

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

**Efeitos da limitação de nutrientes sobre parâmetros de produtividade de
uma floresta madura na Amazônia Central.**

Lara Siebert Silva

Manaus, Amazonas

Setembro/2020

Lara Siebert Silva

**Efeitos da limitação de nutrientes sobre parâmetros de produtividade de
uma floresta madura na Amazônia Central.**

Orientador: Dr. Carlos Alberto Nobre Quesada

Coorientadora: Dr. Kelly M. Andersen

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

Manaus, Amazonas

Setembro/2020

S586e Silva, Lara Siebert
Efeitos da limitação de nutrientes sobre
parâmetros de produtividade de uma floresta madura
na Amazônia Central / Lara Siebert Silva; orientador
Carlos Alberto Nobre Quesada; coorientador Kelly
Andersen. -- Manaus:[s.l], 2020.
45 f.

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

1. Fertilização. 2. Crescimento. 3. Fotossíntese.
4. Herbivoria. 5. Produtividade. I. Quesada, Carlos
Alberto Nobre , orient. II. Andersen, Kelly,
coorient. III. Título.

CDD: 333.75

Sinopse:

O foco do trabalho é compreender os efeitos da limitação nutricional sobre parâmetros de produtividade, sendo concentração nutricional foliar, fotossíntese, produtividade de madeira e serapilheira e suas relações com a herbivoria, numa floresta madura na Amazônia Central. Nossos dados sugerem limitação por fósforo nos processos aquisitivos, colocando esse nutriente como provável mediador de produtividade para região.

Palavras-chave: Fertilização, crescimento, fotossíntese, herbivoria, produtividade.

Sumário

1. INTRODUÇÃO	8
2. OBJETIVOS	11
2.1 Objetivo geral	11
2.2 Objetivos específicos	11
3. MATERIAL E MÉTODOS	12
3.1 Caracterização da área de estudo	12
3.2 Delineamento experimental	13
3.3 Características foliares	14
3.3.1 Assimilação de carbono à luz saturante (<i>Asat</i>)	14
3.3.2 Análise química das folhas	15
3.4 Produtividade	15
3.4.1 Madeira	15
3.4.2 Serapilheira	16
3.5 Herbivoria	16
3.6 Análise dos dados	17
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	19
4.1 Características Foliares	19
4.1.1 Concentração dos nutrientes	19
4.1.2 Fotossíntese	24
4.2 Produtividade	26
4.2.1 Madeira	26
4.2.2 Serapilheira	28
4.3 Herbivoria	31
4.4 Relações	33
5. CONCLUSÃO	37
REFERÊNCIAS	38

Sumário de figuras e tabelas

Figura 1. Mapa da área de pesquisa do PDBFF (Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais). A área amarela indica a localização do projeto AFEX, denominado reserva florestal “Km 41”. Fonte: E.M. e Fernandes T.L.N.....	9
Figura 2. Mapa de localização dos blocos e parcelas fertilizadas do projeto AFEX	10
Figura 3. Exemplo de folhas utilizadas para calcular a perda de área foliar por meio do programa ImageJ: a) área original da folha digitalizada (com herbivoria); b) estimativa da área perdida, projetada em vermelho; c) estimativa da área total, sem herbivoria. Fonte: K. Andersen e Moraes, A.C.M.....	14
Figura 4. (a) Variação do fósforo foliar em todos os tratamentos. A linha tracejada representa o teor médio de P da folha nas parcelas de controle. (b) Concentração de fósforo nas folhas (g.kg^{-1}) considerando tratamentos fatoriais de P. $p < 0,05$	17
Figura 5. A Figura (a) mostra os valores do nitrogênio foliar em todos os tratamentos. A linha tracejada representa o teor médio de N da folha nas parcelas de controle. Figura (b) é a concentração de nitrogênio nas folhas (g.kg^{-1}) com e sem tratamentos fatoriais de N. $p < 0,05$	18
Figura 6. A Figura (a) mostra os valores (g.kg^{-1}) do potássio foliar, (a/b) cálcio foliar e (c/d) magnésio foliar (e/f), para todos os tratamentos e seus fatoriais. A linha tracejada representa o teor médio de desses nutrientes nas parcelas de controle. $p < 0,05$	19
Figura 7. A Figura (a) mostra os valores (mg kg^{-1}) do ferro foliar, (b) zinco foliar e (c) manganês foliar, para todos os tratamentos. A linha tracejada representa o teor médio de desses nutrientes nas parcelas de controle. $p < 0,05$	21
Figura 8. A Figura mostra os valores ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{s}^{-1}$) de assimilação líquida de carbono a luz saturante (Asat) para os diferentes tratamentos de fertilização e controle. A linha tracejada representa o valor médio de fotossíntese nas parcelas de controle. $p < 0,05$	22
Figura 9. A Figura mostra os valores ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$) de assimilação líquida de carbono a luz saturante (Asat) em relação ao fatorial (presença ou ausência) dos nutrientes, nitrogênio (a), fósforo (b) e cátions (c). $p < 0,05$	22
Figura 10. Produtividade de madeira em biomassa ($\text{Mg.ha}^{-1}\text{ano}^{-1}$) por tratamento. A linha tracejada representa o valor médio de produtividade nas parcelas de controle. $p < 0,05$	23
Figura 11. A Figura mostra os valores produtividade de madeira, em biomassa (em $\text{Mg.ha}^{-1}\text{ano}^{-1}$), em relação ao fatorial (presença ou ausência) dos nutrientes, nitrogênio (a), fósforo (b) e cátions (c). $p < 0,05$	24

Figura 12. Produtividade média de folhas (Mg.ha-1.ano-1) por tratamento ao longo de dois anos (2017-2019). A linha tracejada representa o valor médio de produtividade de folhas nas parcelas de controle. $p < 0,05$26

Figura 13. Produtividade de serrapilheira, em Mg.ha-1.ano-1, em relação ao fatorial (presença ou ausência) dos nutrientes, nitrogênio (a), fósforo (b) e cátions (c). $p < 0,05$27

Figura 14. A Figura apresenta a perda de área foliar por herbivoria (%) no controle e nos demais tratamentos. A linha tracejada representa o valor médio de herbivoria nas parcelas de controle. $p < 0,05$28

Figura 15. A Figura mostra os valores de perda de área foliar em porcentagem (%) em relação ao fatorial (presença ou ausência) dos nutrientes, nitrogênio (a), fósforo (b) e cátions (c). $p < 0,05$29

Figura 16. Regressões entre Asat ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$) e Pfoliar (g.kg) (a) e Nfoliar (%) (b). Linhas sólidas representam relações com $p < 0,05$ e linhas pontilhadas $p > 0,05$30

Figura 17. Regressões entre produtividade de madeira e serrapilheira, expressas em biomassa (Mg.ha-1.ano-1), e Asat ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$), considerando a presença (+; Azul) e ausência (-; Vermelho), dos nutrientes fósforo (P), nitrogênio (N) e cátions (Ca). R^2 coeficiente de determinação. Linhas sólidas representam regressões com $p < 0,05$, linhas pontilhadas $p > 0,05$32

Figura 18. Fluxograma representativo dos caminhos e estratégias de alocação de carbono, considerando os resultados das análises de concentração nutricional foliar, herbivoria, fotossíntese e produtividades.....33

Tabela 1. Concentração de macronutrientes, Fósforo (P), Nitrogênio (N), Potássio (K), Cálcio (Ca) e Magnésio (Mg), em (g kg-1) no controle, maior (max.) e menor (mín.) média por tratamento e valor médio por tratamento fatorial de presença (+) e ausência (-).....16

Tabela 2. Concentração de micronutrientes, Ferro (Fe), Zinco (Zn) e Manganês (Mn) em (mg kg-1) no controle, maior (max.) e menor (mín.) média por tratamento.....20

Tabela 3. Produtividade de madeira e serrapilheira, em Mg.ha-1.ano-1, para os tratamentos fatoriais, de presença (+) e ausência (-), de N, P e Cátions.....26

Para minha família, minha amorosa mãe Vani,

Meu irmão Lauro

*E ao meu querido Pai, de onde estiver agradeço sempre pelo amor, apoio e
encorajamento.*

Agradecimentos

Agradeço à Deus primeiramente, pela benção de estar viva e com saúde para seguir meu caminho.

Aos meus pais que sempre me apoiaram incondicionalmente e acreditaram na minha capacidade de conquistar e vencer tudo aquilo que me propus. A meu pai, que sempre me encorajou e me fortaleceu, que nas mínimas conquistas demonstrou tanto orgulho.

A minha mãe que com toda sua doçura sempre trouxe paz e tranquilidade ao meu coração, me ensinando sempre entregar para o universo o melhor de mim.

Ao meu parceiro, Felipe, que nunca mediu esforços para tornar cada dia, dessa doida experiência, incrível. Agradeço por sempre trazer felicidade as pequenas coisas, com suas piadas horríveis, por seu infinito amor e paciência.

Aos meus orientadores (Beto e Kelly) e colaboradores diretos (Sabrina, Anna e Raffaello) por dedicarem seu tempo, compartilharem suas experiências e seus conhecimentos. Por tornarem o sonho possível, por acreditarem em mim e por fazer do mestrado algo muito mais leve, prazeroso e feliz.

A todos os meus colegas de trabalho (Laboratório de ciclos biogeoquímicos e LTSP) que sempre me estenderam a mão, tanto para me ajudar no desenvolvimento dessa pesquisa como melhorar cada experiência minha num território tão diferente do meu habitual e tão longe de casa. Vocês aquecem o meu coração.

Aos grandes heróis, meus parceiros de campo (Anna, Raffa, Sara, Fer, Joãozinho, Zelão, que estiveram comigo nos momentos de maior cansaço, luta e provação. Vocês me inspiram.

A banca, Tomas, Flávia e João Victor por colaborarem e engrandecerem essa pesquisa.

A turma CFT/2018, ao PDBFF, A FAPEAM pela concessão da bolsa de estudos e ao programa de pós graduação em Ciências de Florestas Tropicais do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e todo seu corpo docente e técnico.

RESUMO

Título: Efeitos da limitação de nutrientes sobre parâmetros de produtividade de uma floresta madura na Amazônia Central.

O status nutricional do solo influencia as interações entre os diferentes compartimentos florestais, seus estoques e produtividade. A adição de nutrientes em solos antigos tende a aumentar as concentrações de nutrientes foliares e a assimilação de carbono pela vegetação. Em contrapartida, maiores concentrações de nutrientes nas folhas podem aumentar a herbivoria, resultando em perda foliar e diminuição da assimilação de carbono pela fotossíntese. Sendo assim, este trabalho visa compreender o papel da limitação nutricional sobre a fotossíntese e produtividade acima do solo, considerando os efeitos da herbivoria. Este estudo foi realizado na área do experimento de fertilização em larga escala da Amazônia (AFEX). Oito tratamentos foram distribuídos em quatro blocos (32 parcelas), com adição de nitrogênio (N), fósforo (P) e cátions (K, Ca, Mg). Nessas parcelas foram medidas a fotossíntese de árvores de dossel, a concentração de nutrientes foliares, a herbivoria foliar, a produção de serapilheira e produtividade da madeira, entre os anos 2017 e 2019. Houve um aumento na concentração de Ca, Mg e P nas folhas, após a adição desses nutrientes. Nas áreas onde houve adição de P as folhas apresentaram maior concentração de P e as taxas fotossintéticas foram maiores, assim como a produção de serapilheira. Não foram observadas diferenças significativas na produção de madeira e herbivoria nas áreas fertilizadas. Esses resultados sugerem que alguns nutrientes, principalmente o P, limitam a produtividade deste ecossistema.

Palavras-chave: Fertilização, crescimento, fotossíntese, herbivoria, produtividade.

1. INTRODUÇÃO

A crescente preocupação frente às mudanças climáticas globais, em consequência do aumento da concentração de CO₂ na atmosfera, instiga a compreensão sobre a influência deste cenário no desenvolvimento da maior floresta tropical do mundo, a Amazônia (Richey e Victoria, 2013). Uma das grandes questões é sobre como a concentração crescente de CO₂ vai afetar os processos biológicos e, consequentemente, a progressão das mudanças climáticas (Arora et al., 2013; Friedlingstein et al., 2014). Nos últimos anos, estudos experimentais (e.g. Norby et al., 2010) e de modelagem (Fleischer et al., 2019) começaram a investigar como a disponibilidade nutricional pode afetar a resposta das florestas ao aumento de CO₂, demonstrando que a limitação por nutrientes pode, de fato, diminuir o efeito da fertilização de CO₂ sobre as florestas.

Em solos mais antigos a disponibilidade nutricional é menor, devido à longa exposição à fatores intempéricos por milhões de anos, ocasionando uma perda gradativa dos nutrientes. A perda de nutrientes derivados de rochas como o fósforo (P), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e potássio (K), resulta em solos mais ácidos e menos férteis (Quesada et al., 2010; 2011). A bacia Amazônica apresenta um gradiente de idade geológica e fertilidade, sendo os solos mais jovens e férteis no oeste, próximo aos Andes, e predominância de solos antigos e menos férteis nas zonas central e leste da Amazônia (Quesada et al., 2010; Quesada e Lloyd, 2016). De acordo com Quesada et al. (2012) cerca de 60% dos solos da bacia Amazônica têm baixas concentrações de P e cátions.

O P é proveniente, quase que exclusivamente, do intemperismo das rochas e, devido a pequenas, porém contínuas perdas ao longo dos milhares de anos, sua concentração diminui, tornando-se escasso em solos muito antigos (Walker e Syers, 1976). Além disso, o P que permanece nos solos tem forte afinidade por óxidos de ferro e alumínio os quais adsorvem o P e o tornam indisponível para as plantas (Lambers et al., 2008). Em florestas tropicais maduras o nitrogênio é encontrado em grandes quantidades, em comparação aos outros nutrientes, o que sugere que as florestas tropicais não são limitadas por nitrogênio (Quesada e Lloyd, 2016; Lambers et al., 2008). Sua entrada no solo ocorre através da atmosfera e fixação biológica (Epstein e Bloom, 2006) o que gera um acúmulo do mesmo ao longo do tempo. Além disso as

altas temperaturas e taxas de precipitação, impulsionam a atividade de microrganismos e mantém constante a decomposição de tecido vegetal, rico neste nutriente (Luizão et al., 2009).

Existe uma relação entre a fertilidade do solo e concentração dos nutrientes nas folhas. Por meio de experimentos de fertilização se torna mais fácil a visualização das interações entre disponibilidade de nutrientes e vegetação, que geralmente envolve um aumento da concentração de nutrientes nos tecidos vegetais após a adição dos mesmos no solo (Sayer et al., 2012). Os níveis destes nutrientes nos tecidos vegetais, principalmente nas folhas, influencia diversos parâmetros fisiológicos, como a capacidade fotossintética das plantas.

Existe uma forte relação entre a fotossíntese e a concentração de nutrientes foliares, principalmente N e P (Reich e Schoettle, 1988; Niinemets, 1999; Kull, 2002; Meir et al., 2002, 2007; Kattge et al., 2009; Domingues et al., 2010, Pasquini e Santiago, 2011). O N é nutriente essencial para fotossíntese, pois é o componente principal da Rubisco, enzima-chave na fixação de carbono (Kitajima et al., 1997; Fyllas et al., 2009). Bem como o P é essencial para o desenvolvimento vegetal e está relacionado à síntese de proteínas, ao balanço energético, ao potencial fotossintético das plantas, dentre outros processos, como o metabolismo de carboidratos, fixação de nitrogênio, floração e frutificação (Raaimakers et al., 1995; Brady e Weil, 2008; Plaxton e Lambers, 2015; Xiang et al., 2012).

Experimentos de fertilização do solo em larga escala em florestas tropicais mostram, em geral, um aumento em alguns parâmetros de produtividade das plantas, principalmente a produção de serapilheira e conteúdo de nutrientes das folhas, no entanto, não existe consenso de que os nutrientes estejam estimulando o crescimento do tronco das árvores e por consequência, aumentando a produtividade lenhosa (Mirmanto et al., 1999; Wright et al., 2011, 2018; Alvarez-Clare et al., 2013). Por outro lado, estudos sugerem que uma maior disponibilidade de nutrientes no solo é capaz de estimular a herbivoria, processo este que pode influenciar na produtividade florestal (Campo e Dirzo, 2003; Andersen et al., 2010; Harpole et al., 2011; Santiago et al., 2012; Wright et al., 2018).

Com potencial para influenciar a distribuição das plantas, sua bundância e evolução, a herbivoria pode gerar impactos na composição da comunidade vegetal, na

produtividade primária e nas interações biosfera-atmosfera (Metcalf et al., 2014). Os insetos são considerados os principais herbívoros e respondem por cerca de 75% da herbivoria (Metcalf et al., 2014) e, ao remover o tecido vegetal, efeito direto da herbivoria, podem reduzir substancialmente a fotossíntese e alterar padrões de alocação de carbono, bem como estimular a produção de compostos de defesa (Herms & Mattson, 1992; Kerchev et al., 2012; Zangerl, 2003). As quantidades de nutrientes foliares têm relação direta com a taxas de herbivoria e quanto maiores as concentrações de N e P nos tecidos foliares, maior é a susceptibilidade dessas folhas para os insetos (Werner e Homeier, 2015). No caso do N, por exemplo, existe uma forte relação positiva entre a concentração de N foliar e o ciclo de vida dos insetos na planta (crescimento, sobrevivência e níveis populacionais, além de proporcionar um aumento da palatabilidade das folhas (Mattson e Scriber, 1987, Clancy e King, 1993; Throop e Lerdau, 2004; Andersen et al., 2010).

Embora exista incertezas em relação ao aumento da herbivoria com adição de nutrientes afetando diretamente as taxas de crescimento das árvores ou até mesmo o nível de produtividade do ecossistema (Metcalf et al. 2014), alguns estudos sugerem a existência de um trade-off entre a herbivoria e produtividade após a adição de nutrientes no solo, sugerindo que a herbivoria esteja ocultando possíveis respostas de crescimento em florestas tropicais (Andersen et al., 2010; Santiago et al., 2012; Wright et al., 2018). Isto porque o aumento das concentrações de nutrientes foliares, a partir da fertilização, tem potencial para favorecer tanto os processos aquisitivos, como a fotossíntese, quanto as perdas, como a herbivoria. Porém, desconhecemos estudos comparando o efeito da adição dos nutrientes na herbivoria ou a existência de um trade-off entre herbivoria e produtividade em florestas tropicais.

Quantificar os efeitos da disponibilidade nutricional sobre a dinâmica do carbono é essencial para a compreensão dos processos ecossistêmicos para sua representação em modelos ecossistêmicos (Hofhansl et al., 2016). Neste contexto, o presente estudo busca investigar os efeitos da limitação nutricional sobre a fotossíntese, produtividade, de madeira e serapilheira, e suas relações com a herbivoria em uma floresta madura de terra firme na Amazônia Central, utilizando o primeiro experimento de fertilização de grande escala da Amazônia (AFEX - Amazon Fertilization Experiment / Experimento de Fertilização da Amazônia).

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Investigar os efeitos da limitação nutricional sobre a fotossíntese, produtividade, de madeira e serapilheira e suas relações com a herbivoria uma floresta madura de terra firme na Amazônia Central.

2.2 Objetivos específicos

1. Avaliar a resposta da concentração de nutrientes foliares em função da adição dos nutrientes e suas relações com as taxas fotossintéticas foliares;
2. Avaliar os efeitos da fertilização sobre a produtividade de madeira e serapilheira;
3. Avaliar o efeito da fertilização sobre a herbivoria foliar.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Caracterização da área de estudo

O estudo foi realizado na área do projeto AFEX (Amazon Fertilization Experiment/Experimento de Fertilização da Amazônia), localizada na Reserva Florestal do Km 41, pertencente ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), a cerca de 80 km de Manaus (Amazonas – Brasil), no km 41 da via vicinal ZF-3 da rodovia BR-174 (02°24'S, 59°52'W) (Figura 1). De acordo com RADAMBRASIL (1978) o clima da reserva é quente e úmido com temperatura média anual de 26,7°C. A precipitação média anual é de 2200 mm, com pico de chuvas entre os meses de março e abril e diminuição marcada entre julho e setembro (Lovejoy e Bierregaard, 1990).

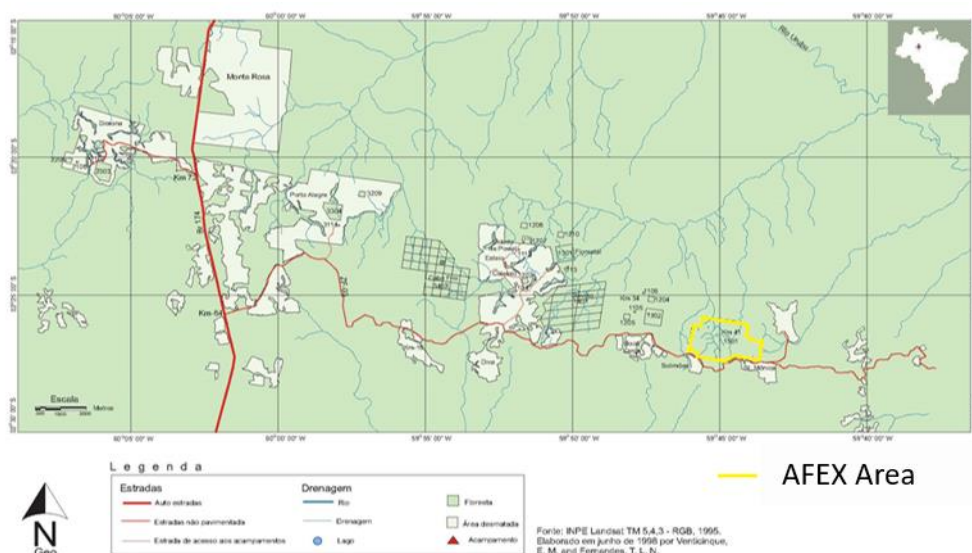


Figura 1. Mapa da área de pesquisa do PDBFF (Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais). A área amarela indica a localização do projeto AFEX, denominado reserva florestal "Km 41". Fonte: E.M. e Fernandes T.L.N.

O PDBFF apresenta grandes extensões de floresta contínua na qual o projeto AFEX foi instalado. A vegetação da área de estudo é classificada como floresta ombrófila densa "não-inundada" de terra firme (Laurance et al. 2018). A altura média do dossel varia de 30 a 37 metros com árvores emergentes ocasionais que podem atingir 55 metros (Oliveira e Mori, 1999). Os solos da região são classificados como Ferralsol e Acrisol pelo sistema FAO, apresentando elevado grau de intemperismo, elevada acidez e baixa fertilidade em nutrientes. Os solos onde as parcelas do AFEX estão instaladas foram classificados pela World Reference Base (WRB) como *geric ferrasols* (Chauvel,

1982; Quesada et al., 2010, 2011). Todas as parcelas do projeto AFEX são localizados em platôs.

De acordo com Ducke et al., (2016) a densidade de indivíduos é de 579 ± 42 indivíduos/ha (DAP>10 cm) dos quais, as famílias mais abundantes são: Lecythidaceae (49 espécies), Fabaceae (112 espécies), Sapotaceae (70 espécies), Burseraceae (43 espécies) e Euphorbiaceae (15 espécies). Avaliando indivíduos com diâmetro maiores que 10 cm na altura de 1,3 m da base (DAP), o autor obteve, área basal de 26.3 ± 3.1 (m² ha⁻¹) e densidade média da madeira de 0.67 ± 0.14 (g.cm⁻³).

3.2 Delineamento experimental

O projeto AFEX foi instalado em 2017, e consiste em oito tratamentos de fertilização, incluindo o controle, com quatro repetições por tratamento, totalizando 32 parcelas, divididas em quatro blocos independentes, distantes em pelo menos 250 metros entre si. Os tratamentos consistem na aplicação fatorial de: N (125 kg N ha⁻¹ano⁻¹) na forma de ureia; P (50 kg P ha⁻¹ano⁻¹) na forma de superfosfato triplo; Cátions: K (50 kg K ha⁻¹ano⁻¹) na forma de KCl, Ca e Mg na forma de calcário dolomítico (160 kg calcário ha⁻¹ano⁻¹) (Figura 2).

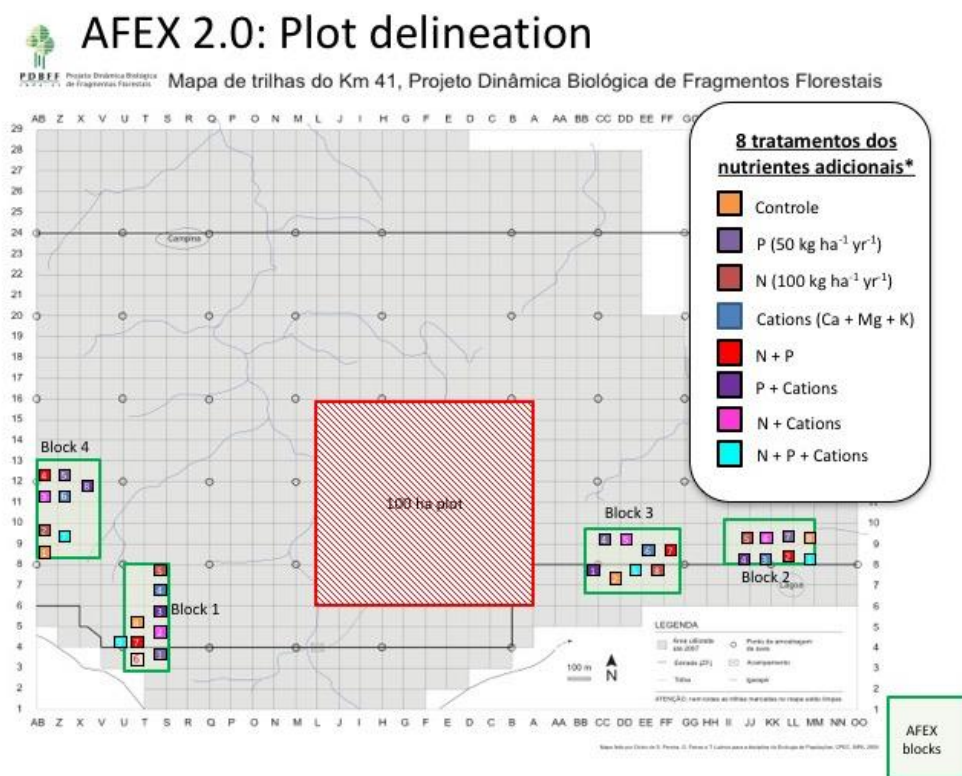


Figura 2. Mapa de localização dos blocos e parcelas fertilizadas do projeto AFEX.

A fertilização é feita anualmente e dividida em três aplicações. Os fertilizantes são espalhados por meio de lanço à mão no decorrer de caminhada sistemática dentro das parcelas.

O tamanho das parcelas é de 50 x 50 metros e todas estão distantes no mínimo 50 metros uma da outra. Todas as parcelas foram instaladas em áreas com solo, vegetação e topografia similares, em um mesmo platô. Nos oito hectares do AFEX há um total de 4862 indivíduos com diâmetro maior que 10 cm na altura de 1,3 m da base, distribuídos entre 66 famílias, 222 gêneros e 740 espécies. O diâmetro médio é de 21,27 ± 0,18 cm, sendo que 63,27% das árvores encontram-se na classe de diâmetro de 10-20 cm e as árvores com diâmetro acima de 40 cm representam apenas 7,80% da comunidade (N. Lopes, AFEX – comunicação pessoal). A área de monitoramento intensivo é de 30 x 30 metros e está localizada no centro das parcelas.

3.3 Características foliares

A assimilação de carbono à luz saturante (*Asat*), a massa por área foliar (LMA) e as análises químicas foram obtidas para 227 árvores, de 21 famílias diferentes, priorizando espécies pertencentes às famílias mais comuns e abundantes entre as parcelas (Burseraceae, Fabaceae, Lecythidaceae, Malvaceae e Sapotaceae), sendo 47 gêneros e 91 espécies. Esses indivíduos correspondem a diferentes grupos ecológicos, sendo classificados em: Pioneiras, Emergentes – climácicas, de crescimento moderado e crescimento lento). O diâmetro na altura do peito (DAP) desses indivíduos variou de 10,5 a 108,6 cm. A média de coleta foi de 28 indivíduos por tratamento, 7 por parcela.

3.3.1. Assimilação de carbono à luz saturante (*Asat*)

As coletas de fotossíntese (assimilação de carbono à luz saturante - *Asat*) foram realizadas no mês de outubro de 2018. Em cada árvore, foi coletado um ramo que estivesse exposto ao sol. Os ramos foram cortados e imediatamente colocados sob água para restauração da condutividade hidráulica. Foram realizados testes para observar se o corte dos ramos causou um declínio da condutância estomática, usando como limite desejável 0,05 mol H₂O m⁻² s⁻¹.

As medidas foram feitas em folhas maduras, totalmente expandidas e sem danos por herbivoria. Os dados foram obtidos por meio de um analisador de gás infravermelho (IRGA – modelo Li-6400, Li-Cor Biogeoscience, Lincoln, NE, USA). O equipamento foi configurado para controlar a temperatura do bloco de 32 ± 2 °C, taxa de fluxo de ar de $500 \mu\text{mol s}^{-1}$, umidade relativa entre 60 e 75%, Radiação fotossinteticamente ativa (PAR) igual à $2000 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e concentração de CO_2 ambiente de 400 ppm.

Para que a fotossíntese, expressa originalmente em $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, fosse transformada para unidade de massa ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$) o valor original foi calculado em função do LMA (massa por área foliar g m^{-2}). Para tal, após as medidas fotossintéticas, todas as folhas foram coletadas e digitalizadas, usando um escâner digital (CanoScan LiDE 120), e as imagens processadas no software ImageJ para obtenção da área foliar. As mesmas folhas foram secas em estufa por 72 horas a 60 °C até obterem peso constante e, a partir desses dados, foram obtidos os valores de biomassa seca (g) e a massa por área foliar (g m^{-2}). Posteriormente as folhas secas foram agrupadas por indivíduos, moídas e armazenadas para análise de concentração de nutrientes.

3.3.2. Análise química das folhas

As análises nutricionais foram realizadas no laboratório temático de solos e plantas do INPA (LTSP). O fósforo, os cátions (cálcio, magnésio e potássio), e os micronutrientes ferros, zinco e manganês, foram analisados pelo protocolo de digestão nitro-perclórica (Malavolta et al., 1989). Cátions e micronutrientes foram determinados por espectrofotometria de absorção atômica (AAS, 1100 B, Perkin-Elmer, Ueberlingen, Alemanha) (Anderson e Ingram, 1993). As concentrações totais de P foram determinadas por colorimetria (Anderson e Ingram, 1993) e quantificadas por espectrofotometria (UV-120-01, Shimadzu, Kyoto, Japão). Foram obtidos, também, os teores de C e N através do analisador automático (VARIO MAX CN, Elementar Analyzer, Alemanha) (Nelson e Sommers, 1996).

3.4. Produtividade

3.4.1 Madeira

O cálculo da produtividade de madeira foi obtido através de medidas de todas as árvores de cada parcela com diâmetro maior que 10 cm na altura do peito (1,3 m da base (DAP), utilizando fitas diamétricas em campanhas anuais. Neste trabalho, usamos os

inventários realizados em 2017 e 2019. Posteriormente, para estimativa de produtividade lenhosa, foram utilizadas equações alométricas para obter a biomassa lenhosa (BL) por indivíduo, e assim subtrair ($BL_{2019} - BL_{2017}$) para obtenção da biomassa produzida neste intervalo de tempo.

A biomassa foi estimada através dos dados de incremento diamétrico e densidade da madeira (utilizando o banco de dados “Global Wood Density Database” de Chave et al., 2009), considerando-se novos indivíduos que entraram no censo por atingir DAP de ≥ 10 cm, e os indivíduos mortos no período. Para calcular a biomassa para cada indivíduo foi utilizada a fórmula proposta por Chave et al. (2014), que relaciona a densidade da árvore (g cm^{-3}) ao diâmetro do tronco (cm) e estresse ambiental (coordenadas geográficas) (Equação 1).

$$BL = \exp[-1.803 - 0.976E + 0.976 \ln(\rho) + 2.673 \ln(D) - 0.0299(\ln(D)^2)]$$

Equação 1. Onde: (E) corresponde ao estresse ambiental, estimado por meio de coordenadas geográficas, (ρ) corresponde a densidade da madeira e (D) o diâmetro do tronco.

Os dados foram utilizados para estimativa da taxa de produtividade de biomassa lenhosa (BL) anual ($\text{Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$). As análises foram feitas no programa R 3.5.2 (R Development Core Team 2018) com o pacote BIOMASS.

3.4.2 Serapilheira

A coleta da serapilheira foi realizada quinzenalmente, entre os anos de 2017 e 2019, totalizando 45 coletas. A serapilheira foi amostrada por meio de cinco coletores, de $0,25 \text{ m}^2$, por parcela, totalizando 160 coletores em 32 parcelas. Após a coleta, o material foi seco à 65° C por 72 horas e pesado, usando uma balança analítica de precisão ($0,01\text{g}$) para obter a biomassa seca (g kg^{-1}).

A produtividade da serapilheira foi medida por meio do acúmulo de biomassa produzida por parcela, entre um intervalo de tempo de dois anos (2017 e 2019). Esses valores foram extrapolados para obtenção do fluxo médio anual de produção de serapilheira por tratamento ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$).

3.5. Herbivoria

Para a quantificação da área foliar herbivorada (cm^2), foram usadas folhas da serapilheira coletadas nos meses de agosto dos anos de 2017 a 2019, coincidentes com a época de maior quantidade de queda das folhas na região, para estimar a área média

consumida por herbívoros durante a vida metabolicamente ativa das folhas. A herbivoria foi contabilizada através da remoção de área foliar e calculada pela metodologia de Metcalfe et al. (2014). A área foliar da serapilheira foi obtida pela digitalização das folhas, usando um escâner (CanoScan LiDE 120) e o processamento das imagens por meio do *software* ImageJ.

No *software*, à partir da folha original, foi delimitada a área potencial consumida por herbívoros (Figura 3b), e a área que não sofreu herbivoria (Figura 3a) por fim, podendo estimar a área total de cada folha (Figura 3c).

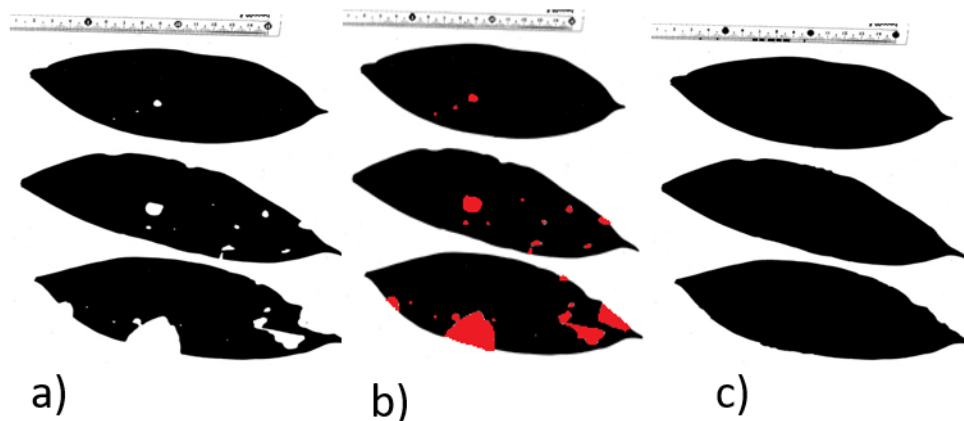


Figura 3. Exemplo de folhas utilizadas para calcular a perda de área foliar por meio do programa ImageJ: a) área original da folha digitalizada (com herbivoria); b) estimativa da área perdida, projetada em vermelho; c) estimativa da área total, sem herbivoria. Fonte: K. Andersen e Moraes, A.C.M

3.6. Análise dos dados

Com o objetivo de testar o efeito da adição de nutrientes nas variáveis resposta: concentração nutricional foliar, taxas de fotossíntese, produtividade de madeira e serapilheira; e herbivoria, utilizou-se uma série de modelos lineares mistos, usando o pacote “lmer4” (Bates et al., 2015) e, para a aproximação dos graus de liberdade, usou-se o método de Satterthwaite (Satterthwaite, 1941). Consideramos as médias dos indivíduos por parcela, posteriormente por tratamentos. Os dados foram analisados por meio do programa estatístico R versão 3.4.4 (R core team, 2018)

Considerou-se os tratamentos como variável fixa, a concentração nutricional foliar, fotossíntese, biomassa de madeira e serapilheira, e herbivoria como variáveis

resposta, e como variável aleatória, o delineamento experimental fatorial, parcela pertencente ao bloco para obter o principal efeito de cada nutriente e testar as interações entre eles. Quando avaliado o efeito geral de cada nutriente, em fatorial, consideramos N, P, cátions como variável fixa, em sua presença (+) e ausência (-). O efeito fatorial de cada nutriente sobre a variável resposta, foi considerando todos os tratamentos que possuem o nutriente em questão em composição (+) e aqueles que não possuem (-).

Na análise de concentração de nutrientes nas folhas e taxas fotossintéticas foram incluídas, também como variável aleatória, as famílias botânicas de cada indivíduo, a fim de diminuir as variações entre os mesmos. O ajuste do modelo foi verificado para garantir que a análise atendesse à premissa do modelo, verificando a normalidade, o gráfico de resíduos padronizados e a densidade dos resíduos do modelo.

A determinação das relações entre as variáveis respostas foram obtidas por meio de uma série de regressões usando o pacote “smatr”, que faz estimativa e inferência sobre linhas alométricas, atualmente amplamente usadas em ecologia e evolução (Warton, et al., 2012). Utilizou-se os valores de coeficiente de determinação (R^2) fornecidos pelo pacote.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Características Foliares

4.1.1. Concentração dos nutrientes

Analisando a concentração dos nutrientes foliares (Tabela 1), a média do teor de fósforo nas folhas (P_{foliar}) no controle foi de $(0.69 \text{ g kg}^{-1} \pm 0,04)$ e não houve diferença significativa entre os tratamentos ($F= 2,30$, $df= 7;22$, $p = 0,06$; figura 4a). O maior valor médio de P_{foliar} é referente ao tratamento N+P ($0.82 \text{ g kg}^{-1} \pm 0,03$), representando um aumento de aproximadamente 15% em relação ao controle.

Tabela 1. *Concentração de macronutrientes, Fósforo (P), Nitrogênio (N), Potássio (K), Cálcio (Ca) e Magnésio (Mg), em (g kg^{-1}) no controle, maior (max.) e menor (mín.) média por tratamento e valor médio por tratamento fatorial de presença (+) e ausência (-).*

	Controle	Max.	Mín.	(+)	(-)
P	0.69	0.82 (N+P)	0.63 (Cat)	0.80	0.66
N	17.67	21.11 (N+P)	controle	19.72	19.56
K	3.98	4.75 (P+Cat)	3.87 (Cat)	4.27	4.21
Ca	4.22	4.75 (N+P+Cat)	3.03 (N+P)	4.53	3.78
Mg	1.88	controle	1.30 (N+P)	1.76	1.50

Quando avaliado o efeito fatorial de P sobre as concentrações nutricionais foliares, considerando todos os tratamentos que possuem (+) P em composição (P, N+P, P+Cátions e N+P+Cátions) e aqueles que não possuem (-) (N, Cátions, N+Cátions e controle), obteve-se uma diferença significativa ($F= 14.4$, $df= 1;212$, $p<0,000^*$; figura 4b), com um aumento de aproximadamente 21% na concentração foliar, apresentando uma influência da fertilização por fósforo sobre o P_{foliar} .

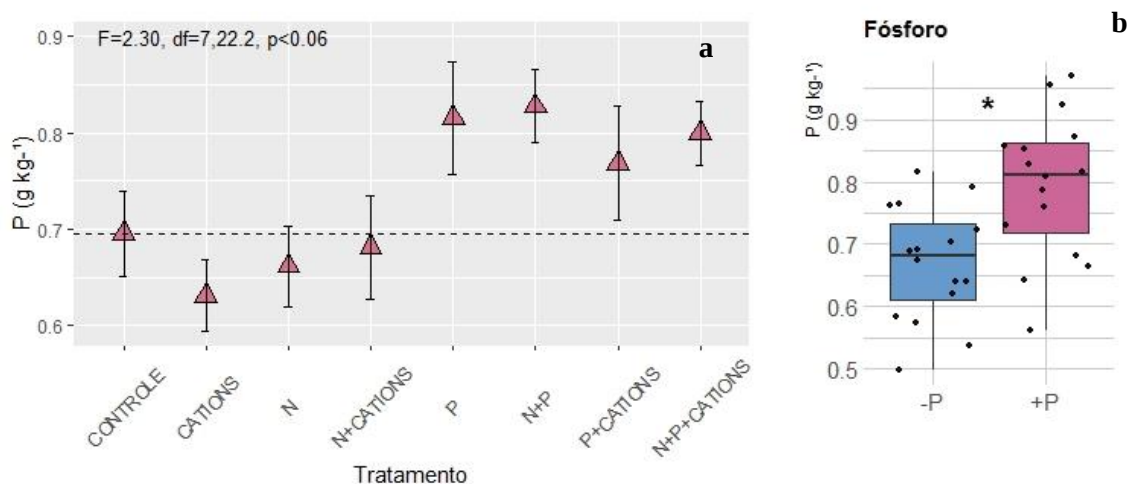


Figura 4. (a) Variação do fósforo foliar em todos os tratamentos. A linha tracejada representa o teor médio de P da folha nas parcelas de controle. (b) Concentração de fósforo nas folhas (g.kg^{-1}) considerando tratamentos fatoriais de P. $p < 0,05$.

Esse padrão de aumento nas concentrações de P nas folhas após a fertilização foi relatado em vários estudos independentes (Vitousek 1998; Cordell et al. 2001; Harrington et al. 2001; Treseder e Vitousek 2001). O P foliar, com um aumento significativo posteriormente a adição de P no solo, pode indicar uma baixa disponibilidade e provável limitação deste nutriente nos solos da região, bem como na maioria dos solos similares, sendo que tal limitação é altamente provável em 60% dos solos ao longo da bacia Amazônica (Lambers et al. 2008, Quesada et al., 2012).

O teor de nitrogênio nas folhas (N_{foliar}) teve média no controle de ($17,67 \text{ g kg}^{-1} \pm 0,65$), e o maior teor médio nutricional pertence ao tratamento N+P ($21,11 \text{ g kg}^{-1} \pm 1,08$), um aumento de $\pm 15\%$ em relação controle. Embora os tratamentos não se diferenciem significativamente entre si ($F = 0,90$, $df = 7;192$, $p = 0,50$; figura 5a), em geral, houve um aumento das concentrações após a fertilização, em todos os tratamentos, mostrando o efeito positivo pós fertilização na incorporação deste nutriente. Porém, quando avaliada a influência fatorial de N, incluindo todos os tratamentos fertilizados, presença (+N) e não fertilizados, ausência (-N), não houve diferença estatística ($F = 0,08$, $df = 1;196$, $p = 0,77$; figura 5b), com um aumento de apenas 0,82% nos tratamentos que incluam nitrogênio em relação aos que não. Ou seja, embora tenha ocorrido um leve aumento das concentrações, elas não se diferem após a fertilização com este nutriente.

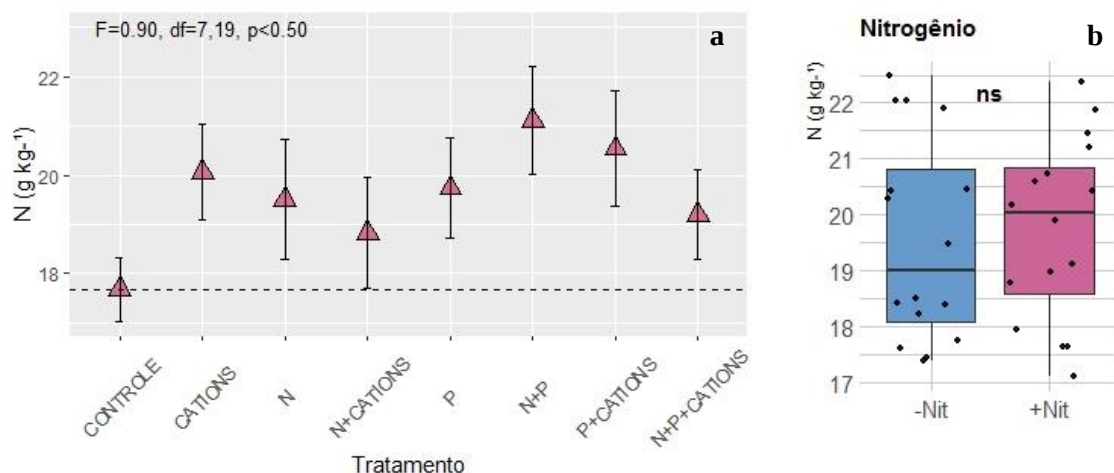


Figura 5. A Figura (a) mostra os valores do nitrogênio foliar em todos os tratamentos. A linha tracejada representa o teor médio de N da folha nas parcelas de controle. Figura (b) é a concentração de nitrogênio nas folhas (g.kg^{-1}) com e sem tratamentos fatoriais de N. $p < 0,05$.

A concentração dos nutrientes nas folhas é um índice indireto da limitação nutricional do solo, principalmente de N e P (Shaver e Melillo 1984; Valentine e Allen 1990; Vitousek 1998; Han et al. 2005; Townsend et al. 2007; Ordoñez et al. 2009). Embora em todos os tratamentos tenham gerado um ligeiro aumento de N nas folhas, sua incorporação foi baixa e não significativa em relação a incorporação por P, o que possivelmente indique que este nutriente não está limitado dentro do sistema e que este aumento das concentrações seja produto exclusivo da fertilização, sugerindo uma absorção de luxo (Chapin, 1980). Nenhuma, ou poucas mudanças, no N foliar após a fertilização também foram observadas, para algumas espécies, em florestas tropicais no Havaí (Ostertag 2010) e no Panamá (Pasquini e Santiago 2012). O aumento maior do foliar P comparado ao foliar N com fertilização é consistente com outros experimentos de fertilização em florestas tropicais (Cordell et al. 2001; Campo e Dirzo 2003, Pasquini e Santiago, 2011).

Quando avaliados os demais macronutrientes, K (figura 6a/b), Ca (figura 6c/d) e Mg (figura 6e/f), e seus fatoriais, apenas o K_{foliar} não apresentou diferenças significativas quando comparado ao demais tratamentos e no seu fatorial. Apesar disso, quando avaliados por tratamento, Ca e Mg mostram uma diminuição do valor médio das concentrações nas folhas, no caso do Ca em alguns tratamentos, e para o Mg, em todos. Quando avaliados em fatoriais, houve diferença significativa entre os fatoriais de Ca

($F= 3.97$, $df= 1;29$, $p=0.05^*$) e Mg ($F=6.08$, $df= 1;24$, $p=0.02^*$). Este padrão foi contrário ao observado na análise entre os tratamentos, sendo ambos relacionados positivamente com adição de cátions no solo, indicando que incorporaram parte de suas frações adicionadas ao solo.

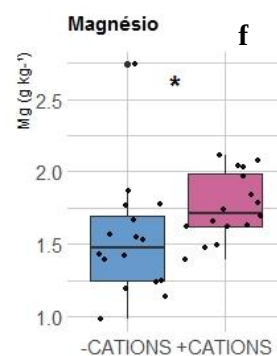
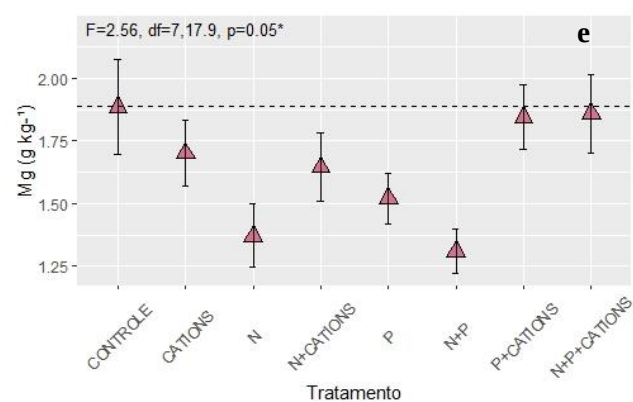
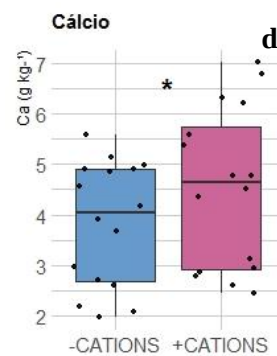
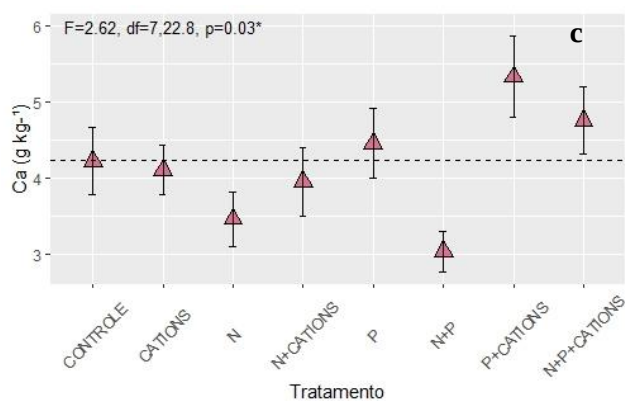
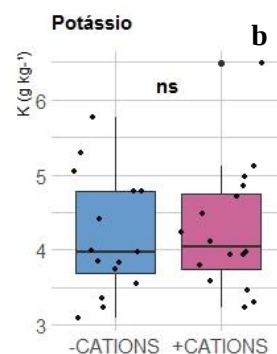
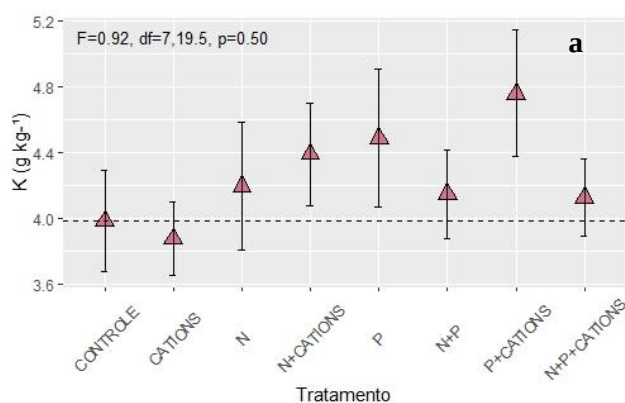


Figura 6. A Figura (a) mostra os valores ($g.kg^{-1}$) do potássio foliar, (a/b) cálcio foliar e (c/d) magnésio foliar (e/f), para todos os tratamentos e seus fatoriais. A linha tracejada representa o teor médio de desses nutrientes nas parcelas de controle. $p < 0,05$.

Ca, K e Mg também são fatores importantes na determinação das taxas de crescimento e produção (Tripler et al. 2006; Kaspari et al. 2008; Wright et al. 2011; Baribault, Kobe & Finley, 2012). O conjunto desses dados sugere uma possível limitação desses nutrientes no solo e em consequência, um potencial de limitação na produtividade dentro deste ecossistema. Como o fósforo é produto básico dos processos fisiológicos, a limitação encontrada nesse experimento, bem como de Cálcio e Magnésio, aponta que os nutrientes podem ser condicionantes da produtividade neste cenário, podendo mediar os processos fotossintéticos, de estocagem, estratégias produtivas e respostas associadas a mudança climática global.

Os micronutrientes, Fe, Zn e Mn quando comparados aos demais tratamentos, em geral, não apresentaram diferenças significativas, figura abaixo (tabela 2, figura 7a, b, c). Houve um padrão de decréscimo nas concentrações foliares médias, embora não significativo, para todos os micronutrientes, Fe, Zn e Mn, no tratamento com adição isolada de N. O Fe e o Zn tiveram um declínio similar no tratamento isolado de cátions.

Tabela 2. Concentração de micronutrientes, Ferro (Fe), Zinco (Zn) e Manganês (Mn) em ($mg\ kg^{-1}$) no controle, maior (max.) e menor (mín.) média por tratamento.

	Controle	Max.	Mín.
Fe	84.79	98.54 (P)	65.84 (N)
Zn	8.07	8.79 (N+P)	7.27 (Cat)
Mn	78.02	99.98 (N+Cat)	69.87 (N)

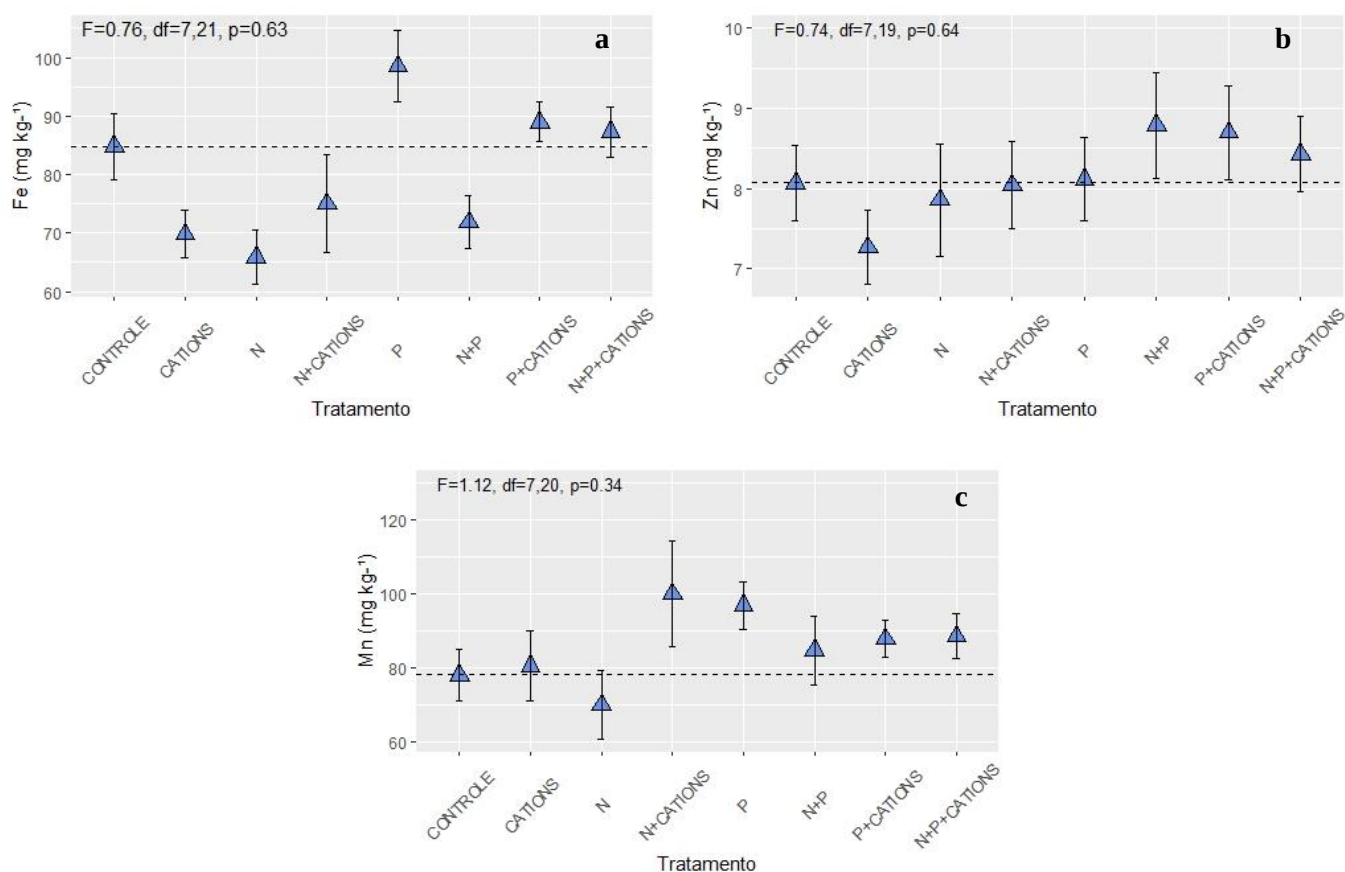


Figura 7. A Figura (a) mostra os valores (mg kg⁻¹) do ferro foliar, (b) zinco foliar e (c) manganês foliar, para todos os tratamentos. A linha tracejada representa o teor médio de desses nutrientes nas parcelas de controle. $p < 0,05$.

4.1.2. Fotossíntese

A taxa de assimilação de CO₂ (*Asat*) não apresentou diferença significativa entre os tratamentos ($F= 1.14, df= 7; 17.9, p= 0.37$; figura 8). Embora, ocorra um aumento dessas taxas em todos os tratamentos fertilizados, sendo a menor média de fotossíntese pertencente ao controle ($32.10 \pm 4.08 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1}.\text{s}^{-1}$) e as maiores taxas médias ao tratamento combinado de N, P e Cátions ($50.28 \pm 5.84 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1}.\text{s}^{-1}$).

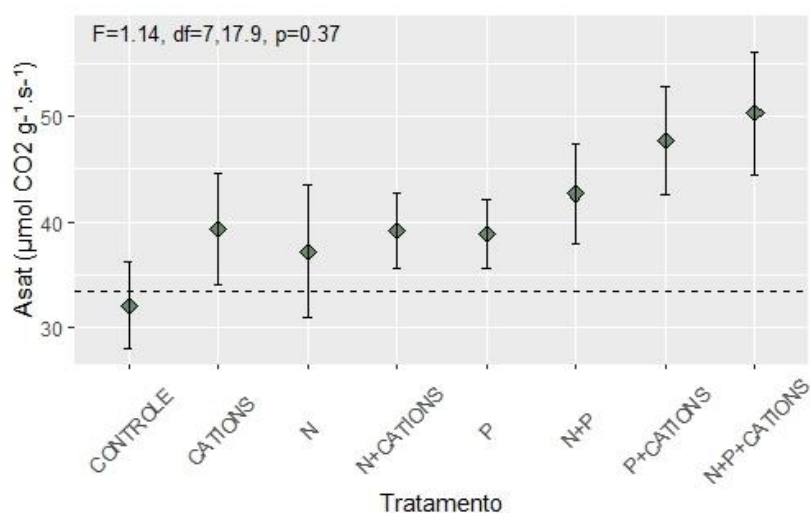


Figura 8. A Figura mostra os valores ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{s}^{-1}$) de assimilação líquida de carbono a luz saturante (Asat) para os diferentes tratamentos de fertilização e controle. A linha tracejada representa o valor médio de fotossíntese nas parcelas de controle. $p < 0,05$.

Quando considerado o efeito fatorial dos nutrientes, considerando os tratamentos fertilizados e não fertilizados por N, P e Cátions, respectivamente, houve diferença significativa para o P ($F = 4.09$, $df = 1; 25.6$, $p = 0.05^*$; figura 9b), com uma média de ($+P = 44.41 \pm 2.34 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{s}^{-1}$) na presença de fósforo em relação a sua ausência ($-P = 36.88 \pm 2.33 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{s}^{-1}$). Sugerindo que este elemento limita as taxas de assimilação de CO_2 . Para os demais nutrientes N ($F = 0.31$, $df = 1; 25.7$, $p = 0.57$; figura 9a) e Cátions ($F = 2.80$, $df = 1; 24.3$, $p = 0.10$; figura 9c) não houve diferença estatística.

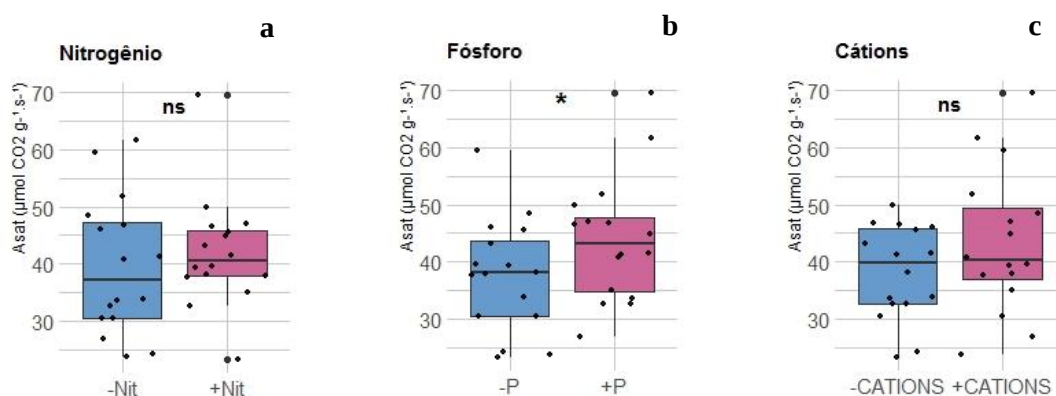


Figura 9. A Figura mostra os valores ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$) de assimilação líquida de carbono a luz saturante (A_{sat}) em relação ao fatorial (presença ou ausência) dos nutrientes, nitrogênio (a), fósforo (b) e cátions (c). $p < 0,05$.

O padrão de estímulo da fotossíntese com adição de fósforo, também foi observado em outros estudos, apresentando uma estreita relação para espécies tropicais. Esses dados são consistentes com estudos de correlação (Raaimakers et al. 1995; Reich et al. 2009) e de manipulações de nutrientes (Cordell et al. 2001; Pasquini e Santiago 2012) em outras florestas tropicais, o que mostrou que o P era frequentemente mais determinante que N no desempenho fotossintético foliar nos trópicos. Cordell et al. (2001) observaram que a fertilização com P em um local limitado por este nutriente, resultou em aumento da fotossíntese e da concentração de P nas folhas, em contraste com nenhuma resposta de fotossíntese e concentrações foliares após a fertilização com N, como o observado neste experimento.

4.2. Produtividade

4.2.1. Madeira

A produtividade de madeira, expressa em biomassa ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) teve média no controle de $3.70 \pm 0.79 \text{ Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$ e os maiores fluxos pertencentes aos tratamentos de N+P e N+Cátions (4.46 ± 1.57 ; 4.26 ± 0.31 , $\text{Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$, respectivamente), sendo o tratamento N+P+Cátions o com menor investimento em material lenhoso ($2.45 \pm 0.65 \text{ Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$). Porém, não houve diferença estatística entre os tratamentos ($F=0.96$, $df=7;21$, $p=0.48$; figura 10).

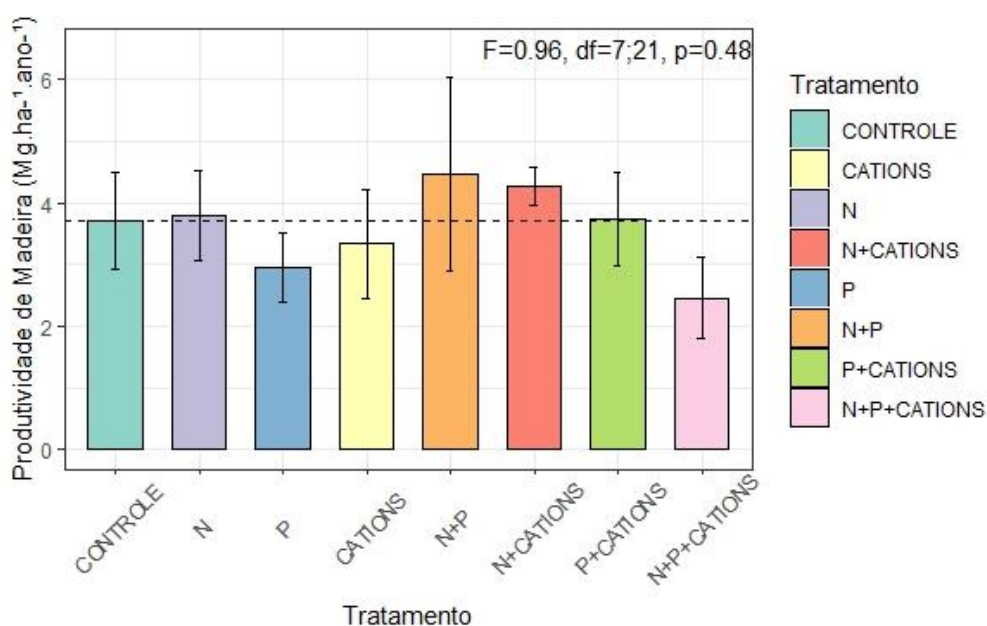


Figura 10. Produtividade de madeira em biomassa ($\text{Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$) por tratamento. A linha tracejada representa o valor médio de produtividade nas parcelas de controle. $p < 0,05$.

Considerando o efeito fatorial dos nutrientes (tabela 3), não houve diferença significativa para N ($F = 0.42$, $df = 1;27$, $p = 0.51$; figura 11a), P ($F = 0.60$, $df = 1;27.6$, $p = 0.44$; figura 11b), e Cátions ($F = 0.34$, $df = 1;27$, $p = 0.56$; figura 11c). Embora estatisticamente nulos, os valores médios são 8% maiores nos tratamentos com acréscimo de N (+N $3.74 \pm 0.46 \text{ Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$; - N $3.43 \pm 0.35 \text{ Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$). Nos demais tratamentos, a presença de P e cátions, não aumenta os níveis médios de produtividade.

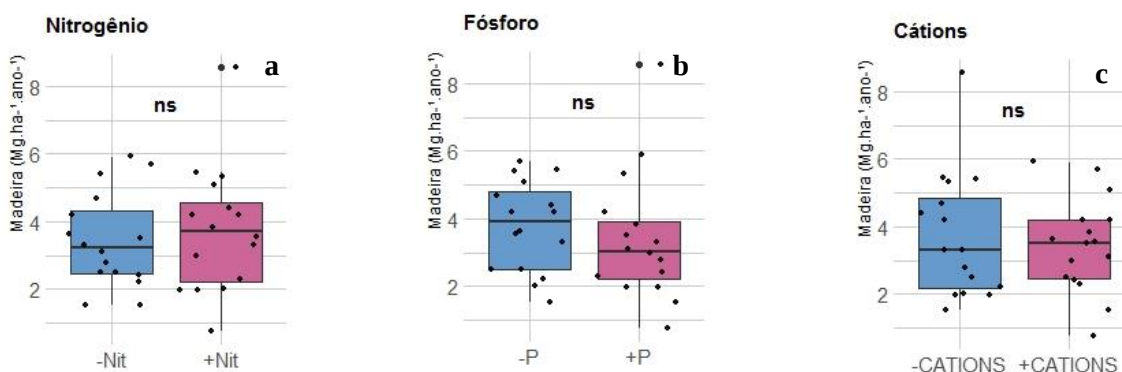


Figura 11. A Figura mostra os valores produtividade de madeira, em biomassa (em $\text{Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$), em relação ao fatorial (presença ou ausência) dos nutrientes, nitrogênio (a), fósforo (b) e cátions (c). $p < 0,05$.

Os valores de produtividade de biomassa lenhosa variaram independente dos tratamentos, de ± 2.45 (N+P+Cátions) a ± 4.46 (N+P) $\text{Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$. Estes valores são semelhantes aos encontrados na região central da Amazônia, com uma média de $4.98 \text{ Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$ (Malhi et al., 2004).

Wright et al., 2018, em um estudo de meta-análise, atribuíram que as respostas à fertilização sobre a taxa de crescimento de árvores podem ser mediadas pelos seguintes fatores: 1. As florestas maduras tendem a ter um crescimento mais baixo e menos acelerado quando comparado às florestas secundárias, onde o rápido acúmulo de biomassa fornece um sumidouro de nutrientes; 2. Árvores intermediárias a grandes imobilizam mais nutrientes, tornando suas respostas de crescimento mais suaves e mais difíceis de quantificar (Miller 1981); 3. Espécies adaptadas à baixos níveis de recursos

tendem a ter limitação potencial para aumentar as taxas de crescimento em resposta ao aumento nos níveis de recursos (Coley et al. 1985), o que pode limitar as respostas à fertilização até que espécies adaptadas à solos com alto teor de nutrientes cheguem a mudar a composição das espécies (Chapin et al. 1986); 4. Tempo de fertilização.

Talvez o tempo seja o principal fator dentro deste experimento, visto que esses dados são um compilado de 2 anos iniciais do projeto. Sabe-se que, as árvores tropicais podem viver por séculos (Chambers et al. 1998, Worbes e Junk 1999), por isso o componente de produtividade de madeira tende a ter respostas lentas à adição de P, sobretudo quando as espécies de crescimento lento, associadas à solos pobres em P dominam a composição de espécies locais (Chapin et al. 1986, Kitayama 2005, Dalling et al. 2016). Em experimentos mais longos como o do Panamá, por exemplo, que possui 15 anos desde o seu início, a produtividade da madeira apresentou baixa ou nenhuma resposta significativa à fertilização (Wright et al., 2018), muito embora deva-se considerar que os solos do Panamá são muito mais férteis do que os encontrados no AFEX.

4.2.2. Serapilheira

A Produção anual média de serapilheira, expressa em $\text{Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$, no controle foi de $(8.64 \pm 0.36 \text{ Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1})$. As maiores médias estão para o tratamento N+P $(10.72 \pm 0.45 \text{ Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1})$ e P $(10.05 \pm 0.43 \text{ Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1})$ e a menor para N $(8.60 \pm 0.35 \text{ Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1})$. Os tratamentos se diferem entre si ($F= 2.36$; $df= 7;24$, $p= 0.05^*$; figura 12).

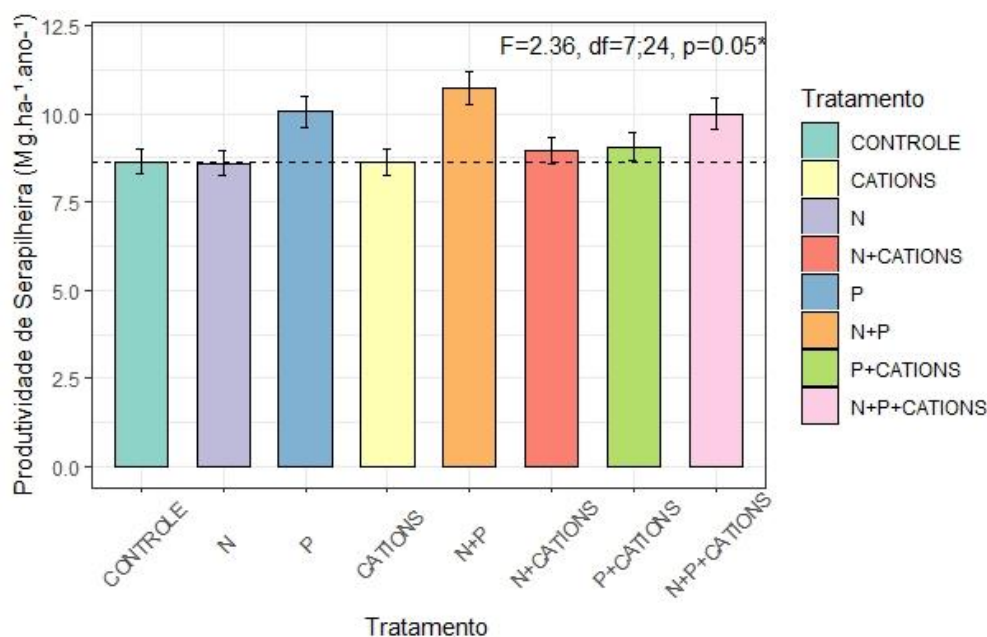


Figura 12. Produtividade média de folhas ($\text{Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$) por tratamento ao longo de dois anos (2017-2019). A linha tracejada representa o valor médio de produtividade de folhas nas parcelas de controle. $p < 0,05$.

Quando considerado o efeito fatorial dos nutrientes (tabela 3), houve diferença significativa para o P ($F= 11.3$, $df= 1;27$, $p= 0.002^*$, Figura 13b), com uma média de (+P $9.95 \pm 0.28 \text{ Mg ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$) na presença de P em relação à sua ausência (-P $8.71 \pm 0.23 \text{ Mg ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$), um aumento de aproximadamente 12.5%, ou seja, a produção de serapilheira, da qual 68.80% é constituída de folhas, foi influenciada pela adição de P. Para os demais nutrientes N ($F= 1.25$, $df= 1;30$, $p=0.27$, Figura 13a) e Cátions ($F= 0.63$, $df= 1;27$, $p=0.43$, Figura 13c) não houve diferença estatística.

Tabela 3. Produtividade de madeira e serrapilheira, em $\text{Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$, para os tratamentos fatoriais, de presença (+) e ausência (-), de N, P e Cátions.

	N		P		Cations	
	(+)	(-)	(+)	(-)	(+)	(-)
Madeira	3.74	3.43	3.4	3.77	3.44	3.73
Serapilheira	9.57	9.09	9.95	8.71	9.16	9.50
Total*	13.31	12.52	13.35	12.48	12.60	13.23

*Produtividade Primária Líquida acima do solo (madeira + serapilheira).

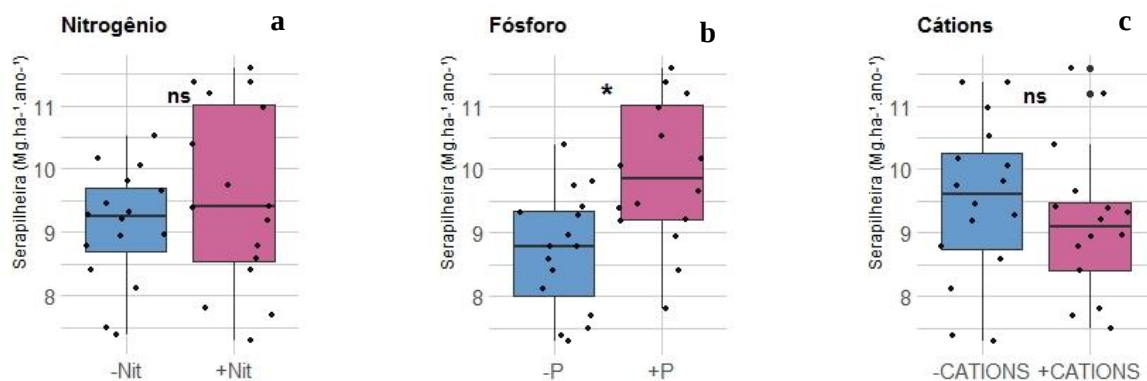


Figura 13. Produtividade de serapilheira, em $\text{Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$, em relação ao fatorial (presença ou ausência) dos nutrientes, nitrogênio (a), fósforo (b) e cátions (c). $p < 0,05$.

A produtividade de serapilheira (variando de ± 8.60 a $\pm 10.72 \text{ Mg ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$ entre os tratamentos) em nosso sítio de pesquisa com baixo teor de P no solo, foi bastante semelhante, sendo ligeiramente maior nos tratamentos fertilizados por P, que as encontradas para outros locais de florestas tropicais maduras com baixo teor de nutrientes ($8.61 \pm 1.91 \text{ Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$), porém bem maiores que valores de solos extremamente pobres, como de areia branca ($5,42 \pm 1,91 \text{ Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$) (Mirmanto et al 1999, Chave et al. 2010). A fração equivalente às folhas representaram cerca de 69% de toda serapilheira, semelhantes a proporção de 70% de outras florestas tropicais da América do Sul (Chave et al., 2010).

O aumento significativo da produção de serapilheira, após a adição por P, já foi observado em outros estudos onde o P também era um fator limitante (Wright, et al., 2011; Liu et al., 2012b). Em um experimento, com duração de 4 anos, em uma floresta tropical na Indonésia, com baixas concentrações de nutrientes no solo, houve respostas positivas à fertilização com N e P, aumentando a produção de serapilheira, possivelmente ligada à uma maior produção de folhas (Mirmanto, 1999). Esses dados sugerem que a fertilização estimula produção de folhas, e que o P é limitante para produção de serapilheira dentro deste ecossistema.

4.3. Herbivoria

Analisando a herbivoria por meio da perda de área foliar, em porcentagem, não foram observadas diferenças significativas entre os tratamentos ($F=1.12$, $df= 7;24$, $p= 0.37$.; figura 14). Embora estatisticamente iguais, as maiores taxas médias de perda de área foliar foram encontradas no tratamento de N+Cátions, com uma média de $7.74 \pm 0.84 \%$ e as menores no tratamento combinado de N+P+Cátions ($5.57 \pm 0.56 \%$). O efeito fatorial de cada nutriente também não apresentou diferença significativa, N ($F= 0.03$, $df= 1;30$, $p=0.8$, Figura14a), P ($F= 1.37$ $df= 1;30$, $p=0.25$, Figura14b) e Cátions ($F= 0.32$, $df= 1;30$, $p=0.57$, Figura14c). O que sugere que a fertilização não afetou a dinâmica de herbivoria nas parcelas deste experimento.

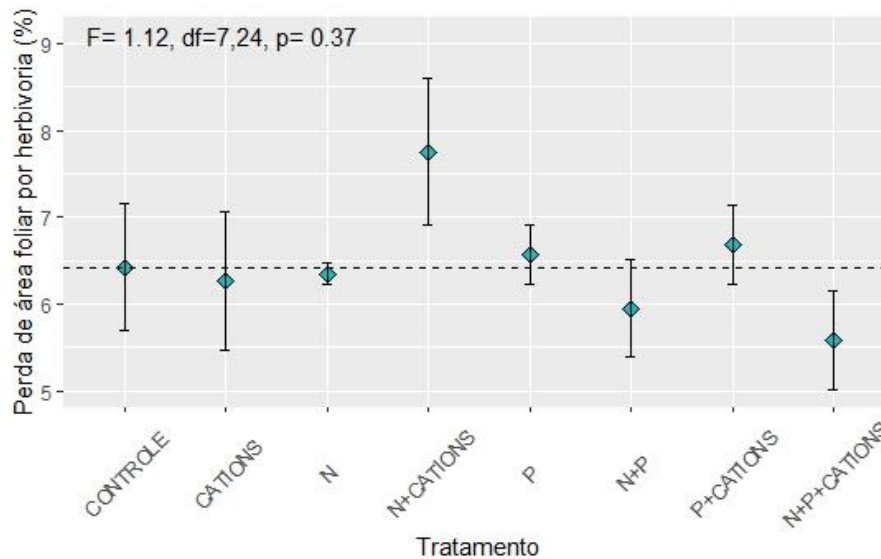


Figura 14. A Figura apresenta a perda de área foliar por herbivoria (%) no controle e nos demais tratamentos. A linha tracejada representa o valor médio de herbivoria nas parcelas de controle. $p < 0,05$.

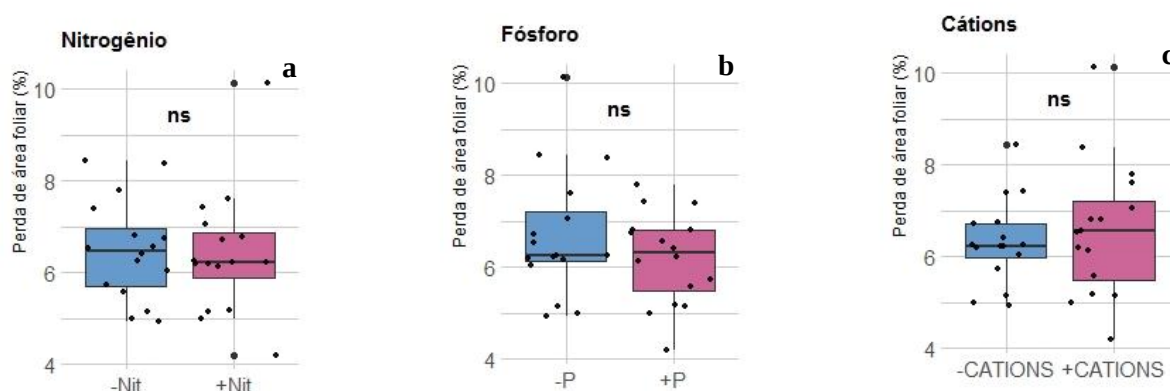


Figura 15. A Figura mostra os valores de perda de área foliar em porcentagem (%) em relação ao fatorial (presença ou ausência) dos nutrientes, nitrogênio (a), fósforo (b) e cátions (c). $p < 0,05$.

Com o aumento das concentrações dos nutrientes nas folhas, esperávamos que a herbivoria pudesse ser um fator que corroborasse com as ausências de respostas de produtividade, considerando que as concentrações foliares de nutrientes podem ter efeitos de baixo para cima nas comunidades, influenciando a abundância de herbívoros (Ritchie 2000). Isto porque, em florestas tropicais com solos pobres em nutrientes, o conteúdo de nutrientes costuma influenciar os níveis de herbivoria nas folhas (Coley e Kursar, 1996). Entretanto, não houve aumento significativo na porcentagem de área foliar perdida nos tratamentos fertilizados em comparação ao controle.

Nossos resultados foram menores que as taxas anuais médias de remoção de área foliar (± 5.57 a ± 7.74 %) encontradas em outras florestas tropicais (12%) e florestas tropicais sazonais do México (9.2%) (Dirzo e Domínguez, 1995; Coley e Barone 1996; Campo e Dirzo, 2003; Metcalfe et al., 2014). Essas menores taxas podem estar associadas à fatores como adaptação, investimento em defesa ou até mesmo artefatos metodológicos, visto que esta é medida apenas em folhas de serapilheira, não incluindo as folhas que foram inteiramente predadas nas árvores.

Outro fator que pode estar ligado à ausência de resposta da herbivoria à fertilização é concentração de N nas folhas. Não houve aumento significativo desse nutriente, que é considerado um bom preditor de herbivoria, devido à sua forte relação com o ciclo e vida dos insetos (Throop e Lerdau, 2004). A falta de acúmulo de N nas

folhas pode ter feito com que as elas não tenham se tornado mais palatáveis para os insetos. É esperado que qualquer aumento na disponibilidade de nutrientes, especialmente do nitrogênio, seja acompanhado por um declínio nos fenólicos à base de carbono (menor investimento em defesa) à medida que aumentaria a produção de fotossintatos, ou seja, maior investimento em alocação para o crescimento (Vitousek 1985, Chapin et al. 1987).

É possível que essas linhagens de árvores bem adaptadas à baixas disponibilidade de nutrientes tenham um maior estoque de compostos de defesa, com alto investimento em metabólitos secundários (terpenos e fenóis) que diminuem a palatabilidade das folhas para os herbívoros (Coley, 1985). Assim, a herbivoria, em dois anos de suplementação nutricional, não apresentou potencial para limitar as respostas de produtividade neste estudo.

4.4. Relações

Verificando relações entre variáveis por meio de regressões, mediu-se a existência e o grau das relações de causa e efeito entre as concentrações de P e N nas folhas, e as taxas fotossintéticas. As regressões entre a fotossíntese ($Asat \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$) e a concentração de fósforo e nitrogênio foliares apresentaram padrões diferentes.

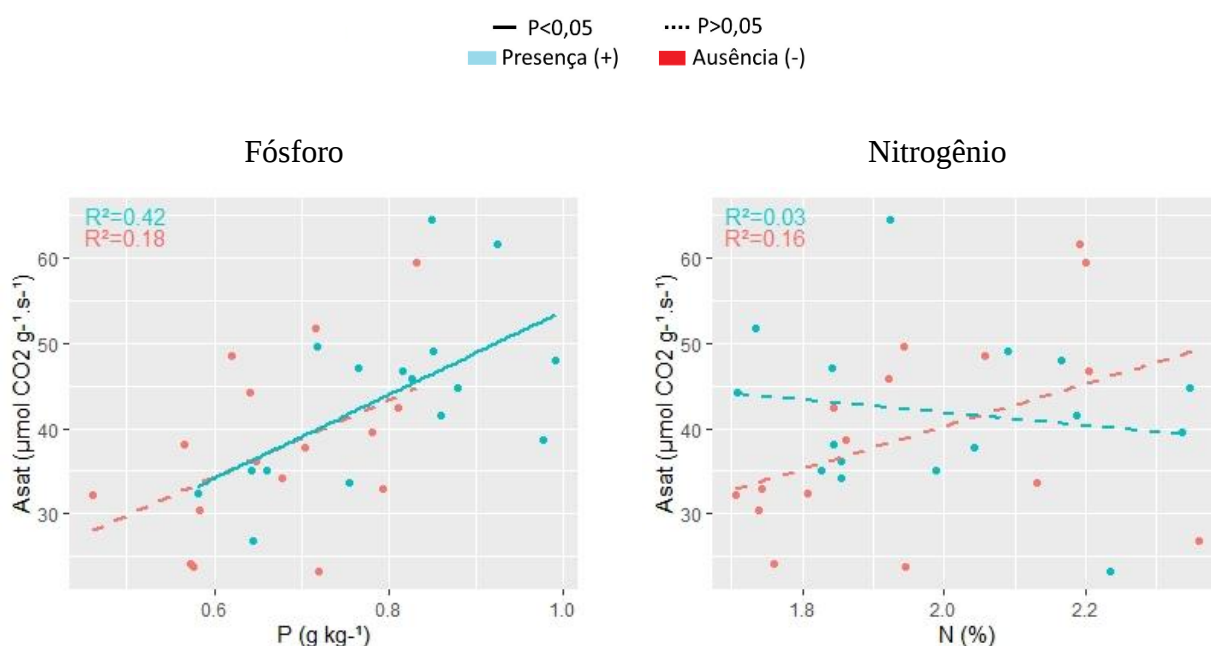


Figura 16. Regressões entre $Asat (\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1})$ e $P_{\text{foliar}} (\text{g.kg})$ (a) e $N_{\text{foliar}} (\%)$ (b). Linhas sólidas representam relações com $p < 0,05$ e linhas pontilhadas $p > 0,05$.

Embora a relação se mostre ligeiramente direta entre o P_{foliar} e o A_{sat} , esta relação se torna mais evidente, e estatisticamente significativa nos tratamentos fertilizados com este nutriente, com um coeficiente de determinação (R^2) de 0,42, representado pela linha azul na figura 16a. Não há efeito significativo quando avaliada a relação com o nitrogênio foliar nos tratamentos fertilizados com este nutriente. O coeficiente de determinação (R^2) de 0,16 nos tratamentos sem adição de N, representados pela linha vermelha na figura 16b, está possivelmente vinculado à forte influência dos tratamentos fatoriais com P sobre a fotossíntese nesses indivíduos.

Esta forte relação com a concentração de P_{foliar} reforça a ideia de que o P tem grande potencial de limitação da fotossíntese nestes solos, e que após o alívio desta limitação as taxas foram estimuladas. Diversos estudos exploraram como as baixas concentrações de nutrientes nas folhas afetam a capacidade fotossintética das folhas nos trópicos, principalmente com relação ao P (Domingues et al., 2010; Denton et al., 2007; Domingues et al., 2015). Raaimakers et al. (1995) também encontraram boa correlação entre P_{foliar} e A_{sat} do que o N_{foliar} em nove espécies pioneiras e clímax na densa floresta tropical da Guiana. Quando os nutrientes são adicionados e não há resposta, a interpretação é que o nutriente adicionado não era limitante (Vitousek 2004), desta forma o nitrogênio parece não limitar a fotossíntese neste ambiente, como já sugerido por Santiago e Goldstein (2016).

Visto que a fertilização afeta as concentrações foliares e beneficiam o aumento das taxas fotossintéticas, busca-se compreender os caminhos da alocação do carbono assimilado pela fotossíntese na dinâmica de produtividade dentro deste ecossistema. Para entender essas relações, foram realizadas regressões entre a fotossíntese e os parâmetros de produtividade abordados neste trabalho, de produção de madeira e serapilheira, considerando os tratamentos em fatorial. Porém, não se obteve regressões significativas e valores de coeficientes de determinação representativos (figura 17).

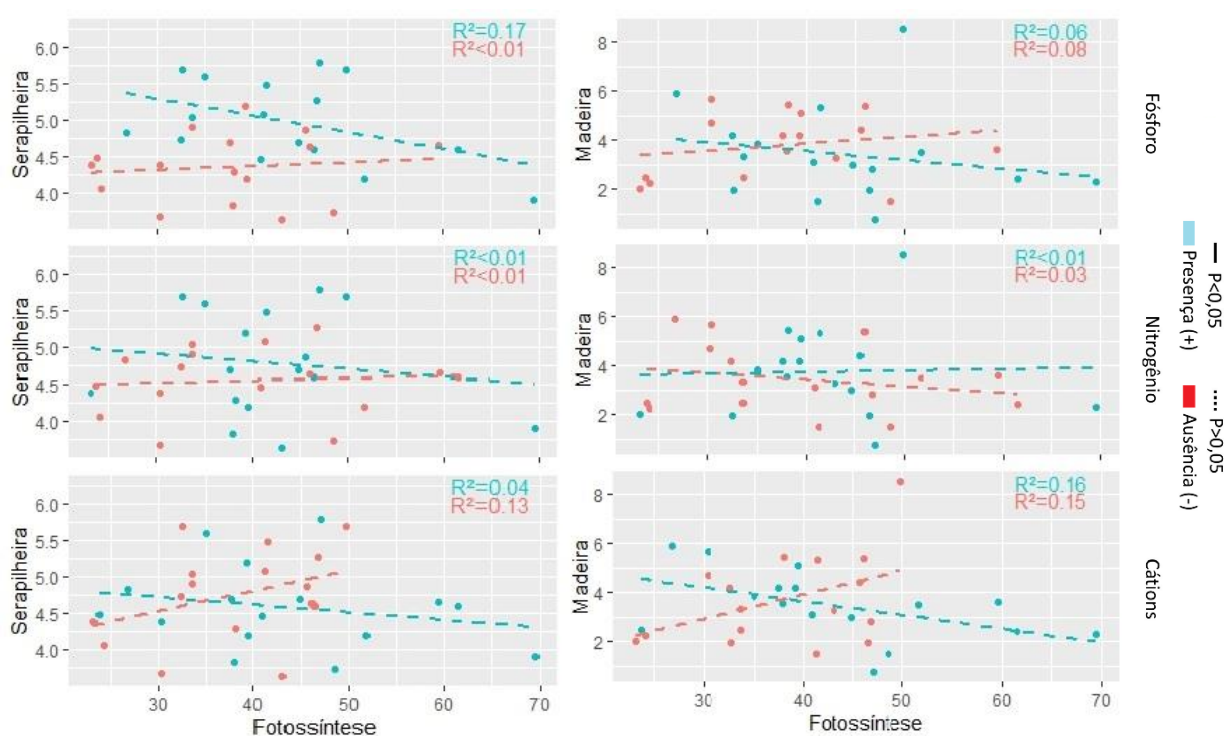


Figura 17. Regressões entre produtividade de madeira e serapilheira, expressas em biomassa ($\text{Mg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{ano}^{-1}$), e Asat ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$), considerando a presença (+; Azul) e ausência (-; Vermelho), dos nutrientes fósforo (P), nitrogênio (N) e cátions (Ca). R^2 coeficiente de determinação. Linhas sólidas representam regressões com $p < 0,05$, linhas pontilhadas $p > 0,05$.

Apesar da influência de P sobre a serapilheira, nem a produção da mesma, nem a de madeira, apresentam relações diretas com a as taxas de fotossíntese, muito embora o aumento observado de produtividade de serapilheira tenha provavelmente ocorrido através do aumento na assimilação. É possível que as lacunas do entendimento entre processos estejam relacionadas por não considerarmos a produtividade de raízes e possíveis diferenças de alocação, associadas à estratégias de aquisição de nutrientes no solo.

Embora, quando relacionados separadamente, não existam relações representativas e significativas estatisticamente, as respostas positivas de concentração nutricional foliar, fotossíntese e serapilheira, após a fertilização, com evidência para o fósforo, podem sugerir a ligação entre esses processos e a influência de um sobre o outro (figura 18).

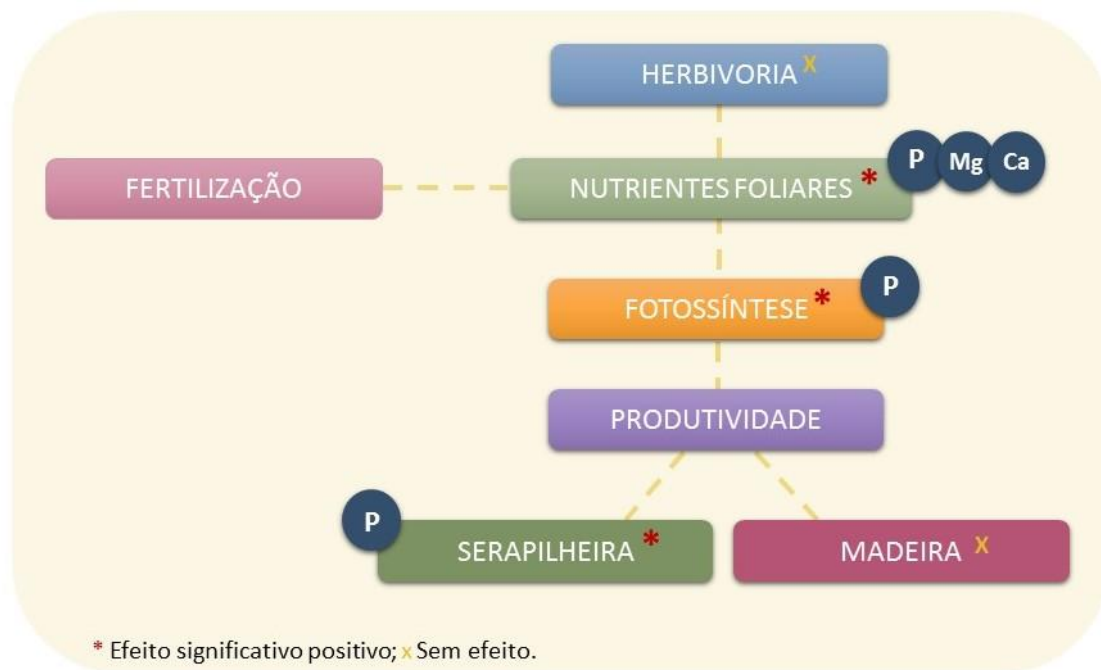


Figura 18. Fluxograma representativo dos caminhos e estratégias de alocação de carbono, considerando os resultados das análises de concentração nutricional foliar, herbivoria, fotossíntese e produtividades.

Após a adição dos nutrientes, a maior incorporação de P nas folhas permitiu um maior investimento fotossintético bem como aumentou a produtividade de serapilheira. Desta forma, a fotossíntese, processo chave da assimilação de carbono, tem alto potencial de relacionar-se positivamente aos processos de maior alocação em partes estruturais vegetais, como exemplo, investimento em serapilheira e madeira.

Os resultados deste trabalho corroboram com Quesada e Lloyd (2016), que por meio de um apanhado geral de dados, indica que o P, como o nutriente mais provável para restringir a produtividade das florestas tropicais (Vitousek 1982, 1984, 2004; Cuevas e Medina 1986; Vitousek e Sanford 1986; Silver 1994; Reich et al. 1995; McGrath et al. 2001; Paoli e Curran 2007; Quesada et al. 2012). Além destes estudos, que mostram como a baixa disponibilidade de P no solo, em diferentes partes da bacia amazônica, tem potencial para controlar amplamente seu funcionamento, estudos de modelagem e meta-análises, sugerem que é altamente provável que não considerar a disponibilidade de P no solo cause uma superestimação da capacidade da floresta amazônica de sequestrar CO₂ atmosférico (Fleischer et al., 2019, Jiang et al., 2020).

5. CONCLUSÃO

A fertilização favoreceu uma maior incorporação de nutrientes nas folhas, significativas para P, Ca e Mg. As taxas de assimilação de CO₂ ($Asat_{massa}$) foram influenciadas positivamente pela adição de P no solo, bem como a concentração de P nas folhas. A herbivoria (perda de área foliar) não foi influenciada pela adição dos nutrientes no solo. A produtividade de madeira não manifestou resposta à fertilização, embora a de serapilheira seja representativamente impulsionada pela suplementação de fósforo no solo.

Os resultados observados sugerem que a limitação nutricional limita a produtividade deste ecossistema, com o ciclo do carbono e a produtividade sendo mediadas pelo status nutricional dos solos, principalmente pelo P.

REFERÊNCIAS

- Álvarez-Clare, S.; Mack, M.C.; Brooks, M. (2013) A direct test of nitrogen and phosphorus limitation to net primary productivity in a lowland tropical wet forest. **Ecology** 94:1540–1551
- Andersen, K.M., Corre, M.D., Turner, B.L. & Dalling, J.W. (2010) Plant-soil associations in a lower montane tropical forest: physiological acclimation and herbivore-mediated responses to nitrogen addition. **Functional Ecology**, 24, 1171–1180
- Anderson, J.M.; Ingram, J.S.I. **Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods**. 2.ed. Wallingford: CAB International, 1993. 221p.
- Arora, V.K.; Boer, G.J.; Freidlingstein, P.; Eby, M.; Jones, C.D.; Christian, J.R.; Bonan, G.; Bopp, L.; Brovkin, V.; Cadule, P. 2013. Carbon-concentration and carbon-climate feedbacks in CMIP5 earth system models. **Journal of Climate** 26: 5289–5314.
- Baribault, T.W., Kobe, R.K., Finley, A.O., 2012. Tropical tree growth is correlated with soil phosphorus, potassium, and calcium, though not for legumes. *Ecol. Monogr.* 82, 189–203.
- Bates DM, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015). “Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4.” **Journal of Statistical Software**.
- Bloom, A.J.; Chapin, F.S.; III, Mooney, H.A. (1985) Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annu. Rev Ecol Syst* 16:363–392
- BRADY, N. C.; WEIL, R. R. **The nature and properties of soils**. 14th ed. New Jersey: Prentice Hall, 2008.
- Bryant, J.P., F.S. Chapin, III, and D.R. Klein. 1983. **Carbon/Nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory**. *Oikos* 40:357-368.
- Campbell, C. D. & Sage, R. F. Interactions between the effects of atmospheric CO₂ content and P nutrition on photosynthesis in white lupin (*Lupinus albus* L.). **Plant Cell Environ.** 29, 844–853 (2006).
- Campo, J.; Dirzo, R. (2003) Leaf quality and herbivory responses to soil nutrient addition in secondary tropical dry forests of Yucatan, Mexico. **J Trop Ecol** 19:525–530
- CHAMBERS, J.Q.; HIGUCHI, N.; SCHIMEL, J.P. Ancient tree in Amazonia. **Nature**. v. 391, p. 135-136, 1998.
- Chapin, F. S., III, P. M. Vitousek, and K. Van Cleve. 1986. The nature of nutrient limitation in plant communities. **American Naturalist** 127:48–58.
- Chapin, F.S. 111 (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Chapin, F.S. 111

Chauvel, A. 1983. Os latossolos amarelos, alícos, argilosos dentro dos ecossistemas das bacias experimentais do INPA e da região vizinha. **Acta Amazonica** 12(suplemento):47- 60.

Chave, J., Navarrete, D., Almeida, S., Álvarez, E., Aragão, L. E. O. C., Bonal, D., Châtelet, P., Silva Espejo, J. E., Goret, J.Y., von Hildebrand, P., Jiménez, E., Patiño, S., Peñuela, M. C., Phillips, O. L., Stevenson, P., and Malhi, Y.: Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America, **Biogeosciences**, 7, 43–55, 2010.

Chave, J. et al. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. **Glob. Change Biol.** 20, 3177–3190 (2014).

Clancy KM, King RM. 1993. Defining the western spruce budworm's nutritional niche with response surface methodology. **Ecology** 74:442–54.

Coley, P. D.: 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime of the amount and type of anti-herbivore defense, **Oecologia**, 74, 531– 536.

Coley, P.D. & Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, 27, 305–335.

Coley, P.D. and Kursar, T.A., 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical forests: physiological constraints and ecological trade-offs. In SMITH, A.P., MULKEY, S.S. and CHAZDON, R.L. (Eds.). **Tropical forest plant ecophysiology**. London: Chapman and Hall.

Coley PD, Bryant JP, Chapin FS III .1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. **Science** 230:895–899.

Cordell, S.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Vitousek, P.M. (2001) Regulation of leaf life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosideros polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence in Hawaii. **Oecologia** 127:198–206

Cuevas, E. & Medina, E. 1986. Nutrient dynamics within Amazonian forests. I. Nutrient flux in fine litter fall and efficiency of nutrient utilization. **Oecologia** 68: 466-472.

Dalling JW, Heineman K, González G et al (2015) Geographic, environmental and biotic sources of variation in the nutrient relations of tropical montane forests. **J Trop Ecol** in press

Denton MD, Veneklaas EJ, Freimoser FM, Lambers H. 2007. *Banksia* species (Proteaceae) from severely phosphorus-impooverished soils exhibit extreme efficiency in the use and re-mobilization of phosphorus. **Plant, Cell & Environment** 30: 1557–1565.

Dirzo, R. and Domingues, C. 1995. **Plant-animal interaction in Mesoamerican tropical dry forest**. Seasonally dry tropical forests (S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.

Domingues, T. F., Meir, P., Feldpausch, T. R., Saiz, G., Veenendaal, E. M., Schrod, F., Bird, M., Djabiletey, G., Hien, F., Compaore, H., Diallo, A., Grace, J., and Lloyd, J.: Co-limitation of photosynthetic capacity by nitrogen and phosphorus in West Africa woodlands, **Plant Cell Environ.**, 33, 959–980, 2010.

Domingues T.F., Berry J.A., Martinelli L.A., Ometto J.P.H. & Ehleringer J.R. (2005) Parameterization of canopy structure and leaf-level gas exchange for an eastern Amazonian tropical rain forest (Tapajós National Forest, Pará, Brazil). **Earth Interactions** 9, 1–23.

Ducke, A.; Muller-Landau, H.C.; Valencia, R.; Cardenas, D.; Lavies, S.; Oliveira, A.; Perez, J.A.; Romero-Santos, H.; Vicentini, A. 2016. Insights into regional patterns of Amazonian forest structure, diversity and dominance from three large terra firme forest dynamics plots. **Biodiversity and Conservation**, 26 (3): 669-686.

EPSTEIN, E. & BLOOM, A.J. **Nutrição mineral de plantas, princípios e perspectivas**. Trad. Maria Edna Tenório Nunes Londrina: Editora Planta, 86p, 2006.

Evans H J & Sorger G J. Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. **Annu. Rev. Plant Physiol.** 17:47-76, 1966. [Dept. Botany, Oregon State Univ., Corvallis, OR]

Feeley, K. J., Wright, S. J., Supardi, M. N. N., Kassim, A. R., and Davies, S. J.: Decelerating growth in tropical forest trees, *Ecol. Lett.*, 10, 1–9, 2007.

Friedlingstein, P. et al. Uncertainties in CMIP5 climate projections due to carbon cycle feedbacks. **J. Climate** 27, 511–526 (2014).

Fyllas, N.M.; Patino, S.; Baker, T.R.; Nardoto, G.B.; Martinelli, L.A.; Quesada, C.A. 2009. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. **Biogeosciences**, 6, 2677–2708.

Han W, Fang J, Guo D, Zhang Y (2005) Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. **New Phytol** 168:377–385

Harpole, William & Ngai, Jacqueline & Cleland, Elsa & Seabloom, Eric & Borer, Elizabeth & Bracken, Matthew & Elser, James & Gruner, Daniel & Hillebrand, Helmut & Shurin, Jonathan & Smith, Jennifer. (2011). Nutrient co-limitation of primary producer communities. **Ecology letters**. 14. 852-62.

Harrington, Richard & Fleming, Richard & Woiwod, Ian. (2001). Climate change impacts on insect management and conservation in temperate regions: can they be predicted?. **Agricultural and Forest Entomology**.

HERMS, D.A. & MATTSON, W.J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. **Quarterly Review in Biology** 67:283-335.

Hofhansl F, Andersen K M, Fleischer K, Fuchslueger L, Rammig A, Schaap K J, Valverde-Barrantes O J and Lapola D M 2016 Amazon forest ecosystem responses to elevated atmospheric CO₂ and alterations in nutrient availability: filling the gaps with model-experiment integration, **front Earth Sci.** 4 1540–9

Jacob, J. & Lawlor, D. W. In vivo photosynthetic electron transport does not limit photosynthetic capacity in phosphate deficient sunflower and maize leaves. **Plant Cell Environ.** 16, 785–795 (1993).

Kaspari, M., Garcia, M.N., Harms, K.E., Santana, M., Wright, S.J. & Yavitt, J.B. (2008) Multiple nutrients limit litterfall and decomposition in a tropical forest. **Ecology Letters**, 11, 35– 43

Kattge, J.; Knorr, W.; Raddatz, T.; Wirth, C. 2009. Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models. **Global Change Biology** 15, 976–991.

Kerchev, P.I.; Fenton, B.; Foyer, C.H.; Hancock, R.D. 2012. Plant responses to insect herbivory: interactions between photosynthesis, reactive oxygen species and hormonal signalling pathways. **Plant Cell Environ.** 35, 441–45.

Kitajima, K.; Mulkey, S. S.; Wright, S. J. Decline of photosynthetic capacity with leaf age in relation to leaf longevities for five tropical canopy tree species. **American Journal of Botany**, v.84, n.5, p.702-708, 1997.

Kitayama, K. 2005. Comment on "Ecosystem properties and forest decline in contrasting long term chronosequences". **Science** 308.

Kull, O. 2002. Acclimation of photosynthesis in canopies: models and limitations. **Oecologia** 133, 267–279.

Lambers, H., Raven, J. A., Shaver, G. R. & Smith, S. E. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. **Trends Ecol. Evol.** 23, 95–103 (2008).

Laurance, W. F., Camargo, J. L. C., Fearnside, P. M., Lovejoy, T. E., Williamson, G. B., Mesquita, R. C. G., ... Laurance, S. G. W. (2018). An Amazonian rainforest and its fragments as a laboratory of global change. **Biological Reviews**, 93, 223– 247.

Liu, X. et al. N and P stoichiometry of plant and soil in lower subtropical forest successional series in southern China. **Chin. J. Plant Ecol.** 34, 64–71 (2010).

LOVEJOY, T.E.; BIERREGAARD; R.O. Central Amazonian forests and the minimum critical size of ecosystems project. In: GENTRY, A.H., ed. Four neotropical rainforests. New Haven: Yale University Press, 1990. p. 60-71.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C.; OLIVEIRA, A.S. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. Piracicaba: Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fósforo. 1989. 201p.

Malhi, Y. and Wright, J. A.: Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical forest regions, *Phil. T. Royal Soc. Lond.*, 359B, 311–329, 2004.

Malhi Y, Doughty C, Galbraith D. 2011. The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests. *Philos. Trans. R. Soc. B* 366:3225–45.

Malhi, Y. et al. The linkages between photosynthesis, productivity, growth and biomass in lowland Amazonian forests. **Global Change Biol.** (2015)

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. San Diego: Academic Press, 1995. 889 p.

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.

McGrath SP, Zhao FJ, Lombi E. Plant and rhizosphere process involved in phytoremediation of metal-contaminated soils. **Plant Soil.** (2001)

Meir, P.; Kruijt, B.; Broadmeadow, M.; Barbosa, E.; Kull, O.; Carswell, F.E.; Nobre, A.; Jarvis, P.G. (2002) Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area. **Plant, Cell & Environment** 25, 343–357.

Meir, P.; Levy, P. E.; Grace, J.; Jarvis, P. G. 2007 Photo-synthetic parameters from two contrasting woody vegetation types in West Africa. **Plant Ecol.** 192, 277–287.

Mercado, L.M.; Patino, S; Domingue, T.F.; Fyllas, N.M.; Weedon, G.P.; Sitch, S.; Quesada C.A.; Phillips, O.L.; Aragão, L.E.O.C; Malhi, Y. et al. 2011. Variations in Amazon forest productivity correlated with foliar nutrients and modelled rates of photosynthetic carbon supply. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences** 366: 3316–3329.

Metcalfe, D.B.; Asner, G.P.; Martin, R.E.; Espejo, J.E.S.; Huasco, W.H.; Amézquita, F.F.F.; Carranza-Jimenez, L.; Cabrera, D.F.G.; Baca, L.D.; Sinca, F. *et al.* 2014. Herbivory makes major contributions to ecosystem carbon and nutrient cycling in tropical forests. **Ecology Letters** 17: 324–332.

Miller, H.G. 1981 Forest fertilisation: some guiding concepts. **Forestry** 54, 157-167.

Mirmanto E, Proctor J, Green J, Nagy L, Suriantata (1999) Effects of nitrogen and phosphorus fertilization in a lowland evergreen rainforest. **Philos Trans R Soc Lond Ser B Biol Sci** 354:1825–1829

D.C. Nepstad, *et al.* **The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest** *J. Geophys. Res.*, 107 (2002)

Niinemets, Ü. (1999) Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. **New Phytologist** 144, 35–47.

Norby, R. J., Warren, J. M., Iversen, C. M., Medlyn, B. E. & McCurtrie, R. E. CO₂ enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. **Proc. Natl Acad. Sci.** (2010)

Oliveira LAA, Mori SA. A central Amazonian terra-firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodivers Conserv.* (1999).

Ordoñez JC, PMv B, Witte J-PM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R (2009) A global study of relationships between leaf traits, Plant Soil climate and soil measures of nutrient fertility. *Glob Ecol Biogeogr* 18:137–149

Ostertag, R. (2010) Foliar nitrogen and phosphorus accumulation responses after fertilization: an example from nutrient-limited Hawaiian forests. **Plant Soil** 334:85–98

Paoli, G.D.; Curran, L.M. 2007. Soil nutrients limit fine litter production and tree growth in mature lowland forest of southwestern Borneo. *Ecosystems* 10:503-518.

Pasquini SC, Santiago LS (2012) Nutrients limit photosynthesis in seedlings of a lowland tropical forest tree species. **Oecologia** 168:311–319

Plaxton W, Lambers H. 2015. Annual **Plant Reviews**, Volume 48, Phosphorus Metabolism in Plants.

Quesada, C. A. , & Lloyd, J. (2016). **Soil-Vegetation Interactions in Amazonia** In Nagy L., Forsberg B. R., & Artaxo P. (Eds.), Interactions between biosphere, atmosphere and human land use in the Amazon Basin, ecological studies. Berlin Heidelberg: Springer.

Quesada, C.A.; Phillips, O.L.; Schwarz, M. et al. 2012. Basinwide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, 9, 2203–2246.

Quesada, C.A.; 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, C.A; Lloyd, J.; Anderson, L.O; Fyllas, N.M.; Schwarz, M.; Czimczik, C. I.; 2011. Soils of Amazonia with particular reference to the RAINFOR sites. **Biogeosciences**. v.8. 1415-1440.

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.

Reich, P. B.; Schoettle, A. W. Role of phosphorus and nitrogen in photosynthetic and whole plant carbon gain and nutrient use efficiency in eastern white pine. **Oecologia**, v.77, n.1, p.25-33, 1988.

- Reich, Peter & Walters, Michael & Kloeppel, Brian & Ellsworth, David. (1995). Different photosynthesis-Nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. **Oecologia**. 104. 24-30
- Reich, P. B., Oleksyn, J. & Wright, I. J. Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. **Oecologia** 160, 207–212 (2009).
- Ritchie, M. E. 2000. Nitrogen limitation and trophic vs. abiotic influences on insect herbivores in a temperate grassland. **Ecology** 81:1601–1612.
- RICHEY, Jeffrey E.; VICTORIA, Reynaldo L . **Interactions of C, N, P and S Biogeochemical Cycles and Global Change**, v. 4, p. 123, 2013.
- Santiago LS, Wright SJ, Harms KE, Yavitt JB, Korine C, Garcia MN, Turner BL (2012) Tropical tree seedling growth responses to nitrogen, phosphorus and potassium addition. **J Ecol** 100:309–316
- Satterthwaite, F.E. 1941. Synthesis of variance. **Psychometrika** 6: 309-316.
- Sayer, P.; Galloway, G.; Penning-Rowsell, E.; Shen, F.; Wen, K.; Chen, Y.; Le Quesne, T. 2012. **Flood Risk Management: International case studies**. WWF-UK/China and the General Institute of Water Design and Planning, China. Consultation Draft. Ecosystems. 15: 387–400.
- Shaver GR, Melillo JM (1984) Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability. **Ecology** 65:1491–1510
- Silver, W. L.: Is nutrient availability related to plant nutrient use in humid tropical forests?, **Oecologia**, 98, 336–343, 1994.
- Throop, HL., Lerda, MT. 2004. Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: implications for community and ecosystem processes. **Ecosystems** 7:109–133.
- Townsend AR, Cleveland CC, Asner GP, Bustamante MMC (2007) Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. **Ecology** 88:107–118
- Tripler, C.E., Kaushal, S.S., Likens, G.E. & Walter, M.T. (2006) Patterns in potassium dynamics in forest ecosystems. **Ecology Letters**, 9, 451–466.
- Valentine DW, Allen HL (1990) Foliar responses to fertilization identify nutrient limitation in loblolly pine. **Can J Forest Res** 20:144–151
- Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. **Ecology**, 65, 285–298.
- Vitousek, P. M.: Nutrient cycling and nutrient use efficiency, **Am. Nat.**, 119, 553–572, 1982.

Vitousek, P. M. and Sanford, R. L.: Nutrient cycling in moist tropical forest, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17, 137–167, 1986.

Vitousek, P. M.: Nutrient Cycling and Limitation: Hawai'i as a Model System, Princeton University Press, 223 pp., New Jersey, USA, 2004.

Vitousek, P. M.; Sanford, R. L. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.17, n.4, p.137-167, 1986.

Vitousek PM (1998) Foliar and litter nutrients, nutrient resorption, and decomposition in Hawaiian *Metrosideros* polymorpha. **Ecosystems** 1:401–407

Warton DI, Wright ST, Wang Y (2012) Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects. **Methods Ecol Evol** 3:89–101

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.

Worbes, M.; Junk, W.. Dating tropical trees by means of ¹⁴C from bomb tests. **Ecology**. v. 70, n. 2, p. 503-507, 1989.

Wright SJ, Yavitt JB, Wurzbarger N, Turner BL, Tanner EVJ, Sayer EJ, Santiago LS, Kaspari M, Hedin LO, Harms KE, Garcia MN, Corre MD (2011) Potassium, phosphorus or nitrogen limit root allocation, tree growth and litter production in a lowland tropical forest. **Ecology**. doi:10.1890/10-1558.1

Wright SJ, Turner B, Yavitt J, Harms K, Kaspari M, Tanner E, Bujan J, Griffin E, Mayor J, Pasquini S, Sheldrake M, Garcia M. (2018). Plant responses to fertilization experiments in lowland, species-rich, tropical forests. **Ecology**. 99. 10.1002/ecy.2193.

Xiang, D. B., Yong, T. W., Yang, W. Y., Gong, Y. W. Z., Cui, L., Lei, T. (2012). Effect of phosphorus and potassium nutrition on growth and yield of soybean in relay strip intercropping system. **Scientific Research and Essays** 7(3): 342- 351.

Zangerl AR. 2003. Evolution of induced responses to herbivores. **Basic and Applied Ecology** 4: 91–103.

Y. Zhang, S. He, W. Guo, Y. Hu, J. Huang, J. R. Mulcahy and W. D. Wei, Surface-Plasmon-Driven Hot Electron Photochemistry, **Chem. Rev.** (2018) 118, 2927–2954.