo.

A limitação nutricional de solos pode prejudicar várias funções do metabolismo das plantas (Vitousek et al., 2010). Por exemplo, o N regula a fotossíntese, assimilação de carbono na enzima rubisco, aminoácidos, proteínas, entre outros (Field e Mooney 1986; Wright et al. 2004; Taiz e Zeiger, 2009). O P é essencial no desenvolvimento vegetal, estando relacionado ao balanço energético, síntese de proteínas, fixação de N, processos de floração e frutificação, entre outros (Raaimakers et al., 1995; Brady e Weil, 2008; Plaxton e Lambers, 2015). Já os cátions agem como ativadores enzimáticos, fazem parte da composição das membranas celulares e estrutura da clorofila, síntese de DNA e RNA e ainda controla os estômatos (Taiz e Zeiger, 2009; Santiago e Wright 2007; Marschner 1995). Entretanto, se por um lado os nutrientes se mostram essenciais no metabolismo das plantas, a sua adição experimental no solo acarreta no aumento de suas concentrações nos tecidos vegetais (Throop e Lerdau, 2004; Fyllas et al., 2009; Sayer et al., 2012; Sullivan et al., 2014; Santiago, 2015). Esse acréscimo da concentração, principalmente de N e P, aumentam a palatabilidade das folhas para os insetos e promovem o aumento da herbivoria (Werner e Homeier, 2015). A herbivoria por sua vez compromete o crescimento das plantas (Dirzo, 1984), a produção de sementes, pode atrasar o florescimento, diminuir a viabilidade das sementes e até afetar substancialmente as taxas de sobrevivência de plântulas (Marquis, 1984; Clark & Clark, 1985; Marquis, 1992).

Além da herbivoria e da limitação nutricional, outros fatores como disponibilidade de luz e água podem afetar o estabelecimento e crescimento de plântulas. Neste contexto, Johnson et al. (2018) reportam que o aumento da severidade da estação seca parece diminuir as taxas de mortalidade das plântulas, devido à menor concentração de nuvens nesse período e consequente maior disponibilidade de luz no sub-bosque (van Schaik et al., 1993). Ainda, o aumento excessivo da umidade pode vir a beneficiar patógenos e herbívoros e consequentemente acarretar no aumento da mortalidade (Swinfield et al., 2012). Porém, o prolongamento da estação seca pode ser muito prejudicial para as plântulas, já que possuem pouco conteúdo de reservas energéticas para suportar a limitação da água, em principal para as atividades fotossintéticas (Engelbrecht & Kursar, 2003). Assim, Barberis e Tanner (2005) ressaltam que a disponibilidade de água é mais importante do que os nutrientes na estação seca, enquanto os nutrientes são mais importantes na estação chuvosa para as florestas em solos inférteis. Entretanto, ainda são escassos os estudos que avaliaram em detalhe a importância dessas variáveis para as comunidades de plântulas (Turner, 1990; Swaine, 1996), principalmente porque a maioria das espécies de árvores tropicais permanecem dezenas ou até centenas de anos em estágio de plântulas no sub-bosque da floresta (Hubbell et al., 1999; Delissio et al., 2002).

Em suma, as plântulas apresentam crescimento e sobrevivência mais sensíveis às condições ambientais quando comparado a indivíduos adultos (Lloret et al., 2009; Floyd et al., 2009),

e mudanças nos padrões de precipitação influenciam substancialmente na composição do banco de plântulas das florestas (Lloret et al. 2004). Além disso, é a dinâmica de recrutamento/mortalidade quem determina padrões de *turnover* em biodiversidade de árvores adultas nas florestas tropicais. É necessário portanto investigar em detalhe essa dinâmica em associação com o conteúdo dos nutrientes no solo, herbivoria e seus respectivos impactos no crescimento das plântulas para projetarmos potenciais mudanças na composição e estrutura florística arbórea.

Assim, o presente estudo faz uso de experimento de grande escala para avaliar como a adição experimental de nutrientes no solo influenciam o crescimento (definido aqui como crescimento vertical e número de folhas) de plântulas e como as taxas de herbivoria são afetadas pelas diferentes condições nutricionais do solo em nível ecossistêmico. Também propomos investigar como fatores relacionados a sazonalidade (em especial pluviosidade) afetam o crescimento das espécies arbóreas em seu estágio inicial de vida, em particular quando combinados com componente edáfico das parcelas florestais incluídas no experimento AFEX.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Determinar como a limitação nutricional, sazonalidade da precipitação e a herbivoria afetam o crescimento de plântulas ao longo do ano em uma floresta de terra firme na Amazônia Central.

2.2 Objetivos específicos

- Investigar como a adição experimental de nutrientes afetam o crescimento (vertical e número de folhas) e a perda de área foliar por herbivoria;
- Entender como a sazonalidade (chuva) e a combinação sazonalidade – fertilidade do solo impactam os padrões de crescimento (vertical e número de folhas) e herbivoria de plântulas;
- Analisar se a herbivoria e o número de folhas afetaram o crescimento vertical das plântulas.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

A área de estudo pertence ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), e está localizada a cerca de 100 km de Manaus, no km 41 da via vicinal ZF-3 da rodovia BR-174 (02° 24'S, 59°52'W) (**Figura 1**). O clima na região é quente e úmido, com temperatura média anual de 26,7°C (RADAMBRASIL, 1978). A precipitação média anual é 2200 mm, com pico de chuvas entre os meses de março e abril, e seca entre julho e setembro (Lovejoy & Bierregaard, 1990). A vegetação da área é classificada como floresta ombrófila densa de terra firme (Laurance et al. 2018). A altura média do dossel varia de 30 a 37 metros com árvores emergentes que podem atingir até 55 metros. O inventário de toda a área do projeto AFEX, com o critério de inclusão DAP ≥ 10 cm, contabilizou 4872 indivíduos e 716 espécies, sendo as famílias Lecythidaceae, Fabaceae, Sapotaceae e Burseraceae as mais representativas (dados não publicados).



Figura 1. Mapa de localização do Km-41 na Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE) PDBFF.

A área é composta de platôs variando em altitude de 80 a 160 m a.s.l., inclinações íngremes e vales (Laurance et al., 2018), sendo que todas as parcelas do projeto AFEX estão localizadas em platôs. Os solos da região são argilosos, classificados como latossolo amarelo pelo sistema FAO / UNESCO (Ranzani, 1980; Laurance et al., 1999). Estes solos apresentam elevado grau de intemperismo, acidez e baixa fertilidade de nutrientes, sendo classificados pela World Reference Base (WRB) como *geric ferrasols* (Chauvel 1982; Quesada et al., 2010, 2011).

3.2 Delineamento experimental

3.2.1 Área de estudo

O experimento de fertilização da Amazônia (AFEX) iniciou em março de 2017 e consiste em um experimento fatorial de adição de nutrientes. O experimento conta com sete tratamentos mais o controle, sendo quatro repetições por tratamento (incluindo o controle), em quatro blocos independentes distantes em pelo menos 250 metros entre si, totalizando 32 parcelas. Os tratamentos consistem na aplicação fatorial de: N ($125 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) na forma de ureia; P ($50 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) na forma de superfosfato triplo; Cátions: K ($50 \text{ kg K ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) na forma de KCl, Ca e Mg na forma de calcário dolomítico ($160 \text{ kg Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$). Os tratamentos são fatoriais, e se dão da seguinte maneira: controle; nitrogênio (N); fósforo (P); cátions (K, Ca e Mg); nitrogênio (N) + fósforo (P); nitrogênio + cátions; fósforo (P) + cátions e por último nitrogênio (N), + fósforo (P) + cátions. A fertilização é realizada anualmente, dividida em três etapas de aplicação, com o intuito de amenizar a perda de nutrientes por lixiviação. Os fertilizantes são espalhados por meio de lança à mão no decorrer de caminhada sistêmica dentro das parcelas. O tamanho das parcelas é de 50×50 metros e todas estão distantes no mínimo 100 metros uma da outra. Todas as parcelas foram estabelecidas em áreas com solo, vegetação e topografia similares (**Figura 2**).

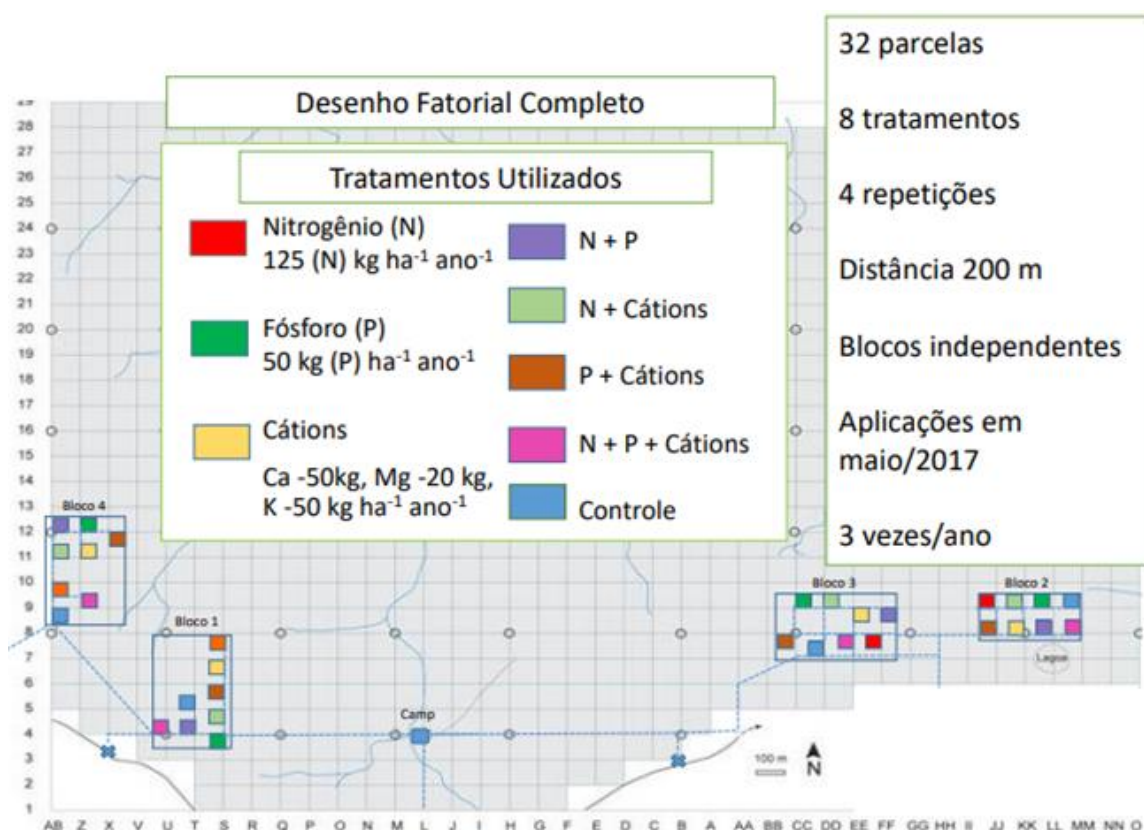


Figura 2. Mapa de localização dos blocos e parcelas fertilizadas do projeto AFEX dentro da reserva do KM 41.

3.2.2 Critério de inclusão e crescimento vertical das plântulas

Para a coleta de dados das plântulas foram estabelecidas 4 sub-parcelas de 1 x 1 metro por parcela, sistematicamente, dentro dos 50 x 50 metros fertilizados, totalizando 16 sub-parcelas por tratamento e 128 no total (**Figura 3**). Todas as sub-parcelas foram sinalizadas com fitas zebradas para evitar o pisoteio. Dentro das sub-parcelas foram amostrados todos os indivíduos com altura ≥ 20 cm e diâmetro do coleto ≤ 1 cm (Comita et al., 2007). O diâmetro do coleto foi amostrado por paquímetros digitais e a altura com o auxílio de trenas graduadas a partir do solo. Todas as plântulas foram identificadas com numeração e lacre plástico. Indivíduos pertencentes à família das palmeiras, ou escandentes (lianas) não foram considerados.

As medições de diâmetro e altura foram realizadas a cada dois meses durante um período de 12 meses, totalizando seis repetições temporais em cada sub-parcela, sendo quatro no período chuvoso e duas no período de seca, possibilitando analisar o comportamento do crescimento perante a sazonalidade da precipitação.

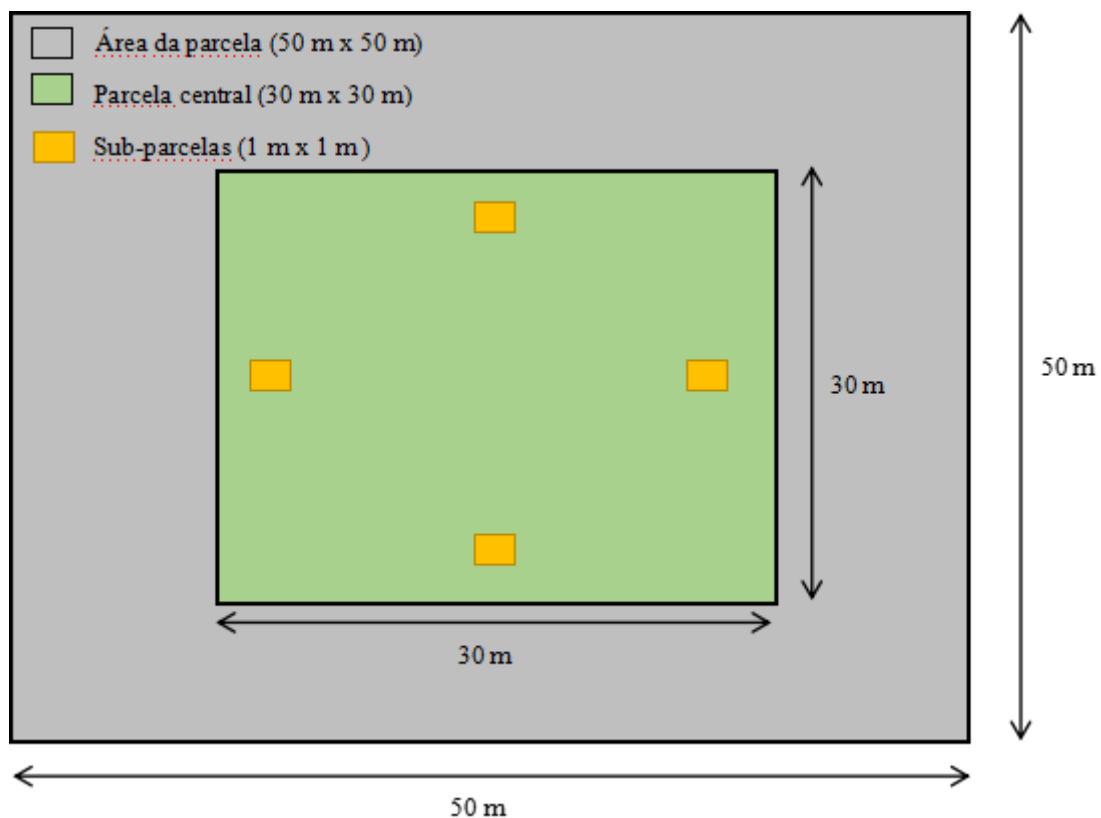


Figura 3. Ilustração da distribuição das sub-parcelas dentro das parcelas fertilizadas.

3.2.3 Estimativa da perda de área foliar por herbivoria

Foi contabilizado o número de folhas totais por indivíduo e as 10 folhas maduras mais próximas da gema apical, por indivíduo, foram marcadas com canetas permanentes e acompanhadas bimensalmente para analisar e estimar os danos causados pela herbivoria ao nível foliar, e se a sazonalidade pluviométrica e os tratamentos com nutrientes influenciam nos padrões de herbivoria. A herbivoria foi estimada visualmente através da medida de perda de área foliar (em %). A escolha pela estimativa visual direta da perda de área foliar foi tomada utilizando o trabalho publicado por Johnson e colaboradores (2016) como referência, onde através de um experimento de larga escala, comparando métodos visuais e tecnológicos, os autores comprovam que as estimativas visuais da herbivoria estimam o dano com alta precisão. Também seguimos as recomendações propostas pelos mesmos autores, incluindo a de setorizar as folhas com o auxílio de um grid centimetrado, buscando melhorar a acurácia das estimativas (**Figura 4**).

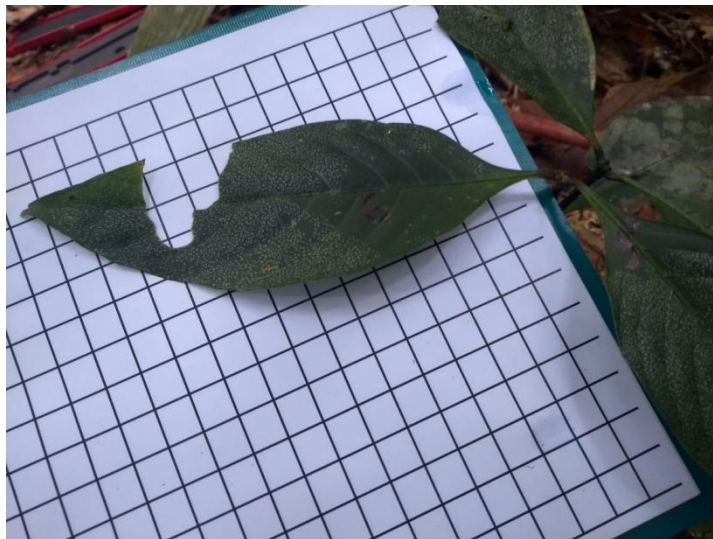


Figura 4. Grid centimetrado auxiliando nas estimativas visuais de perda de área foliar por herbivoria.

Para averiguar a precisão do autor nas estimativas visuais de perda de área foliar, foram coletadas 100 folhas ao acaso, de dentro das parcelas do AFEX, que variaram de 0,1% a 85% de perda de área foliar. Primeiramente foram estimadas as perdas de área foliar visualmente pelo autor para cada uma das 100 folhas e posteriormente elas foram scaneadas e analisadas pelo *software* ImageJ por uma segunda pessoa. Após, foi realizada a regressão linear, e por meio do coeficiente de determinação (R^2) (Estimada pelo autor x Observada ImageJ), analisamos se existe correlação entre os métodos, definindo a melhor metodologia para o estudo.

O resultado da calibração (**Figura 5**) demonstra que a herbivoria foi estimada visualmente com alta precisão ($R^2=0,974$), concretizando a estimativa visual da perda de área foliar como uma boa e confiável alternativa quando se analisa um grande n amostral, poupando principalmente no tempo de coleta dos dados.

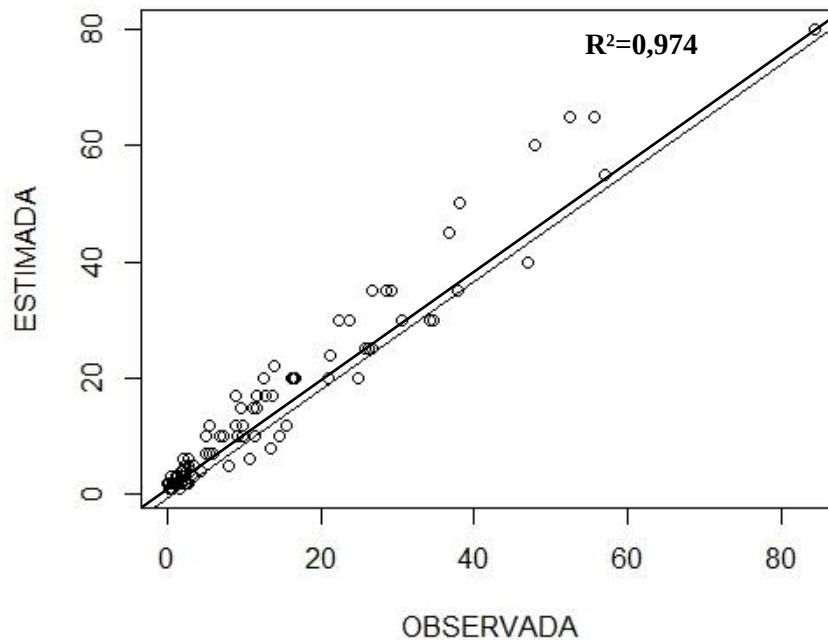


Figura 5. Regressão linear entre a herbivoria estimada visualmente e a medida através do *software* ImageJ,

3.3 Leaf area index (LAI)

Foi realizada uma amostragem sistemática com o Analisador de Dossel de Plantas LAI-2200C (Licor instruments, Nebraska, EUA) antes do início do monitoramento, com o intuito de averiguar se a fração de radiação luminosa que atravessa o dossel e chega até o sub-bosque difere entre as parcelas e/ou tratamentos (**Figura S.1 – Material suplementar**). Não houve diferenças estatísticas significativas para as médias de LAI tanto para o tratamento ($F_{7,21}=0,656$; $p=0,706$), como também entre parcelas ($F_{7,24}=0,477$; $p=0,841$), indicando que a radiação luminosa que chega até o sub-bosque parece ser homogênea em todo o experimento. Portanto, a variável luz não foi considerada nas análises do crescimento das plântulas ao longo deste trabalho.

3.4 Sazonalidade da precipitação

Os dados de precipitação foram obtidos da torre de observações micrometeorológicas do Programa de Grande Escala Biosfera-Atmosfera da Amazônia (LBA), localizada na BR-174, km 78, Ramal do Distrito Agropecuário da SUFRAMA ZF-3. Foi realizado o acumulativo da precipitação e a média da temperatura de acordo com os meses em que foram realizadas as amostragens do crescimento e herbivoria das plântulas (**Figura 6**). Posteriormente categorizamos os bimestres de Julho-Agosto e Setembro-Outubro como meses secos e os demais bimestres como meses chuvosos para dar prosseguimento nas análises estatísticas de como a sazonalidade afeta no crescimento e herbivoria das plântulas.

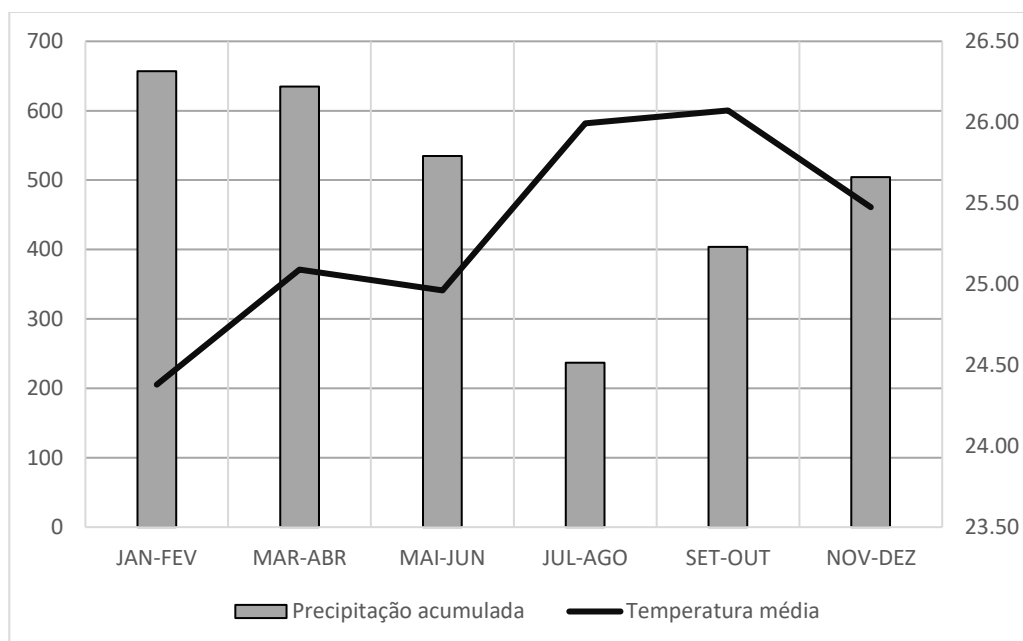


Figura 6. Precipitação acumulada e temperatura média para o ano de 2019. Fonte: Torre de observações micrometeorológicas SUFRAMA ZF-3.

3.5 Análise dos dados

Seguindo o desenho experimental fatorial completo do AFEX, o objetivo principal do estudo foi testar o efeito da adição de nutrientes nas variáveis crescimento vertical, número de folhas totais e herbivoria de plântulas.

Assim, foi utilizado o modelo linear generalizado misto (GLMM) através do pacote “lmer4” (Bates et al., 2014). Considerou-se os tratamentos de fertilização como variável fixa, os blocos, parcelas e os períodos de amostragem (meses) como variáveis aleatórias e o crescimento em altura, número de folhas totais e herbivoria, como variáveis respostas. O ajuste do modelo foi verificado para garantir que a análise atendesse às premissas do modelo, verificando a normalidade, o gráfico de resíduos padronizados e a densidade dos resíduos. Por meio de ANOVA foram consideradas diferenças significativas quando $p < 0.05$.

Com o intuito de determinar a influência da sazonalidade e também como a combinação sazonalidade – tratamento (fertilização) influenciam nos padrões de crescimento e herbivoria das plântulas em cada tratamento de fertilização, foi utilizado o modelo linear generalizado misto, onde a variável resposta foi o crescimento em altura e as taxas de herbivoria (ambas bimestrais), as variáveis fixas foram os tratamentos de fertilização e a estação (seca e chuva) e variáveis aleatórias foram bloco, parcela e mês. Por meio de ANOVA foram consideradas diferenças significativas quando $p < 0.05$.

A fim de determinar as relações entre as variáveis, crescimento em altura, número de folhas totais e perda de área foliar por herbivoria, realizou-se uma série de regressões usando o pacote “smatr”, que faz estimativa e inferência sobre linhas alométricas, amplamente utilizadas em ecologia e evolução (Warton, et al., 2012). Valores de coeficiente de determinação (R^2) e p -valor fornecidos pelo pacote serviram de referência para o grau de relação entre as variáveis.

Diferenças foram consideradas significativas quando $p < 0.05$. Todas as análises estatísticas serão realizadas utilizando o *software R project* versão 3.4.4 (R Development Core Team, 2018).

4. RESULTADOS

4.1 Número de indivíduos, folhas e taxas de crescimento

Foram amostrados e acompanhados bimensalmente 568 plântulas, que variaram de 20 cm de altura (critério de inclusão) a 157 cm de altura. O número de indivíduos variou de no mínimo 12 para no máximo 25 indivíduos por parcela (m²). Para o número de folhas totais, foram contabilizadas 8047 folhas no início do monitoramento, sendo que destas, 4585 foram marcadas com caneta permanente para a amostragem bimestral da herbivoria. A herbivoria variou por tratamento de 9.75 % a 14.87%, já a média geral, independente do tratamento, foi de 10.33 %. Para o Crescimento anual em altura, as médias variaram de 6.07 a 8.38 cm/ano, onde a média geral, independente do tratamento, foi de 7.20 cm/ano (Tabela 1).

Tabela 1. Média do número de indivíduos, média do somatório do número de folhas, média do crescimento anual em altura e média da perda de área foliar por herbivoria e respectivos desvios, por tratamento de adição de nutriente.

Tratamento	Número de Indivíduos (un)	Número de Folhas (un)	Herbivoria (%)	Crescimento (cm/ano)
Controle	13.75 ± 0.42	176 ± 39.31	11.81 ± 2.63	6.91 ± 0.82
N	20.87 ± 0.62	337.5 ± 65.11	12.39 ± 1.22	8.38 ± 0.85
P	19.29 ± 0.74	329.50 ± 90.22	11.57 ± 0.93	7.59 ± 0.37
Cátions	16.75 ± 0.58	246.25 ± 51.72	9.75 ± 1.11	7.58 ± 0.43
N+P	15.70 ± 0.90	211 ± 39.47	13.35 ± 1.84	6.93 ± 0.75
N+Cátions	15.58 ± 0.83	156.5 ± 30.07	14.87 ± 1.23	6.07 ± 0.20
P+Cátions	17.66 ± 0.65	221.25 ± 24.39	10.81 ± 1.00	6.88 ± 0.95
N+P+Cátions	17.16 ± 0.67	262.25 ± 44.13	12.86 ± 0.92	7.26 ± 1.10
Total/Geral	568	8047	10.33 ± 0.10	7.20 ± 0.25

4.2 Influência da adição de nutrientes

O crescimento anual em altura das plântulas não foi influenciado pela adição de nutrientes (Figura 7).

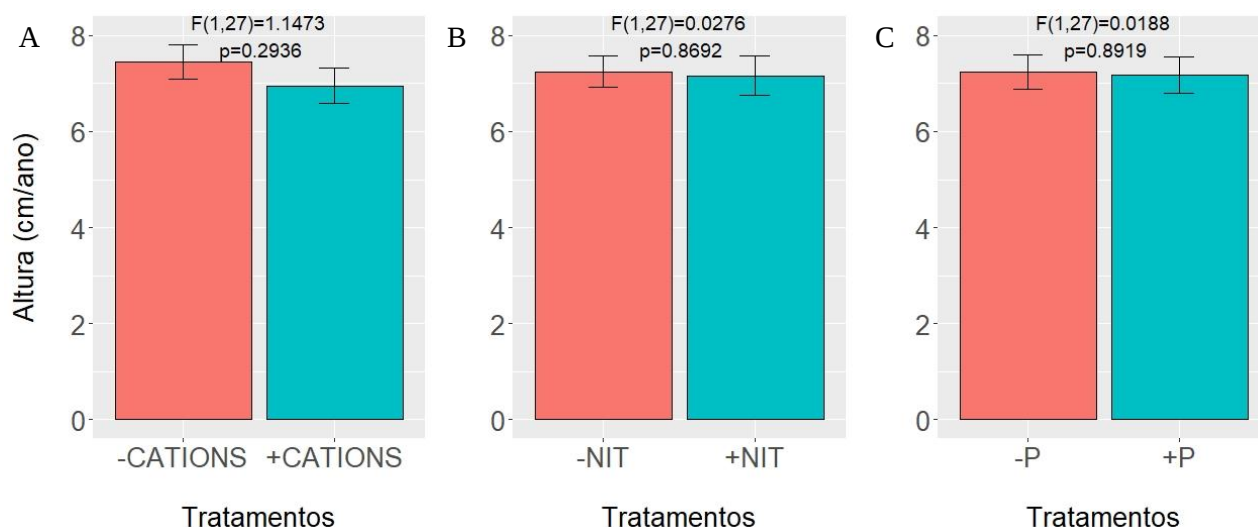


Figura 7. Médias de crescimento anual em altura e respectivos desvios, em relação à presença ou ausência de nutriente. A – Adição de Cátions (Mg, Ca, K); B – Adição de Nitrogênio (N); C – Adição de Fósforo (P).

O número de folhas tendeu a ser menor em tratamentos com adição de cátions (Mg, Ca e K) ($F_{1,27}=1,65$; $p=0,21$, **Figura 8.A**), e o inverso foi observado para P ($F_{1,27}=0,66$; $p=0,42$, **Figura 8.C**), onde as plântulas de parcelas que receberam este nutriente tenderam a apresentar maior número de folhas. No mais, a adição de nutrientes parece não influenciar nos padrões de número de folhas, pois para nenhum dos fatoriais obteve-se diferenças significativas.

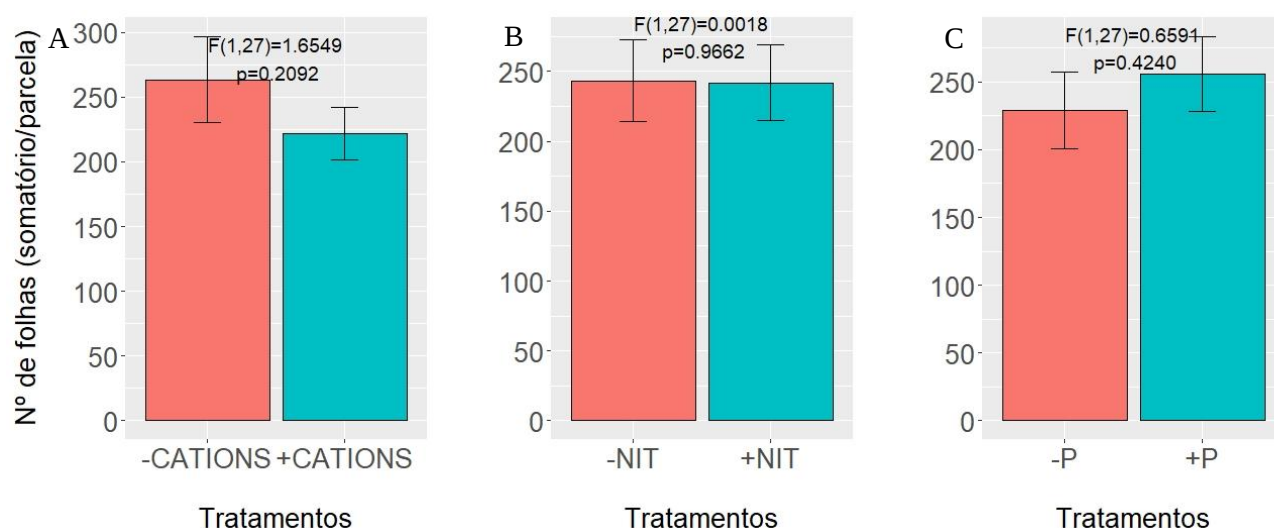


Figura 8. Médias do somatório do número de folhas por parcela e respectivos desvios, por presença e ausência de nutriente, para o mês de Janeiro/2020. A – Adição de Cátions (Mg, Ca, K); B – Adição de Nitrogênio (N); C – Adição de Fósforo (P).

Por outro lado, a adição de N ($F_{1,30}=5,942$; $p=0,0209^*$, **Figura 9.B**) induziu perdas significativas de área foliar por herbívoros, enquanto o fatorial de Cátions ($F_{1,30}=0,04$; $p=0,84$, **Figura 9.A**) e P ($F_{1,30}=0,002$; $p=0,96$, **Figura 9.C**), a adição dos mesmos não vieram a influenciar nos padrões obtidos.

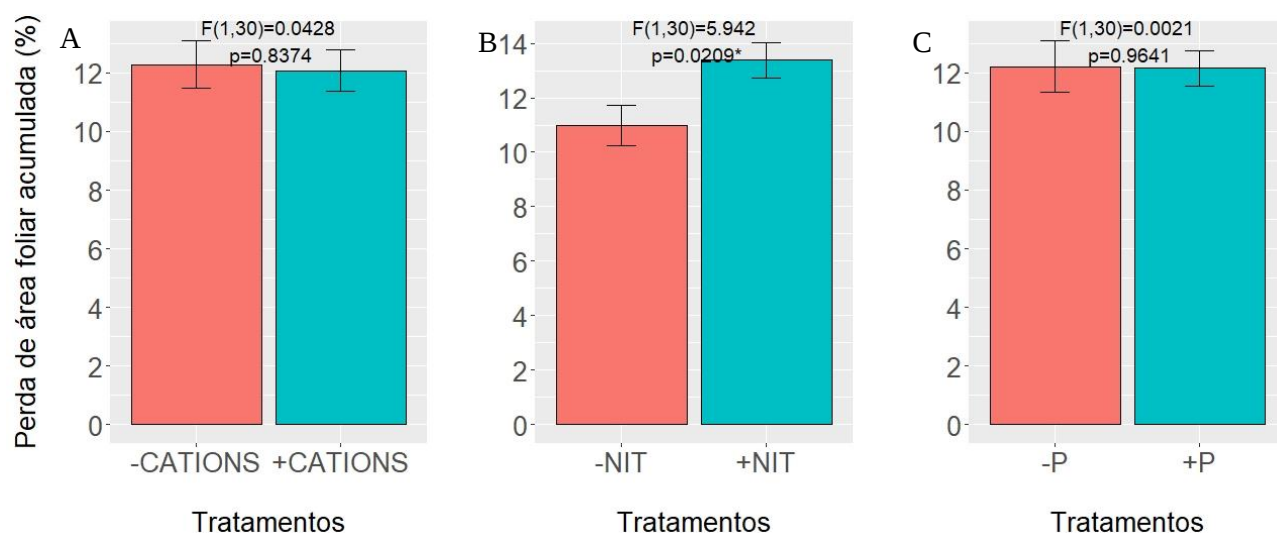


Figura 9. Médias acumulada de perda de área foliar por herbivoria em percentagem (%) e respectivos desvios, por presença e ausência de nutriente em Janeiro/2020. A – Adição de Cátions (Mg, Ca, K); B – Adição de Nitrogênio (N); C – Adição de Fósforo (P).

4.3 Influência da sazonalidade

Analisando a influência da sazonalidade no crescimento bimestral em altura (**Figura 10**), evidencia-se que as plântulas cresceram em média 15,9 % mais em altura no período de maior pluviosidade (chuva) quando comparado ao período de menor pluviosidade (seca). Meses mais chuvosos parecem influenciar no crescimento vegetativo de plântulas, porém, no estudo em questão, não foi constatada diferença estatística significativa à $p<0.05$ entre os períodos analisados ($F_{1,155}=3,44$; $p=0,06$), provavelmente em função do curto período amostral de um ano.

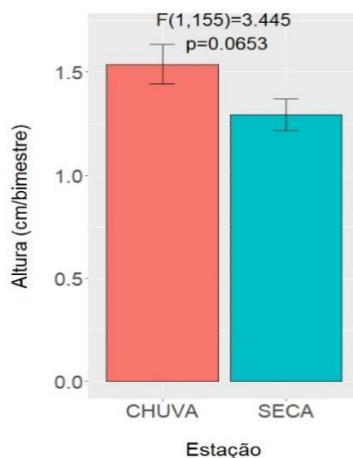


Figura 10. Médias bimestrais de crescimento bimestral em altura e respectivos desvios, por período (chuva e seca).

Quando comparadas as duas variáveis analisadas (chuva/seca e presença/ausência de nutriente, **Figura 11**), o padrão de maiores taxas de crescimento no período chuvoso persiste mesmo não havendo diferenças estatísticas significativas para nenhum dos nutrientes. Ainda para o período chuvoso, a adição de nutrientes parece não ter influenciado na produtividade de plântulas, pois houve uma tendência de maior crescimento em parcelas não fertilizadas.

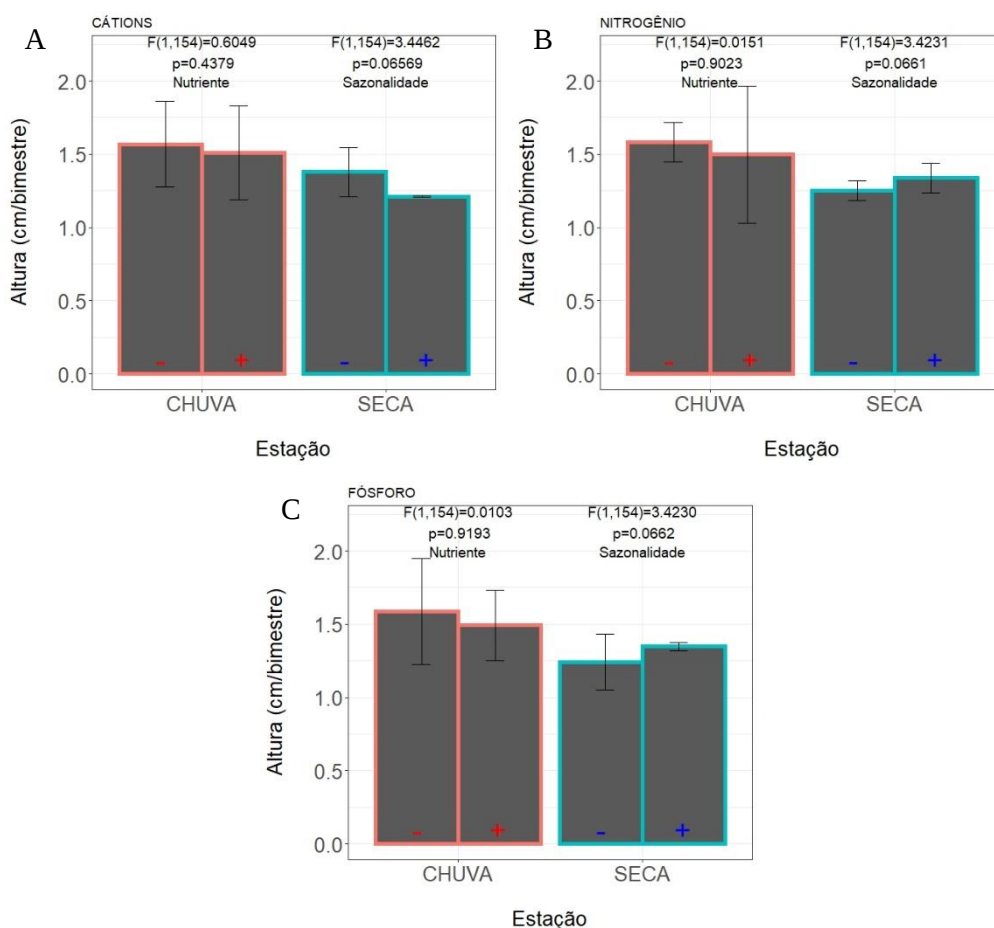


Figura 11. Médias bimestrais de crescimento em altura e respectivos desvios, por presença e ausência de nutriente e sazonalidade (chuva e seca). A – Adição de Cátions (Mg, Ca, K); B – Adição de Nitrogênio (N); C – Adição de Fósforo (P).

Analisando a influência da sazonalidade sob as taxas bimestrais de perda de área foliar por herbivoria (**Figura 12**), observou-se que as plântulas perdem em média o dobro de área foliar ($45,4 \% \pm 7,5\%$) no período de maior pluviosidade (chuva) quando comparado ao período de menor pluviosidade (seca), ocasionando em diferenças estatísticas significativas entre os períodos analisados ($F_{1,158}=17.47$, $p<0.05$).

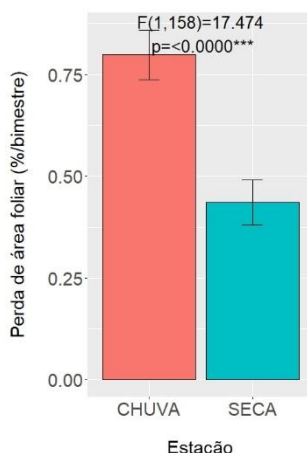


Figura 12. Médias bimestrais da perda de área foliar por herbivoria e respectivos desvios, por período (chuva e seca).

O padrão de maiores taxas de perda de área foliar por herbivoria no período chuvoso persiste e são significativas, independente do tratamento, quando analisado conjuntamente as variáveis chuva/seca e presença/ausência do nutriente (**Figura 13**). Ainda para o período chuvoso, a presença dos nutrientes culminou em maiores taxas de perdas de área foliar, principalmente para P (**Figura 13.C**), porém as diferenças não foram significativas. Para o período de seca também não houve influência dos nutrientes sob a perda de área foliar por herbivoria. Por outro lado, para P, a perda de área foliar foi maior para a ausência do nutriente, padrão contrário ao encontrado nos demais tratamentos.

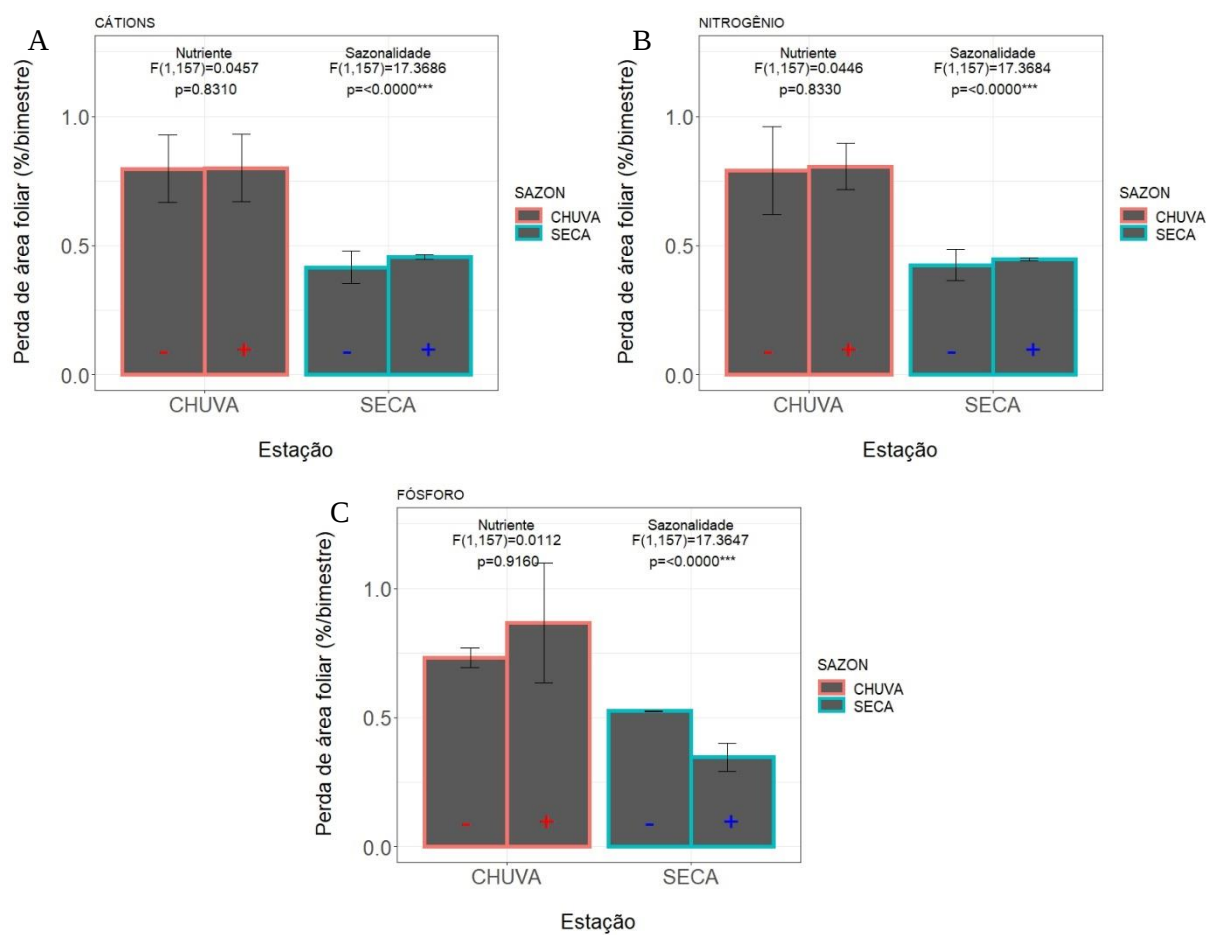


Figura 13. Médias de perda de área foliar bimestral e respectivos desvios, por presença e ausência de nutriente e sazonalidade (chuva e seca). A – Adição de Cátions (Mg, Ca, K); B – Adição de Nitrogênio (N); C – Adição de Fósforo (P).

4.4 Relações entre as variáveis

Buscando analisar a relação causa e efeito do número de folhas sob o crescimento anual em altura (**Figura 14**), obteve-se por meio de uma regressão um valor de R^2 (0,24, $p < 0.05$) que explica aproximadamente 24% da variação de crescimento em altura.

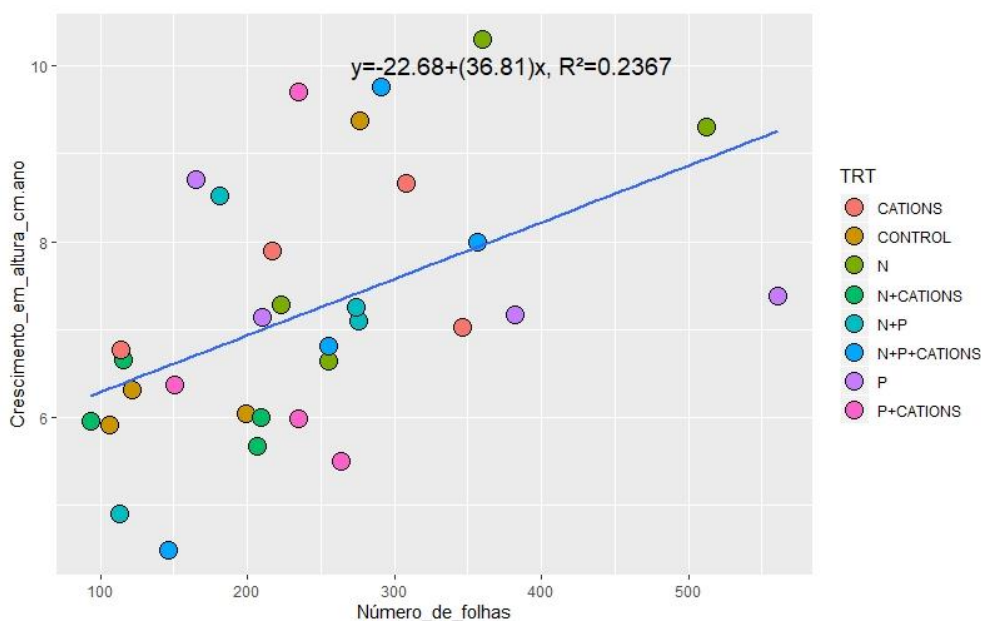
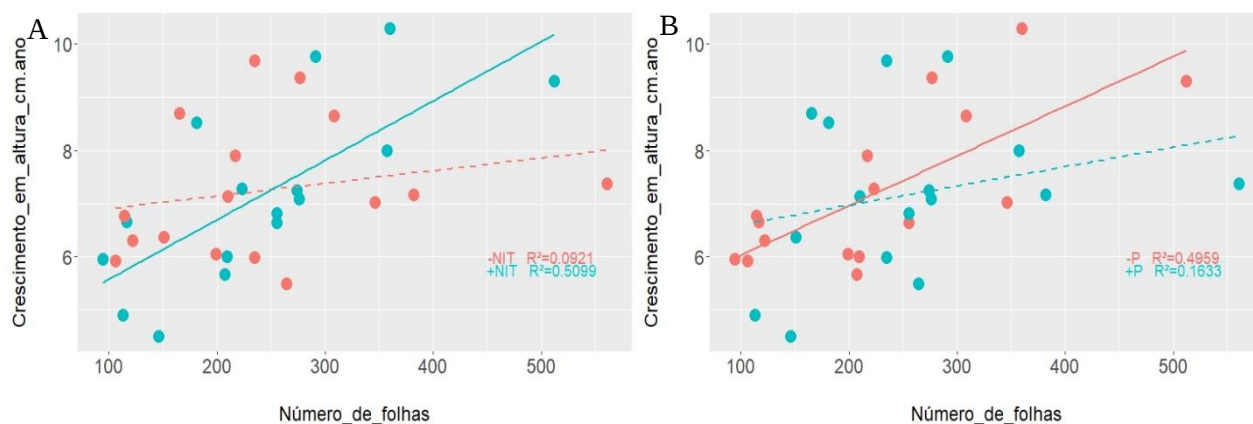


Figura 14. Análise de regressão entre as variáveis: médias de crescimento em altura por parcela (cm/ano) e somatório do número de folhas por parcela (unidade) e respectivos tratamentos. Linha contínua em azul representa relação causa e efeito significativa (p -valor $< 0,05$).

Isolando o efeito dos nutrientes em fatorial (**Figura 15**), destaca-se a presença do nutriente N (**Figura 15.A**), onde a relação crescimento/número de folhas foi influenciada pela adição do mesmo. O oposto ocorre para P (**Figura 15.B**) e Cátions (**Figura 15.C**), onde a ausência parece influenciar positivamente a relação crescimento em altura/número de folhas (provavelmente impulsionada pelo nitrogênio).



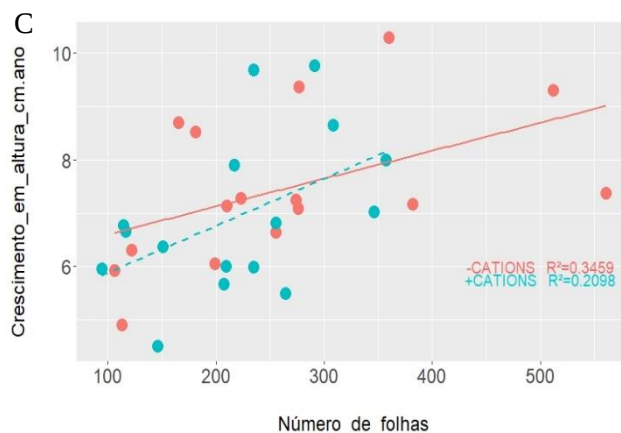


Figura 15. Análise de regressão fatorial entre as variáveis: médias de crescimento em altura por parcela (cm/ano) e somatórios do número de folhas por parcela (unidade), por ausência (vermelho) e presença (azul) de nutriente. A – Adição de Nitrogênio (N); B – Adição de Fósforo (P); C – Adição de Cátions (Mg, Ca, K). Linhas contínuas representam relações causa/efeito significativas ($p < 0,05$) e linhas tracejas indicam relações não significativas ($p\text{-valor} > 0,05$).

Para a relação causa e efeito da perda de área foliar sob o crescimento anual em altura (**Figura 16**), obteve-se por meio de regressão linear uma relação negativa e não significativa entre as variáveis ($R^2=0,04$, $p=0,27$). Portanto, taxas de perda de área foliar por herbivoria em até 14% parecem não influir substancialmente o crescimento das plântulas.

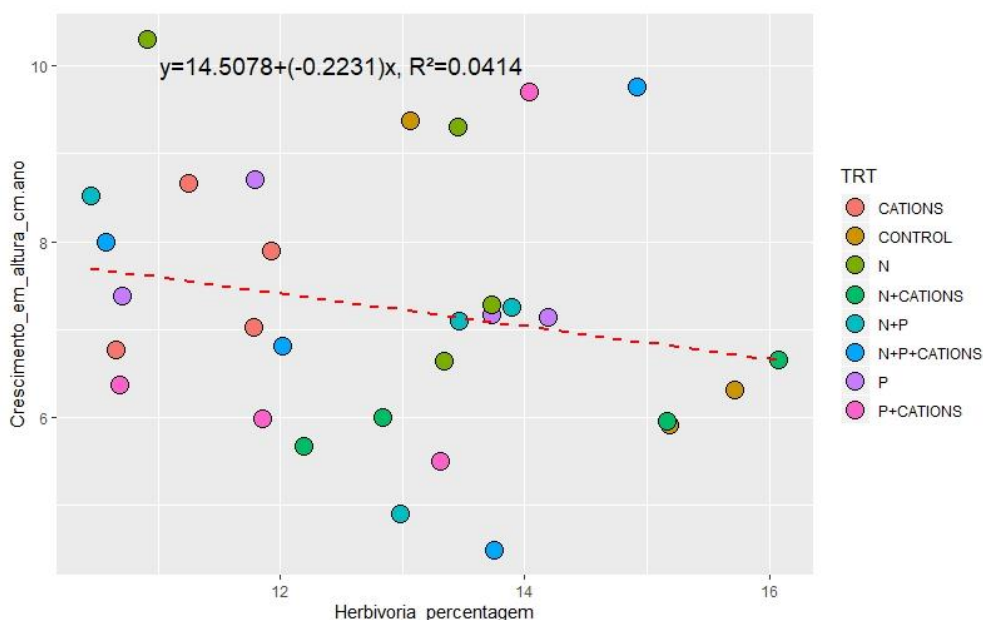


Figura 16. Análise de regressão entre as variáveis: médias de crescimento em altura por parcela (cm/ano) e média de perda de área foliar por herbivoria (percentagem) e respectivos tratamentos. Linha traceja indica relação não significativa ($p < 0,05$).

Isolando o efeito dos nutrientes em fatorial (**Figura 17**), apesar de na ausência de Cátions a relação ter sido significativa (**Figura 17.A**), a presença de todos nutrientes aplicados no experimento parecem não influenciar a relação crescimento em altura/perda de área foliar por herbivoria.

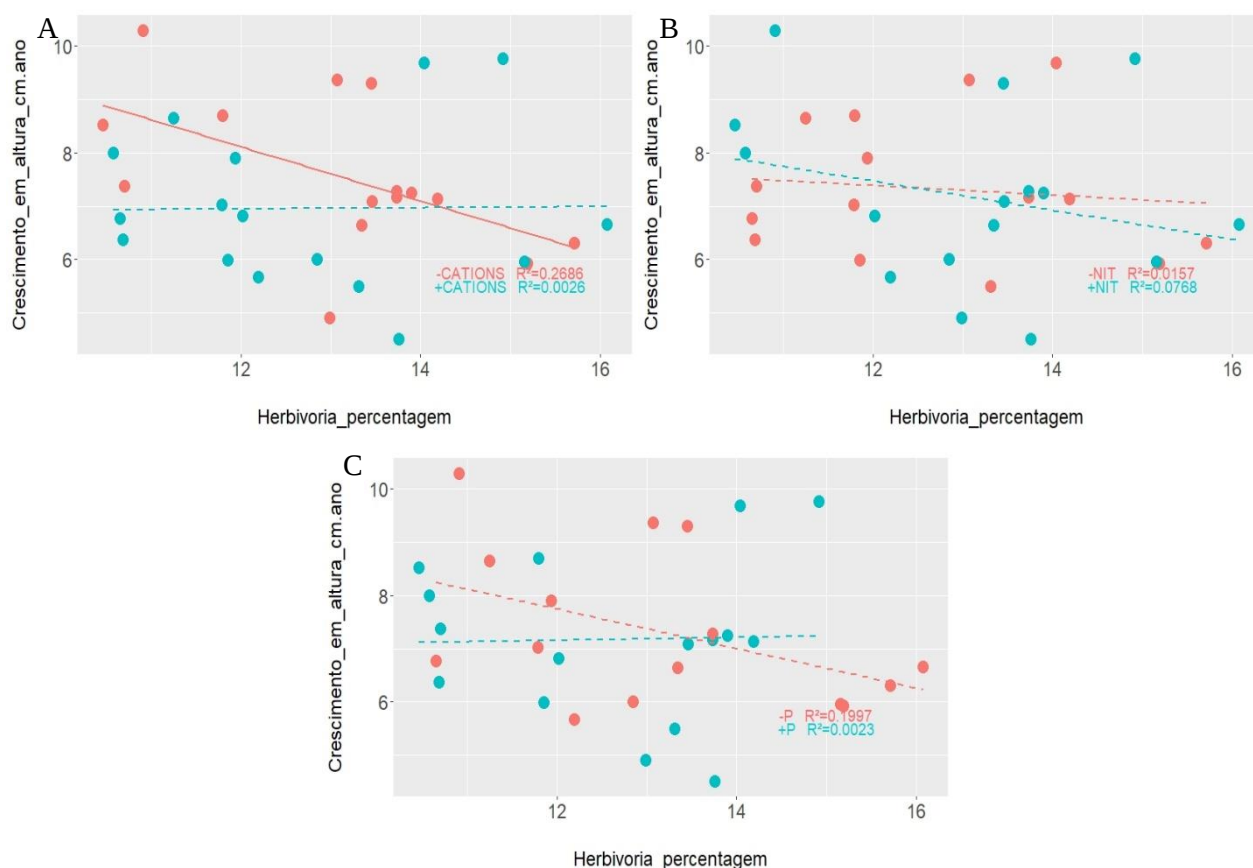


Figura 17. Análise de regressão fatorial entre variáveis: médias de crescimento em altura (cm/ano) e médias de perda de área foliar por herbivoria (%), por ausência (azul) e presença (laranja) de nutriente. A – Adição de Cátions (Mg, Ca, K); B – Adição de Nitrogênio (N); C – Adição de Fósforo (P); Linhas contínuas representam relações causa/efeito significativas (p -valor $< 0,05$) e linhas tracejas indicam relações não significativas ($p > 0,05$).

5. DISCUSSÃO

5.1 Influência da adição de nutrientes

5.1.1 Crescimento

Respostas significativas de crescimento vertical e número de folhas não foram observadas para nenhum dos tratamentos ao longo dos 12 meses de acompanhamento. Houve pouca variação entre os valores, independente do nutriente adicionado (**Figura 7 e 8**). Aguardávamos respostas significativas principalmente para a adição de P, nutriente que é limitante para as florestas da Amazônia Central e de grande importância para o crescimento e desenvolvimento de plantas. Segundo Vitousek (2004), quando a adição de um nutriente não gera respostas, a interpretação é de que o mesmo não era limitante. Portanto, como as plântulas de sub-bosque do experimento não responderam a adição de nutrientes, acreditamos que o conteúdo nutricional do solo pode não estar sendo o principal entrave.

No caso do crescimento em número de folhas (**Figura 8**), a adição de nutrientes não influenciou nos padrões, entretanto, a maior diferença entre a presença/ausência dos nutrientes fora obtida para Cátions ($p = 0.20$). A ausência de Cátions é representada por N, P, NP e Controle. Normalmente a adição de N e P promovem o aumento da área foliar (Field e Mooney 1986; Reich et al., 1997; Wright e Westoby, 1999; Wright et al. 2004), o que pode ter impulsionado os valores da ausência de Cátions. Essa influência dos Cátions parece já surgir efeitos no crescimento vertical (**Figura 7.A**), onde foi-se obtido um padrão similar ao número de folhas, porém mais moderada ($p = 0.29$). Este menor crescimento para a presença de Cátions, porém não significativo, pode ser em resposta ao também menor número de folhas existentes. Entretanto, como foi realizada apenas a contagem do número de folhas (e não área foliar), é necessário que sejam realizadas medições de área foliar específica para resultados mais concretos do impacto da adição de nutrientes no crescimento foliar. Averiguaremos e discutiremos os possíveis impactos do número de folhas sob o crescimento no tópico 5.3.

Ainda para o crescimento vertical, um fator importante que pode moldar a alocação dos recursos é a plasticidade das espécies. Em uma meta-análise das respostas de plântulas tropicais a adição de nutrientes, 73% das espécies que demandam luz e 60% das tolerantes a sombra responderam positivamente à adição de N ou P (Lawrence, 2003). Logo, não são todas as espécies que respondem a adição de nutrientes, indicando que cerca de 40% das espécies tolerantes as sombras e 27% das demandantes de luz sejam bem adaptadas a esta baixa oferta e taxas de crescimento. Entretanto, na meta-análise de Lawrence (2003), todos os experimentos analisados controlaram a incidência de luz ideal para crescimento das plantas. A luz normalmente é um recurso que limita o crescimento de plântulas em florestas tropicais (Clark e Clark, 1992; Chazdon et al., 1996; Whitmore, 1996; Poorter, 1999). Estima-se que apenas 1-2% chegue até o sub-bosque (Chazdon e Fetcher, 1984). Contudo,

acreditamos que as plântulas não usufruíram de toda a capacidade dos recursos fornecidos pela fertilização em função de a capacidade de assimilação de carbono ser reduzida devido à baixa disponibilidade de luz. O mesmo foi evidenciado por Santiago (2015), o qual ressalta que a resposta em crescimento de plântulas de florestas tropicais sujeitas à adição de nutrientes dependem fortemente da disponibilidade de luz. Dessa forma, o crescimento das plântulas parece ser tão limitado pelos baixos níveis de luz nos sub-bosques tropicais que a maior oferta de nutrientes não teve grande influência nos padrões de crescimento.

5.1.2 Perda de área foliar por herbivoria

Em nosso experimento obtivemos aumentos significativos da perda de área foliar por herbivoria para adição de Nitrogênio (**Figura 9.B**). Não esperávamos respostas significativas para adição de N, que é considerado um recurso abundante *em florestas maduras de terra firme*– (Quesada e Lloyd, 2016) e sim para adição de P (nutriente limitante, Vitousek, 1984).

Diversos experimentos de fertilização já comprovaram o aumento nas taxas de herbivoria em resposta a adição de N e P (Campo e Dirzo, 2003; Andersen et al., 2010; Santiago et al., 2012; Werner e Homeier, 2015). Menores teores de N foliar são repetidamente associado à redução da preferência por insetos (Stamp e Casey, 1993) em função de N ser um nutriente limitante do desenvolvimento para muitos herbívoros (Mattson, 1980; McNeill e Southwood 1978; Strong et al. 1984; White 1993; Cook and Denno 1994; Dixon 1998). Logo, o aumento nas taxas de herbivoria em resposta a adição de N em nosso experimento deve ter ocorrido devido a elevada concentração de N nos tecidos da planta, que melhoraram a palatabilidade das folhas e continham recursos necessários para o desenvolvimento dos insetos (Mattson e Scriber 1987; Mattson 1980; White 1993; Scriber e Slansky, 1981). Porém, faz-se necessário análises químicas e físicas foliar e estudos do comportamento dos insetos herbívoros para explicações mais conclusivas. Sobretudo, embora uma perda de área foliar em média 12% a 14% como no experimento possa não parecer extrema, pode ser o suficiente para reduzir o crescimento das plantas (Dirzo, 1984) e afetar substancialmente as taxas de sobrevivência (Marquis, 1984; Clark & Clark, 1985; Marquis, 1992). Discutiremos mais estes possíveis impactos da perda de área foliar sob o crescimento das plântulas no tópico 5.3.

5.2 Influência da sazonalidade no crescimento e nas perdas de área foliar por herbivoria

A sazonalidade da pluviosidade, mais do que a adição de nutrientes, foi o fator que mais impactou o crescimento e a herbivoria das plântulas do experimento ao longo de 12 meses. Buscamos entender quais os motivos que possivelmente tornaram o crescimento e a herbivoria sazonal.

Como vimos, o crescimento das plântulas foi em geral pequeno e lento, com média de 7 centímetros de altura por ano independente do tratamento (**Tabela 1**). Estas baixas taxas de crescimento parecem ser uma resposta ou adaptação a limitação de recursos (luz e/ou nutrientes) ao longo de milhões de anos e possivelmente por isto não obtemos respostas da adição de nutrientes. Por outro lado, a disponibilidade de água exerceu forte influência, onde maiores taxas de crescimento foram observadas no período chuvoso (**Figura 10**), mesmo sob também maiores perdas de área foliar para o mesmo período (**Figura 12**). Nesse contexto, muito do que se é discutido na literatura, sobre os possíveis impactos da limitação nutricional sob a produtividade das florestas tropicais e em como a água é um recurso abundante no sistema, é embasado em indivíduos adultos. Informações sobre essas relações para plântulas são porém ainda muito escassas.

Nossos resultados contrastam estas premissas, onde a água parece exercer maior influência sob o crescimento das plântulas que quando comparado a demanda por nutrientes (**Figura 10**). Em suma, plântulas são bem mais sensíveis a fatores ambientais do que indivíduos adultos (Lloret et al., 2009; Floyd et al., 2009) e a seca normalmente é o principal responsável pelas mortalidades (McDowell et al., 2008 ; Kursar et al., 2009; Aderegg et al., 2012; Nardini et al., 2013; Adams et al., 2017). Plântulas possuem um raso sistema radicular (Jordan, 1985 ; Richards, 1996; Coomes & Grubb 2000; Sayer et al., 2006) e também baixa capacidade de armazenamento de água e nutrientes (Lloret et al., 2009; Floyd et al., 2009). Dessa maneira, a interrupção parcial do transporte de água e a perda excessiva de água durante a seca podem levar ao rápido esgotamento das reservas de carboidratos e água, causando assim a estagnação do crescimento em períodos de estiagem. Por outro lado, para períodos chuvosos é difícil separar o efeito da disponibilidade de água da influência da luz difusa. Em dias claros e ensolarados a luz que chega até o sub-bosque é concentrada em feixes de luz. Já em dias nublados a luz se torna difusa e chega mais homogeneamente em todo sub-bosque. Vários estudos comprovaram o aumento da absorção de CO₂ pela floresta em dias nublados (Verhaggen et al., 1963; Sheehy e Chapas, 1976; Price e Black, 1990; Hollinger et al., 1994). Portanto, possivelmente a combinação disponibilidade de água - luz difusa elevaram as taxas de crescimento para o período, independente do nutriente adicionado (**Figura 11**).

Já para herbivoria, a pluviosidade influencia diretamente na abundância de insetos (Fogden, 1972; Wolda, 1978), onde o pico de biomassa é atingido nos meses chuvosos (Murali e Sukumar, 1992). Portanto a demanda por material vegetativo no experimento durante o período chuvoso foi maior em função da elevada abundância de herbívoros. Por outro lado, a troca de folhas de 60 a 70 % das espécies tropicais ocorrem no fim do período da seca (Gonçalves et al., 2020; Wu et al., 2016), em conjunto com a baixa abundância e atividade dos insetos para o mesmo período (Wolda, 1978), podendo assim, explicar os baixos níveis de herbivoria para o período de estiagem. Contudo, a herbivoria é sazonal e influenciada pela precipitação, enquanto a adição de nutrientes

parece ter maior importância apenas quando avaliado acumuladamente ao longo de 12 meses (**Figura 9.B**). Outro fato importante é que em nosso experimento marcamos apenas folhas maduras no início do monitoramento, não sendo incluídas novas folhas ou folhas jovens com o passar das amostragens bimestrais. Os herbívoros preferem o consumo de folhas jovens (Reichle et al., 1973; Rockwood e Glander, 1979; Coley, 1980), por serem menos fibrosas, resistentes e defendidas quimicamente (Tanton, 1962; Grime et al., 1968; Feeny, 1970; 1976; Rhoades e Cates, 1976; Milton, 1979), porém ricas em nutrientes, principalmente nitrogênio e água (Oelberg, 1956; Dixon, 1970; Milton, 1979). Assim, é possível que no período da seca a herbivoria tenha sido seletiva, atacando as folhas jovens, subestimando as taxas para o período.

5.3 Influência do número de folhas e os possíveis impactos da perda de área foliar por herbivoria para o crescimento vertical

Apesar de não ocorrer diferenças estatísticas entre os tratamentos (**Figura 8**), o número de folhas parece ter um efeito sobre a resposta em crescimento das plântulas. O maior número de folhas explicou 23% do crescimento independente do tratamento (**Figura 14**), enquanto a presença de Nitrogênio (**Figura 15.A**) parece ter intensificado essa relação, explicando 50% do crescimento.

Muito se é discutido na literatura em como as Florestas Amazônicas de terra firme não apresentam carência por N (Quesada e Lloyd, 2016). Todavia, como o N é responsável pela assimilação de carbono na enzima rubisco, e promove o aumento da área foliar e taxas fotossintéticas (Field e Mooney 1986; Wright et al. 2004; Raven et al., 2004; Taiz e Zeiger, 2009), provavelmente pode ter impulsionado a relação crescimento x número de folhas para a presença de Nitrogênio. Contudo, apesar de solos amazônicos não apresentarem carência por N, a sua adição parece promover o crescimento vegetativo.

Quanto à relação crescimento vertical x herbivoria (**Figura 16**), no geral obtivemos relações negativas (embora não-significantes). A ausência de Cátions (que representa N, P, N+P e Controle – **Figura 17.A**), foi a única relação negativa significativa, onde o aumento da herbivoria explicou em 27% a diminuição do crescimento, sugerindo que talvez a combinação de N e P possam afetar o crescimento das plântulas. Porém, tanto para o fatorial de N (**Figura 17.B**), como para P (**Figura 17. C**) o crescimento não foi afetado pelas perdas de área foliar.

A adição de nutrientes pode aumentar as concentrações nos tecidos, que por sua vez aumentam a eficiência no uso dos recursos e conseqüentemente aprimora o crescimento das plântulas (Taiz e Zeiger, 2009). Por outro lado, a adição de nutrientes também pode impulsionar a herbivoria (Throop e Lerdau, 2004; Fyllas et al., 2009; Sayer et al., 2012; Sullivan et al., 2014; Santiago, 2015), aumentando a palatabilidade foliar e acarretando em maiores perdas de área foliar fotossintetizante e conseqüentemente menor assimilação de carbono (crescimento). Estas premissas consolidam a

existência de um *trade-off*. Por exemplo, Andersen et al., (2010) não relataram nenhum efeito no crescimento com a adição de nutrientes, porém a adição de N aumentou em 47% a herbivoria, sugerindo que talvez esse acréscimo na herbivoria possa estar mascarando a resposta em crescimento. Em nosso experimento, a adição de N não impulsionou o crescimento (**Figura 7.B**), mas afetou positivamente a relação número de folhas x crescimento (**Figura 15.A**) e significativamente a herbivoria (**Figura 9.B**). Portanto, assim como no estudo de Andersen et al., (2010), para a adição de N, a herbivoria pode estar mascarando as taxas de crescimento.

6. CONCLUSÃO

Neste trabalho avaliamos como as diferentes condições nutricionais do solo poderiam influenciar no crescimento das plântulas e nas perdas de área foliar por herbivoria. Também procuramos compreender a importância da pluviosidade no comportamento destas variáveis. No geral, esperávamos respostas expressivas para adição de P, principalmente sob o crescimento. Enquanto para a sazonalidade da pluviosidade, acreditávamos que pouco influenciaria nos padrões de crescimento, exercendo maior influência apenas nas taxas de herbivoria. Entretanto, nossos resultados contrastaram várias premissas debatidas na literatura, em especial para a maior importância da água que quando comparada a adição de nutrientes.

Em suma, a fertilização não influenciou no crescimento (vertical / número de folhas) das plântulas. Já a adição de N afetou significativamente as perdas de área foliar por herbivoria, entretanto, essas perdas parecem não comprometer o crescimento das plântulas, mas a sua adição impulsionou a relação número de folhas x crescimento. Por outro lado, a influência da sazonalidade da precipitação impactou o crescimento e a herbivoria das plântulas mais que a adição de nutrientes.

7. REFERÊNCIAS bibliográficas

- Adams, H. D. et al. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. **Nat. Ecol. Evol.** 1, 1285–1291 (2017).
- Anderegg, William RL et al. The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 1, p. 233-237, 2012.
- Andersen, Kelly M. et al. Plant–soil associations in a lower montane tropical forest: physiological acclimation and herbivore-mediated responses to nitrogen addition. **Functional Ecology**, v. 24, n. 6, p. 1171-1180, 2010.
- Asner, Gregory P.; Scurlock, Jonathan MO; A. Hicke, Jeffrey. Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. **Global Ecology and Biogeography**, v. 12, n. 3, p. 191-205, 2003.
- Barberis, I. M. & Tanner, E. V. J. 2005. Gaps and root trenching increase tree seedling growth in Panamanian semi-evergreen forest. **Ecology** 86:667–674.
- Bates, Douglas et al. Fitting linear mixed-effects models using lme4. **arXiv preprint arXiv:1406.5823**, 2014.
- Brady, Nyle C.; Weil, Ray R.; Weil, Ray R. **The nature and properties of soils**. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall, 2008.
- Brienen, Roel JW et al. Long-term decline of the Amazon carbon sink. **Nature**, v. 519, n. 7543, p. 344-348, 2015.
- Campo, Julio; Dirzo, Rodolfo. Leaf quality and herbivory responses to soil nutrient addition in secondary tropical dry forests of Yucatán, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, p. 525-530, 2003.
- Cao, M. & Woodward, F. I. Net primary and ecosystem production and carbon stocks of terrestrial ecosystems and their responses to climate change. **Global Change Biology** 4, 185–198 (1998).
- Chauvel, A. 1982. Os latossolos amarelos, álicos, argilosos dentro dos ecossistemas das bacias experimentais do INPA e da região vizinha. **Acta Amazonica** 12(3): 38-47.
- Chazdon, R. L., R. W. Pearcy, D. W. Lee, and N. Fetcher. 1996. **Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments**. Pages 5–55 in S. S. Mulkey.
- Chazdon, R.L. & Fetcher, N. (1984) Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. **Journal of Ecology**, 72, 553-564.
- Christensen J. H. et al., in Climate Change 2007: The Physical Science Basis Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, S. D. Solomon et al., Eds. (**Cambridge Univ. Press**, Cambridge and New York, 2007), chap. 11.
- Clark DA, Clark DB. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rainforest. **Ecological Monographs** 62:315–344.
- Clark, D. B., & Clark, D. A. (1985). Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. **Ecology**, 66(6), 1884-1892.
- Coley, Phyllis D. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. **Nature**, v. 284, n. 5756, p. 545-546, 1980.
- Comita, L. S., Condit, R., & Hubbell, S. P. (2007). Developmental changes in habitat associations of tropical trees. **Journal of Ecology**, 95(3), 482-492.

- Cook, A., and R. F. Denno. 1994. Planthopper/plant interactions: feeding behavior, plant nutrition, plant defense and host plant specialization. Pages 114–139 in R. F. Denno and T. J. Perfect, eds. **Planthoppers: their ecology and management**. Chapman & Hall, New York.
- Coomes, David A.; Grubb, Peter J. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. **Ecological monographs**, v. 70, n. 2, p. 171-207, 2000.
- Cramer, W., Bondeau, A., Schaphoff, S., Lucht, W., Smith, B. & and Sitch, S. 2004. Tropical forests and the global carbon cycle: impacts of atmospheric CO₂, climate change and rate of deforestation. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, 359, 331–343.
- Delissio, L. J., Primack, R. B., Hall, P., & Lee, H. S. (2002). A decade of canopy-tree seedling survival and growth in two Bornean rain forests: persistence and recovery from suppression. **Journal of Tropical Ecology**, 18(5), 645-658.
- Dirzo, R. (1984). Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. In **Physiological ecology of plants of the wet tropics** (pp. 209-224). Springer, Dordrecht.
- Dixon, A. F. G. . 1970. Quality and Availability of Food for a Sycamore Aphid Population. Pages 271-87 in *Animal Populations in Relation to their Food Resources*, edited by A. W atson. **British Ecological Society Symposium** , No. 10.
- Dixon, A. F. G. 1998. **Aphid ecology**. Chapman & Hall, London.
- Engelbrecht, B. M., & Kursar, T. A. (2003). Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. **Oecologia**, 136(3), 383-393.
- Evans, Harold J.; Sorger, George J. Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. **Annual review of plant physiology**, v. 17, n. 1, p. 47-76, 1966.
- Feeny, P. P. 1970. Seasonal Changes in Oak Leaf Tannins and Nutrients as a Cause of Spring Feeding by Winter Moth Caterpillars. **Ecology**, 51:565-581. 1976.
- Feeny, P. P. 1976. **Plant Apparency and Chemical Defense**. Pages 1-40 in *Biochemical Interactions Betuween Plants and Insects*, vol. 10, edited by J. Wallace and R. Mansell. New York: Plenum.
- Feldpausch, T. R. et al. Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. **Biogeosciences** 9, 3381–3403 (2012).
- Field, C. H.; Mooney, H. A. Photosynthesis--nitrogen relationship in wild plants. In: **On the Economy of Plant Form and Function: Proceedings of the Sixth Maria Moors Cabot Symposium, Evolutionary Constraints on Primary Productivity, Adaptive Patterns of Energy Capture in Plants, Harvard Forest, August 1983**. Cambridge [Cambridgeshire]: Cambridge University Press, c1986., 1986.
- Floyd ML, Clifford M, Cobb NS, Hanna D, Delph R, Ford P, Turner D (2009) Relationship of stand characteristics to drought-induced mortality in three southwestern piñon–juniper woodlands. **Ecological Applications** 19:1223–1230.
- Fogden, M. P. L. 1972. The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis* 114:307-343. **Functional Ecology**, 14, 97–107.
- Fyllas, NM., Patino, S., Baker, TR., Nardoto, GB., Martinelli, LA., Quesada, CA. et al. 2009. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. **Biogeosciences**, 6, 2677–2708.
- Gedney, N., & Valdes, P. J. (2000). The effect of Amazonian deforestation on the northern hemisphere circulation and climate. **Geophysical Research Letters**, 27(19), 3053-3056.

- Gonçalves, N.B., Lopes, A.P., Dalagnol, R., Wu, J., Pinho, D.M., Nelson, B.W., 2020. Both near-surface and satellite remote sensing confirm drought legacy effect on tropical forest leaf phenology after 2015/2016 ENSO drought. **Remote Sens. Environ.** 237, 111489.
- Grime, J. P., S. F. MacPherson-Stewart, and R. S. Dearnan 1968. An Investigation of Leaf Palatability using the Snail *Cepaea nemoralis*. **Journal of Ecology**, 56:405—420.
- Hollinger, D. Y. et al. Carbon dioxide exchange between an undisturbed old-growth temperate forest and the atmosphere. **Ecology**, v. 75, n. 1, p. 134-150, 1994.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B., ... & De Lao, S. L. (1999). Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. **Science**, 283(5401), 554-557.
- Huntingford, Chris et al. Towards quantifying uncertainty in predictions of Amazon 'dieback'. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1498, p. 1857-1864, 2008.
- Intergovernmental Panel on Climate Change Climate change 2007: the physical science basis. **Contribution of working group I to the fourth assessment report of the IPCC**. In Cambridge University Press 2007 Cambridge, UK:Cambridge University Press.
- Intergovernmental Panel on Climate Change Climate change 2013: **Working group i report "The Physical Science Basis"**.
- Johnson, D. J., Condit, R., Hubbell, S. P., & Comita, L. S. (2018). Abiotic niche partitioning and negative density dependence drive tree seedling survival in a tropical forest. **Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences**, 284(1869), 20172210.
- Johnson, M. T., Bertrand, J. A., & Turcotte, M. M. (2016). Precision and accuracy in quantifying herbivory. **Ecological Entomology**, 41(1), 112-121.
- Jordan, C. F. (1985). **Nutrient cycling in tropical forest ecosystems**. New York, NY: Wiley, pp. 73–87.
- Kozlowski, T. T. (1991). **Effects of environmental stresses on deciduous trees. In Response of plants to multiple stresses** (pp. 391-411). Academic Press San Diego, CA.
- Kursar, T. A. et al. Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. **Functional Ecology** 23, 93–102 (2009).
- Lambers H, Chapin FS, Pons TL. 2008. **Plant physiological ecology**, 2nd edn. New York: Springer Verlag.
- Laurance, WF., PM. Fearnside, SG. Laurance, A. Dela- monica, T. E. Lovejoy, J. M. Rankin-de Merona, J. Q. Chambers, and C. Gascon. 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. **Forest Ecology and Management** 118:127–138.
- Laurance, William F. et al. An Amazonian rainforest and its fragments as a laboratory of global change. **Biological Reviews**, v. 93, n. 1, p. 223-247, 2018.
- Lawrence, D. 2003. The response of tropical tree seedlings to nutrient supply: meta analysis for understanding a changing tropical landscape. **Journal of Tropical Ecology** 19:239–250.
- Lebauer, David S.; Treseder, Kathleen K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. **Ecology**, v. 89, n. 2, p. 371-379, 2008.
- LI-COR, I. LAI-2200 **Plant Canopy Analyzer Instruction Manual**. LI-COR, Inc., Lincoln, NE. 2012.

- Lloret F, Peñuelas J, Estiarte M (2004) Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community. **Global Change Biology** 10:248–258.
- Lloret F, Peñuelas J, Prieto P, Llorens L, Estiarte M (2009) Plant community changes induced by experimental climate change: seedling and adult species composition. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** 11:53–63.
- Lovejoy, T.E. & R.O. Bierregaard. 1990. Central Amazonian Forest and the minimal critical size of ecosystems project. In: **Four Neotropical Rainforest**, pp 60-71, A.H. Gentry (ed). Yale University Press, New Haven.
- Marquis, R. J. (1984). Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. **Science**, 226(4674), 537-539.
- Marquis, R. J. (1992). A bite is a bite is a bite? Constraints on response to folivory in *Piper arieianum* (Piperaceae). **Ecology**, 73(1), 143-152.
- Marschner, H. (1986) **Mineral Nutrition in Higher Plants**. Academic Press, London.
- Marschner, H. (1995) **Mineral nutrition of higher plants 2nd edition**. Academic, Great Britain, 1995.
- Mattson WJ, Scriber JM. 1987. Nutritional ecology of insect folivores of woody plants: nitrogen, water, fiber, and mineral considerations. In: Slansky F Jr., Rodriguez JG, Eds. **Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates**. New York: Wiley. p 105–46.
- Mattson WJ. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. **Annual Review Ecology, Evolution and Systematics** 11:119–61.
- McDowell, N. et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **New Phytologist** 178, 719–739 (2008).
- McNeill, S., and T. R. E. Southwood. 1978. **The role of nitrogen in the development of insect/plant relationships**. Pages 77–98 in J. S. Harborne, ed. Aspects of plant and animal coevolution. Academic Press, London.
- Milton, K. 1979. Factors Influencing Leaf Choice by Howler Monkeys: A Test of Some Hypotheses of Food Selection by Generalist Herbivores. **American Naturalist**, 114:362-378.
- Ministério da Ciência, Tecnologia, Inovações e Comunicações. 2014. **Estimativas anuais de emissões de gases de efeito estufa – GEE**. 2ª Edição.
- Morgan, James M. Osmoregulation and water stress in higher plants. **Annual review of plant physiology**, v. 35, p. 299-319, 1984.
- Murali, K. S., & Sukumar, R. (1993). Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. **Oecologia**, 94(1), 114-119.
- Nardini, A., Battistuzzo, M. & Savi, T. Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought. **New Phytologist** 200, 322–329 (2013).
- Nepstad, DC.; Stickler, CM.; Soares-Filho, B.; Merry, F. Phil. **Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences** 2008 363 1737-1746; Published 27 May 2008.
- Oelberg, Kermit. Factors Affecting the Nutritive Value of Range Forage. **Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives**, v. 9, n. 5, p. 220-225, 1956.
- Pan YD, Birdsey RA, Fang JY, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG et al. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. **Science** 333: 988–993.
- Pan, Y.; Birdsey, RA.; Phillips, OL.; Jackson, RB. 2013. The structure, distribution, and Biomass of the World's Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**. 2013. 44:593–622.

- Phillips, OL.; Martínez, RV.; Vargas, PN.; Monteagudos, AL.; Zans, MEC.; Sánchez, WG.; Cruz, AP.; Timaná, M.; Yli-Halla, M.; Rose, S. 2003. Efficient plot-based floristic assessment of tropical forest. **Journal of Tropical Ecology**. v. 19. 629-645.
- Plaxton, William; Lambers, Hans (Ed.). **Annual Plant Reviews, Phosphorus Metabolism in Plants**. John Wiley & Sons, 2015.
- Poorter, Lourens. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional ecology**, p. 396-410, 1999.
- Powell, James A.; Bentz, Barbara J. Connecting phenological predictions with population growth rates for mountain pine beetle, an outbreak insect. **Landscape Ecology**, v. 24, n. 5, p. 657-672, 2009.
- Price, D. T., and T. A. Black. 1990. Effects of short-term variation in weather on diurnal canopy CO₂ flux and evapotranspiration of a juvenile Douglas-fir stand. **Agricultural and Forest Meteorology** 50:139-158.
- Quesada, CA. Lloyd, J. Anderson, LO. Fyllas, NM. Schwarz, M. Czimczik, C. I. 2011. Soils of Amazonia with particular reference to the RAINFOR sites. **Biogeosciences**. v.8. 1415-1440.
- Quesada, CA. Loyd, J. 2016. **Soil-vegetation interactions in Amazonia. Interactions between biosphere, atmosphere and human land use in the Amazon basin**. Springer, Heidelberg.
- Quesada, CA., Lloyd, J., Schwarz, M., Patiño, S., Baker, T. R., Czimczik, C., Paiva, R.. 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. **Biogeosciences**, 7, 1515–1541.
- Quesada, CA., Phillips, OL., Schwarz, M. et al. 2012. Basinwide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, 9, 2203–2246.
- R Development Core, team. A Language and Environment for Statistical Computing. **R Found Stat Comput Vienna, Austria**, v. 2, 2018.
- Raaimakers, D. et al. Photosynthetic rates in relation to leaf phosphorus content in pioneer versus climax tropical rainforest trees. **Oecologia**, v. 102, n. 1, p. 120-125, 1995.
- RADAMBRASIL. 1978. **Levantamento de recursos naturais**. FolhaSA20Manaus.Vol118. Ministério de Minas e Energia. Departamento Nacional de Produção Mineral. Rio de Janeiro, Brasil.
- Raffa, Kenneth F. et al. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. **Bioscience**, v. 58, n. 6, p. 501-517, 2008.
- Ranzani, G. 1980. Identificação e caracterização de alguns solos da Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA. **Acta Amazonica**, 10(1):7-41.
- Régnière, Jacques; Bentz, Barbara. Modeling cold tolerance in the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae*. **Journal of insect physiology**, v. 53, n. 6, p. 559-572, 2007.
- Reich, Peter B.; Walters, Michael B.; Ellsworth, David S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 94, n. 25, p. 13730-13734, 1997.
- Reichle, D. E., R. A. Goldstein, R. 1. Van Hook, Jr., and G. J. Dodson. 1973. Analysis of Insect Consumption in a Forest Canopy. **Ecology**, 54:1076-1084.
- Rhoades PF, Cates RG (1976) Towards a general theory of plant antiherbivore chemistry. In: Wallace J, Mansel RL (ed) Biochemical interactions between plants and insects (recent advances in phytochemistry 10). **Plenum Press**, New York, pp 168-213.

- Richards, P. W. (Ed.). (1996). **The tropical rain forest: An ecological study** (Vol. 84, pp. 791–792, 2nd ed.). London, UK: British Ecological Society.
- Richards, P.W. (1996). **The tropical rain forest**. Second edition. Cambridge Univ. Press.
- Rockwood, L. L., and K. E. G lander 1979. Howling Monkeys and Leaf-cutting Ants: Comparative Foraging in a Tropical Deciduous Forest. **Biotropica**, 11:1-10.
- Santiago, Louis S.; WRIGHT, S. Joseph. Leaf Functional Traits of Tropical Forest Plants in Telation to Growth Form. **Functional Ecology**, p. 19-27, 2007.
- Santiago, LS. 2015. Nutrient limitation of eco-physiological processes in tropical trees. **Trees**, 29:1292-1300.
- Santiago, LS., Wright, SJ, Harms, KE, Yavitt, JB, Korine, M. N. Garcia, and B. L. Turner. 2012. Tropical tree seedling growth responses to nitrogen, phosphorus and potassium addition. **Journal of Ecology** 100:309–316.
- Saugier, B. et al. (2001). Estimations of global terrestrial productivity: converging towards a single number? In: Roy, J., Saugier, B. Terrestrial global productivity, **Academic Press, London**, 543-557.
- Sayer, E. J., Tanner, E. V. J., & Cheesman, A. W. (2006). Increased litterfall changes fine root distribution in a moist tropical forest. **Plant and Soil**, 281, 5–13.
- Sayer, P., Galloway, G., Penning-Rowell, E., Shen, F., Wen, K., Chen, Y., Le Quesne T. 2012. Flood Risk Management: International case studies. Consultation Draft. **Ecosystems**. 15: 387–400.
- Scriber JM, Slansky F Jr. 1981. The nutritional ecology of immature insects. **Annual Review of Entomology** 26:183–211.
- Sheehy, J. E., and L. C. Chapas. 1976. The measurement and distribution of irradiance in clear and overcast conditions in four temperate forage grass canopies. **Journal of Applied Ecology** 13:831-840.
- Soares-Filho, Britaldo Silveira et al. Modelling conservation in the Amazon basin. **Nature**, v. 440, n. 7083, p. 520-523, 2006.
- Soares-Filho, Britaldo; Rodrigues, Hermann; Follador, Marco. A hybrid analytical-heuristic method for calibrating land-use change models. **Environmental Modelling & Software**, v. 43, p. 80-87, 2013.
- Stamp NE, Casey TM, eds. 1993. **Cater- pillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging**. New York: Chapman & Hall. 587 pp.
- Steege, H.; Pitman, NCA.; Sebatier, D.; Baraloto, C.; Salomão, RP.; et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. **Science**. Vol. 342. (6156):1243092.
- Strong, D. R., J. H. Lawton, and T. R. E. Southwood. 1984. Insects on plants. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Sullivan, BW., Alvarez-Clare, S., Castle, S. C., Porder, S., Reed, S. C., Schreeg, L., et al. 2014. Assessing nutrient limitation in complex forested ecosystems: alternatives to large-scale fertilization experiments. **Ecology** 95, 668–681.
- Swaine, M. D. 1996. The ecology of tropical forest seedlings. **The Parthenon Publishing Group, Carnforth**. 372 pp.
- Swinfield, T., Lewis, O. T., Bagchi, R., & Freckleton, R. P. (2012). Consequences of changing rainfall for fungal pathogen-induced mortality in tropical tree seedlings. **Ecology and evolution**, 2(7), 1408-1413.

- Taiz, L.; Zeiger, E. **Fisiologia vegetal**. 4.ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 819p.
- Tanton, M. T. 1962. The effect of leaf “Thoughness” on the Feeding of the Larvae of the Mustard Beetle *Phaedon cochleariae*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, 5:74-78.
- Throop, H. L., & Lerdau, M. T. (2004). Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: implications for community and ecosystem processes. **Ecosystems**, 7(2), 109-133.
- TURNER, Monica G. et al. **Landscape ecology in theory and practice**. Springer New York, 2001.
- Turner, I. M. 1990. The seedling survivorship and growth of three *Shorea* species in a Malaysian tropical rain-forest. **Journal of Tropical Ecology** 6:469–478.
- van Schaik, C. P., Terborgh, J. W., & Wright, S. J. (1993). The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of ecology and Systematics**, 24(1), 353-377.
- Verhaggen, A. M. W., J. H. Wilson, and E. J. Britten. 1963. Plant production in relation to foliage illumination. **Annals of Botany** 27:627-640.
- Vitousek PM (2004) **Nutrient cycling and limitation**. Princeton University Press, Princeton.
- Vitousek, P. M., Porder, S., Houlton, B. Z., & Chadwick, O. A. (2010). Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. **Ecological applications**, 20(1), 5-15.
- Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. **Ecology**, 65, 285–298.
- Waring, R. H., & Pitman, G. B. (1985). Modifying lodgepole pine stands to change susceptibility to mountain pine beetle attack. **Ecology**, 66(3), 889-897.
- Warton, David I. et al. smatr 3-an R package for estimation and inference about allometric lines. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 2, p. 257-259, 2012.
- Weed, Aaron S.; Ayres, Matthew P.; Hicke, Jeffrey A. Consequences of climate change for biotic disturbances in North American forests. **Ecological Monographs**, v. 83, n. 4, p. 441-470, 2013.
- Werner, FA. Homeier, J. 2015. Is tropical montane forest heterogeneity promoted by a resource-driven feedback cycle? Evidence from nutrient relations, herbivory and litter decomposition along a topographical gradient. **Functional ecology**. v.29, 430-440.
- Werth, D., & Avissar, R. (2002). The local and global effects of Amazon deforestation. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 107(D20), LBA-55.
- White TCR. 1993. **The inadequate environment: nitrogen and the abundance of animals**. New York: Springer-Verlag, pp 425.
- Whitmore, T. C. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. **Man and the Biosphere Series**, v. 17, p. 3-40, 1996.
- Whitmore, T.C. (1998). **An introduction to tropical rain forests**. Second edition. Oxford University Press, Oxford.
- Wolda, H. (1978). Fluctuations in abundance of tropical insects. **The American Naturalist**, 112(988), 1017-1045.

Wright, Ian J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 2004.

Wright, Ian J.; Westoby, Mark. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. **Journal of Ecology**, v. 87, n. 1, p. 85-97, 1999.

Wu, J., Albert, L. P., Lopes, A. P., Restrepo-Coupe, N., Hayek, M., Wiedemann, K. T. Saleska, S. R. (2016). Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. **Science**, 351(6276), 972–976.

Zelazowski, P., Malhi, Y., Huntingford, C., Sitch, S., & Fisher, J. B. (2011). Changes in the potential distribution of humid tropical forests on a warmer planet. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences**, 369(1934), 137-160.

Zhao, M. & Running, S. W. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. **Science** 329, 940–943 (2010).

8. MATERIAL SUPLEMENTAR

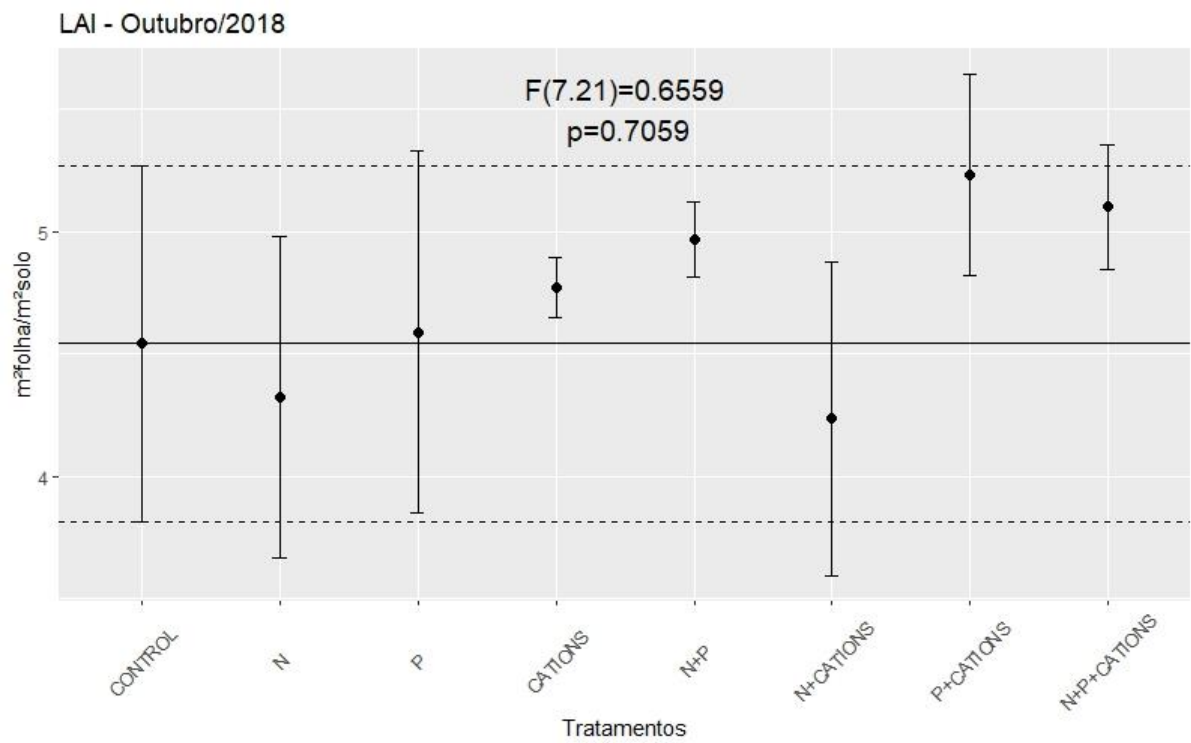


Figura S.1. Médias de LAI ($m^2\text{folha}/m^2\text{solo}$) por tratamento de adição de nutriente e respectivos desvios.