

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

TESE DE DOUTORADO

PRODUTIVIDADE E ESTRATÉGIAS DE CONSERVAÇÃO DO NITROGÊNIO EM
FORMAÇÕES VEGETAIS DA PLANÍCIE COSTEIRA DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

Morgana Mósena

Orientadora: Lúcia Rebello Dillenburg

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como um dos requisitos para a obtenção do título de Doutora em Botânica.

Porto Alegre - RS
Março de 2007

Lembra do quanto amanhecemos
Com a luz acesa
Nos papos mais estranhos
Sonhando de verdade
Salvar a humanidade
Ao redor da mesa

...

Que tolos fomos nós, que bom que foi assim
Que achamos um lugar pra ter razão
Distantes de quem pensa que o melhor da vida
É uma estrada estreita e feita de cobiça
Que nunca vai passar por aqui

Lembra de longas primaveras
De andar pela cidade
Saudando novas eras
Sonhando com certeza
Salvar a natureza
Ao final da tarde

...

Seremos sempre assim, sempre que precisar
Seremos sempre quem teve coragem
De errar pelo caminho e de encontrar saída
No céu do labirinto que é pensar a vida
E que sempre vai passar por aí

Nei Lisboa

AGRADECIMENTOS

À Lúcia Rebello Dillenburg, por ter guiado meus passos pelos caminhos da ciência desde abril de 1994. Grande parte do que aprendi ao longo destes anos, devo a ti. Obrigada, de coração! Agradeço também a confiança, a oportunidade e, principalmente, por tu ter novamente topado ser minha orientadora.

Ao parceiro de todas as horas, Márcio, por tudo. Não encontro palavras para expressar o quanto lhe sou grata. Basta dizer que você foi o responsável pelo início, meio e fim deste trabalho. Obrigada pela ajuda em campo, pelo colo nos momentos difíceis, e, principalmente, pela paciência e amor incondicional.

À minha companheira de aventuras, Marlova, por estar sempre disposta a largar seus compromissos e prioridades para me acompanhar nas coletas. Nunca esquecerei tudo o que você fez e faz por mim.

Aos meus pais, Agenor e Nelita, pela vida, pelo amor, e, principalmente, por me ensinarem a dar valor ao que realmente importa. Se não fosse o esforço e a dedicação de vocês não teria conseguido chegar tão longe. Obrigada por tudo e mais um pouco.

Ao Percy (sogrinho), pela construção dos mais lindos, eficientes e duráveis coletores de serrapilheira.

À Bea (sogrinha) e Sália (vovó), pelas comidinhas maravilhosas sempre a nossa espera após as exaustivas coletas de campo.

Ao Celo, pela ajuda a campo e ao Celinho, pela ajuda na construção do coletor de raízes.

Ao Dindo, por permitir a coleta das mudinhas e dos frutos em sua fazenda.

Às fofas Pandora e Carmela, por tornarem menos monótonas as horas gastas em frente ao computador.

Ao Prof. Luís Baptista, por possibilitar a realização do estudo em sua propriedade.

Às prefeituras dos municípios de Arroio do Sal e Porto Alegre, por permitirem a realização do estudo nas unidades de conservação sob sua responsabilidade.

Aos administradores da Reserva Biológica do Lami (Rodrigo Cambará, Maria de Fátima e Patrícia Witt), por terem facilitado a realização do trabalho na Reserva.

Aos administradores do Parque Natural Tupancy (Dona Marta e seu Neri), por terem facilitado a realização do trabalho na matinha arenosa de Arroio do Sal.

Ao Prof. Luís Mauro Rosa, por ter garantido a permanência dos experimentos durante três anos na Faculdade de Agronomia e, especialmente, por ter cedido espaço e tolerado as minhas bagunças em seu laboratório.

Ao Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da Faculdade de Agronomia, pela concessão da área que possibilitou a realização dos experimentos.

Aos colegas do Laboratório de Ecofisiologia Vegetal, Carla, André, mas especialmente, Luciana (desculpa, guria!!!), Cláudia e Dan, pela ajuda imprescindível em várias ocasiões.

À Tanise, pela ajuda, e, principalmente, por cuidar das minhas plantinhas quando eu não estava por perto.

À Marisa, pela ajuda e sugestões.

À PROPESQ e a FAPERGS, pelo auxílio financeiro.

À Capes, pela bolsa de doutorado.

À Banca examinadora do trabalho de qualificação, pelas excelentes sugestões.

À Banca examinadora, pelo tempo despendido na avaliação da tese.

E finalmente, à Universidade Federal do Rio Grande do Sul, por seu ensino gratuito e de excelente qualidade, por ter sido minha segunda casa durante 14 anos. Sentirei saudades!!!

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	15
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	18
CAPÍTULO 1 – PRODUTIVIDADE E EFICIÊNCIA NO USO DE NITROGÊNIO EM MATAS DA PLANÍCIE COSTEIRA DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL.....	20
RESUMO.....	21
ABSTRACT.....	22
INTRODUÇÃO.....	23
MATERIAL & MÉTODOS.....	27
Áreas de estudo.....	27
Parâmetros climáticos.....	32
Parcelas experimentais.....	32
Parâmetros edáficos.....	33
Produção de serrapilheira.....	33
Estoque de serrapilheira e coeficiente de decomposição (k).....	36
Biomassa de raízes finas.....	38
Concentração de N na serrapilheira.....	39
Eficiência no uso (EUN) e na absorção de N (EAN).....	39
Análise estatística.....	40
RESULTADOS.....	40
DISCUSSÃO.....	55
CONCLUSÕES.....	65
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	68
CAPÍTULO 2 – ESTRATÉGIAS DE CONSERVAÇÃO DO NITROGÊNIO EM ESPÉCIES ARBÓREAS DE UMA FORMAÇÃO DE RESTINGA ARENOSA DA PLANÍCIE COSTEIRA DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL.....	75
RESUMO.....	76
ABSTRACT.....	77

INTRODUÇÃO.....	78
MATERIAL & MÉTODOS.....	82
Área de estudo.....	82
Localização.....	82
Geomorfologia.....	82
Clima.....	84
Solo.....	84
Vegetação.....	84
Seleção e descrição das espécies.....	86
<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb. (Thymelaeaceae).....	88
<i>Erythroxylum argentinum</i> O. E. Schulz (Erythroxylaceae).....	88
<i>Lithrea brasiliensis</i> March. (Anacardiaceae).....	88
<i>Eugenia myrcianthes</i> Nied. (Myrtaceae).....	89
<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke (Lamiaceae).....	89
<i>Randia ferox</i> (Cham. & Schlth.) DC. (Rubiaceae).....	89
Indivíduos amostrados.....	90
Parâmetros avaliados.....	90
Longevidade foliar (LF).....	90
Área foliar e massa foliar por área (MFA).....	90
Concentração de N em folhas maduras (N_m) e senescentes (N_s).....	92
Concentração de clorofilas totais.....	93
Índices de conservação do N.....	93
Análise estatística.....	94
RESULTADOS.....	94
DISCUSSÃO.....	100
CONCLUSÕES.....	112
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	114
CAPÍTULO 3 – EFEITO DA DISPONIBILIDADE DE NITRÔGENIO SOBRE O CRESCIMENTO E AS ESTRATÉGIAS DE CONSERVAÇÃO DESTE NUTRIENTE EM ESPÉCIES ARBÓREAS PERENIFÓLIAS E CADUCIFÓLIAS CO-OCORRENTES EM FORMAÇÕES DE RESTINGA DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL.....	122
RESUMO.....	123

ABSTRACT.....	124
INTRODUÇÃO.....	125
MATERIAL & MÉTODOS.....	128
Condições de cultivo.....	128
Espécies estudadas.....	130
Obtenção das mudas.....	130
Tratamentos.....	131
Experimento 1.....	131
Experimento 2.....	133
Parâmetros avaliados.....	135
Longevidade foliar (LF).....	135
Área foliar e massa foliar por área (MFA).....	135
Concentração de N em folhas maduras (N_m) e senescentes (N_s).....	137
Concentração de clorofilas totais.....	138
Índices de conservação do N.....	138
Análise estatística.....	139
RESULTADOS.....	140
DISCUSSÃO.....	154
CONCLUSÕES.....	162
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	163
DISCUSSÃO GERAL.....	168
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	170

RELAÇÃO DE TABELAS

CAPÍTULO 1

- Tabela 1:** Principais características das áreas de estudo onde se situam os três fragmentos florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil..... 28
- Tabela 2:** Análise química do solo nos fragmentos florestais da planície costeira do Rio grande do Sul. Coletas realizadas até a profundidade de 30 cm. Valores apresentados são médias acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância (n = oito coletas). Letras distintas indicam diferenças significativas entre os fragmentos florestais ($P \leq 0.05$)..... 34
- Tabela 3:** Produção anual e contribuições percentuais das frações da serrapilheira nos fragmentos florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul. Valores apresentados são médias acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0.05$). Letras minúsculas comparam os anos de estudo no mesmo fragmento florestal e letras maiúsculas comparam os fragmentos florestais no mesmo ano de estudo. Nas linhas das médias entre os anos, letras maiúsculas comparam os fragmentos florestais entre si (n = 24 meses). Nos resultados sem a influência do furacão o mês de março de 2004 foi retirado das análises em todas as áreas de estudo..... 47
- Tabela 4:** Serrapilheira acumulada sobre o solo (SA), coeficiente de decomposição da serrapilheira (k), concentração de N na fração foliar da serrapilheira (N_f), eficiência na absorção de N (EAN) e eficiência no uso de N (EUN) nos fragmentos florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. Valores apresentados são médias, acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0.05$). Letras minúsculas comparam os fragmentos florestais em um mesmo ano de estudo e letras maiúsculas comparam os anos de estudo no mesmo remanescente florestal. Nas linhas das médias entre os anos, letras maiúsculas comparam os fragmentos florestais entre si..... 52
- Tabela 5:** Produção de serrapilheira (PS), coeficiente de decomposição (k), tempo médio de renovação da serrapilheira (T_m) e eficiência no uso de nitrogênio (EUN) em alguns ecossistemas florestais brasileiros..... 56

CAPÍTULO 2

Tabela 1: Resultado da análise do solo coletado nas moitas arbóreo-arbustivas da formação de restinga arenosa da Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Valores apresentados são médias acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância (n = quatro coletas)..... 85

Tabela 2: Longevidade foliar (LF), área foliar (AF) e massa foliar por área (MFA) avaliadas nas espécies da formação de restinga arenosa da Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Valores apresentados são médias*, acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0.05$), onde minúsculas comparam as espécies entre si e maiúsculas comparam as fenologias foliares..... 95

Tabela 3: Concentração de N em folhas maduras (N_m), relação carbono e nitrogênio em folhas maduras ($C:N_m$) e senescentes ($C:N_s$) e concentração de clorofilas totais (Cl_{total}) avaliadas nas espécies da formação de restinga arenosa da Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Valores apresentados são médias*, acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0.05$), onde minúsculas comparam as espécies entre si e maiúsculas comparam as fenologias foliares..... 96

Tabela 4: Proficiência na reabsorção de N (PRN), eficiência na reabsorção de N (ERN), tempo de retenção do N (TRN) e eficiência no uso de N (EUN) avaliadas nas espécies da formação de restinga arenosa da Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Valores apresentados são médias*, acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0.05$), onde minúsculas comparam as espécies entre si e maiúsculas comparam as fenologias foliares..... 97

Tabela 5: Coeficientes de correlação entre os parâmetros avaliados nas espécies da RBL, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Correlações significativas ($P \leq 0.05$) estão mostradas em negrito..... 99

CAPÍTULO 3

Tabela 1: Concentração dos macronutrientes ($mM.L^{-1}$) nas soluções nutritivas utilizadas nos experimentos..... 134

RELAÇÃO DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- Figura 1:** Imagem de satélite indicando a localização do fragmento de mata pluvial, município de Dom Pedro de Alcântara, Rio Grande Sul, Brasil. O retângulo vermelho indica a área onde foram selecionadas as duas parcelas de estudo..... 29
- Figura 2:** Imagem de satélite indicando a localização do fragmento de mata arenosa, município de Arroio do Sal, Rio Grande Sul. O retângulo vermelho indica a área onde foram selecionadas as duas parcelas de estudo..... 30
- Figura 3:** Imagem de satélite indicando a localização da Reserva Biológica do Lami, município de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, às margens do Lago Guaíba. O retângulo vermelho indica a localização do fragmento de mata ciliar às margens do Arroio Lami, onde foram selecionadas as duas parcelas do estudo..... 31
- Figura 4:** Coletor de serrapilheira instalado no interior do fragmento de mata pluvial, Dom Pedro de Alcântara, Rio grande do Sul..... 35
- Figura 5:** Coleta da serrapilheira acumulada sobre a superfície do solo, fragmento de mata arenosa, Arroio do Sal, Rio Grande do Sul..... 37
- Figura 6:** Parâmetros climáticos obtidos nas estações meteorológicas de Torres (a, c, e), a mais próxima dos fragmentos de mata pluvial e mata arenosa, e de Porto Alegre (b, d, f), a mais próxima do fragmento de mata ciliar. Nas figuras 2a e 2b, as barras pretas indicam a precipitação total mensal durante o período de estudo (jun/2003–mai/2005) e as barras hachuradas indicam a precipitação total mensal histórica (1961–1990). Nas figuras 2c e 2d, as linhas contínuas indicam a temperatura média mensal no decorrer do estudo e as linhas pontilhadas a temperatura média mensal histórica. Nas figuras 2e e 2f, as linhas contínuas indicam a insolação total mensal no decorrer do estudo e as linhas pontilhadas a insolação total mensal histórica..... 42
- Figura 7:** Produção mensal de serrapilheira nos fragmentos de matas pluvial (a), arenosa (b) e ciliar (c) no decorrer do período de estudo (jun/2003–mai/2005). A linha pontilhada indica a produção de serrapilheira na parcela 1 (n = seis coletores), a linha tracejada a produção de serrapilheira na parcela 2 (n = seis coletores) e a linha contínua a produção média de serrapilheira entre as duas parcelas (n = 12 coletores). Os asteriscos indicam o mês em que ocorreu o furacão. As setas finas indicam os equinócios de primavera e as setas grossas os equinócios de outono..... 44





Figura 8: Participação das frações componentes da serrapilheira nos fragmentos de matas pluvial (a), arenosa (b) e ciliar (c) no decorrer do período de estudo (jun/2003–mai/2005).  folhas,  ramos ≤ 2cm,  partes reprodutivas e  miscelânea..... 45

Figura 9: Produção total de serrapilheira nos fragmentos de matas pluvial (a), arenosa (b) e ciliar (c). A linha contínua indica a média mensal na produção de serrapilheira entre os dois anos de estudo e a linha pontilhada indica a média mensal do comprimento do dia neste período. Nos resultados apresentados o mês de março de 2004 foi retirado das análises (sem efeito do furacão). 50

Figura 10: Relação entre a disponibilidade de N no solo e produção total de serrapilheira (a), biomassa total de raízes finas (b) e eficiência no uso de N (c) nos três fragmentos florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul. Nas figuras 4a e 4c, os pontos representam as duas parcelas e as quatro estações do ano (médias dos dois anos de estudo). Na figura 4b, os pontos representam as duas parcelas e as duas datas de coleta de raízes (set e dez/03). Símbolos: ● = mata pluvial, ▼ = mata arenosa, ■ = mata ciliar..... 51

Figura 11: Biomassa de raízes finas na superfície do solo dos três fragmentos florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul. As barras horizontais correspondem aos valores médios (n = 12) acompanhadas pela barra do erro padrão da análise de variância. Na legenda, os valores entre parênteses correspondem à biomassa total de raízes finas (ton.ha⁻¹) acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os remanescentes florestais (P≤0.05)..... 53

Figura 12: Relação entre a produção de serrapilheira e biomassa total de raízes finas nos três fragmentos florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul. Os pontos correspondem às médias dos anos de estudo, em cada mata. Símbolos: ● = mata pluvial, ▼ = mata arenosa, ■ = mata ciliar..... 67

CAPÍTULO 2

Figura 1: Imagem de satélite indicando a localização da área de estudo. A formação de restinga arenosa escolhida situa-se nos limites da Reserva Biológica do Lami (RBL), a qual está localizada às margens do Lago Guaíba, município de Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Na imagem, a linha vermelha corresponde à trilha principal da RBL, ao longo da qual foram selecionados os indivíduos das espécies vegetais estudadas..... 83

Figura 2: Espécies selecionadas nas moitas arbóreo-arbustivas da formação de restinga arenosa da Reserva Biológica do Lami (RBL), Porto Alegre, Rio Grande do Sul. A) *Daphnopsis racemosa* (embira-branca), B) *Erythroxylum argentinum* (cocão), C) *Lithrea brasiliensis* (aroeira-brava), D) *Eugenia myrcianthes* (pessegueiro-do-campo), E) *Vitex megapotamica* (tarumã) e F) *Randia ferox* (limoeiro-do-mato). Os desenhos foram retirados do trabalho de Possamai (1997)..... 87

Figura 3: Reserva Biológica do Lami (RBL), Porto Alegre, Rio Grande do Sul. A) Aspecto geral das moitas arbóreo-arbustivas ocorrentes ao longo da trilha principal da RBL, B) indivíduo de *E. argentinum* selecionado para o estudo, C) marcação de folhas recém emergidas de *D. racemosa* para determinação da longevidade, D) folhas desta mesma espécie cerca de 45 dias após a marcação..... 91

Figura 4: Relações entre alguns dos parâmetros avaliados nas espécies da RBL, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. MFA = massa foliar por área, LF = longevidade foliar, N_m = concentração de N em folhas maduras, ERN = eficiência na reabsorção de N, PRN = proficiência na reabsorção do N, Cl_{total} = concentração de clorofilas totais, EUN = eficiência no uso de N, TRN = tempo de retenção do N. Cada ponto representa um indivíduo. Símbolos: ● = *D. racemosa*, ■ = *E. argentinum*, ▲ = *L. brasiliensis* (perenifólias), ○ = *E. myrcianthes*, □ = *V. megapotamica*, △ = *R. ferox* (caducifólias)..... 104

CAPÍTULO 3

Figura 1: Área ao ar-livre cedida pelo Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da Faculdade de Agronomia da UFRGS para a realização dos experimentos. Verificar a presença da tela de polietileno (sombrite) sobre as plantas..... 129

Figura 2: Recipientes provisórios (copos de água mineral) utilizados para acondicionar as mudinhas do experimento 2, antes destas serem transplantadas para os recipientes de cultivo definitivos e ter início a imposição dos tratamentos de N..... 132

Figura 3: Folhas marcadas para determinação da longevidade em mudas do experimento 2. A) *D. racemosa*, B) *E. argentinum*, C) *L. brasiliensis*, D) *E. myrcianthes*, E) *V. megapotamica* e F) *R. ferox*... 136

Figura 4: Aspecto geral dos indivíduos mais representativos de cada espécie estudada no experimento 1, cultivados sob alto, médio e baixo nível de N (da esquerda para a direita). A) *D. racemosa*, B) *E. argentinum*, C) *E. myrcianthes* e D) *V. megapotamica*. A escala presente ao lado das plantas corresponde a 80 cm..... 141

Figura 5: Aspecto geral dos indivíduos mais representativos de cada espécie estudada no experimento 2, cultivados sob alto, médio e baixo nível de N (da esquerda para a direita). A) *D. racemosa*, B) *E. argentinum*, C) *L. brasiliensis*, D) *E. myrcianthes* e E) *V. megapotamica* e F) *R. ferox*. A escala presente ao lado das plantas corresponde a 80 cm..... 142

Figura 6: Diâmetro do caule (DC), comprimento da parte aérea (CPA) e taxa de crescimento relativo (TCR) avaliados em resposta aos três níveis de N, ao final dos experimentos 1 (a, c, d) e 2 (b, d, f). Valores apresentados são médias (n = quatro indivíduos por tratamento), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0.05$), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma espécie e maiúsculas comparam as espécies dentro do mesmo tratamento de N..... 143

Figura 7: Biomassa total da planta (BP), biomassa total de raízes (BR) e razão de biomassa entre raiz e parte aérea (RT:PA) avaliados em resposta aos três níveis de N, ao final dos experimentos 1 (a, c, e) e 2 (b, d, f). Valores apresentados são médias (n = quatro indivíduos por tratamento), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0.05$), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma espécie e maiúsculas comparam as espécies dentro do mesmo tratamento de N..... 144

Figura 8: Longevidade foliar (LF), área foliar (AF) e massa foliar por área (MFA) avaliadas em resposta aos três níveis de N, nos experimentos 1 (a, c, d) e 2 (b, d, f). Valores apresentados são médias (n = quatro indivíduos por tratamento), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0.05$), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma espécie e maiúsculas comparam as espécies dentro do mesmo tratamento de N..... 146

Figura 9: Concentração de N (N_m), relação C:N ($C:N_m$) e concentração de clorofilas totais (Cl_{total}) avaliadas em folhas maduras em resposta aos três níveis de N, nos experimentos 1 (a, c, e) e 2 (b, d, f). Valores apresentados são médias (n = três indivíduos por tratamento), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0.10$), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma espécie e maiúsculas comparam as espécies dentro do mesmo tratamento de N..... 148

Figura 10: Proficiência na reabsorção de N (PRN), eficiência na reabsorção de N (ERN) e eficiência no uso de N (EUN) avaliadas em resposta aos três níveis de N, nos experimentos 1 (a, c, e) e 2 (c, d, f). Valores apresentados são médias (n = três indivíduos por tratamento), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0.10$), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma espécie e maiúsculas comparam as espécies dentro do mesmo tratamento de N..... 149

Figura 11: Diâmetro do caule (a), comprimento da parte aérea (b), taxa de crescimento relativo (c), biomassa total da planta (d), biomassa total de raízes (e) e razão de biomassa entre raiz e parte aérea (f) avaliados nas espécies perenifólias e caducifólias ao final do experimento 2, em resposta aos três níveis de N. Valores apresentados são médias (n = doze indivíduos por tratamento), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0,05$), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma fenologia e maiúsculas comparam as fenologias dentro do mesmo tratamento de N..... 151

Figura 12: Longevidade foliar (a), área foliar (b), massa foliar por área (c), concentração foliar de N (d), relação C:N (e) e concentração de clorofilas totais (f) avaliadas nas espécies perenifólias e caducifólias do experimento 2, em resposta aos três níveis de N. Valores apresentados são médias (n = doze indivíduos por tratamento para LF e nove para os demais parâmetros), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0,05$), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma fenologia e maiúsculas comparam as fenologias dentro do mesmo tratamento de N. Os pontos à esquerda do gráfico correspondem aos valores médios dos parâmetros obtidos no campo (Tabelas 2 e 3 do capítulo 2). Letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre as fenologias foliares. Símbolos: ● perenifólias, ○ caducifólias..... 152

Figura 13: Proficiência na reabsorção de N (a), eficiência na reabsorção de N (b), eficiência no uso de N (c) e tempo de retenção do N (d) avaliadas nas espécies perenifólias e caducifólias do experimento 2, em resposta aos três níveis de N. Valores apresentados são médias (n = nove indivíduos por tratamento), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0,05$), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma fenologia e maiúsculas comparam as fenologias dentro do mesmo tratamento de N. Os pontos à esquerda do gráfico correspondem aos valores médios dos parâmetros obtidos no campo (Tabela 4 do capítulo 2). Letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre as fenologias foliares. Símbolos: ● perenifólias, ○ caducifólias..... 153

INTRODUÇÃO GERAL

A planície costeira do Rio Grande do Sul estende-se da latitude 33°45'S no Arroio Chuí, município de Santa Vitória do Palmar, até a latitude 29°15'S no Rio Mampituba, município de Torres, abrangendo uma área aproximada de 35.000 km². Esta planície caracteriza-se por ser baixa, arenosa e apresentar cerca de 600 km de comprimento e até 120 km de largura em alguns pontos (Fortes, 1959; Suguio & Martin, 1987; Villwock, 1993). A vegetação que ocorre sobre ela é composta por um imenso mosaico de comunidades florística- e estruturalmente diferenciadas, classificadas em quatro tipos: pioneira (dunas, banhados, rochedos), campestre (campos arenosos secos e úmidos), savânica (parques de butiás) e florestal (matas pluviais, arenosas, paludosas e ciliares) (Waechter, 1990; Waechter, 1992).

Por estarem localizadas próximas a regiões densamente povoadas, como o Litoral Norte e as margens do Lago Guaíba, as formações vegetais da planície costeira têm sido descaracterizadas e destruídas pelos mais diversos tipos de interferência humana. As que ainda apresentam características originais encontram-se restritas a manchas isoladas em propriedades particulares ou protegidas em unidades de conservação. Apesar do grande número de estudos realizados nestas formações vegetais (e.g. Valls, 1975; Pfadenhauer & Ramos, 1979; Dillenburg *et al.*, 1992; Rossoni & Baptista, 1994/1995; Waechter & Jarenkow, 1998; Schlindwein, 2006) a maioria analisou principalmente características florísticas e fitossociológicas da vegetação, praticamente não existindo informações a respeito da dinâmica de funcionamento destes ambientes.

Sabe-se que os solos sobre os quais se desenvolvem as formações vegetais da planície costeira apresentam baixa disponibilidade de nitrogênio (N), e baixa capacidade de retenção de água, devido à predominância de areia (Dillenburg *et al.*, 1992). Em

ecossistemas oligotróficos, apesar da baixa oferta nutricional, muitas plantas conseguem alcançar a atividade metabólica necessária para manter sua capacidade competitiva (Larcher, 2000). Isto porque, nestes ambientes, ocorre a seleção de características vegetais que reduzem as perdas de nutrientes como elevada longevidade foliar, crescimento lento, alta massa foliar área, baixa capacidade fotossintética, alto investimento em defesas químicas, baixo grau de lixiviação de nutrientes dos tecidos foliares, alta eficiência na reabsorção e no uso de nutrientes, elevada razão raiz:parte aérea e associação simbiótica com fungos micorrízicos (Chapin, 1980; Feller *et al.*, 1999).

Em ecossistemas florestais, a produtividade primária geralmente é avaliada através da produção de serrapilheira, por esta ser a principal via de retorno de matéria orgânica e nutrientes da vegetação para o solo (Vitousek, 1982). A liberação de nutrientes durante a decomposição da serrapilheira fornece grande parte do N necessário para o crescimento vegetal, o que torna este processo extremamente importante para a manutenção da fertilidade, principalmente, em ambientes oligotróficos (Aerts, 1997; Lambers *et al.*, 1998). Por ser um dos nutrientes que mais afetam o crescimento (Marschner, 1997), limitações na disponibilidade de N podem selecionar plantas que utilizam mais eficientemente este nutriente (Yasumura *et al.*, 2002). Vitousek (1982) demonstrou uma forte e inversa relação entre o N circulante em vários ecossistemas florestais e a eficiência de uso deste elemento pela vegetação, o que implica que, à medida que a disponibilidade de N às plantas diminui, a eficiência em seu uso pela vegetação aumenta.

Em média, metade do N investido em folhas maduras é reciclado durante a senescência (Aerts, 1996), fazendo com que o processo de reabsorção de N seja considerado um importante mecanismo de conservação do N (Chapin, 1980; Chabot &

Hicks, 1982). Plantas que reciclam internamente uma grande proporção de N são menos dependentes da absorção do solo (Aerts, 1996). O N que não é reabsorvido estará novamente disponível para a planta somente após a decomposição das folhas senescentes e a mineralização do N (Aerts, 1997). Entretanto, o N mineralizado poderá ser incorporado ao estoque de N estável do solo, perdido através da lixiviação ou imobilizado pelos microorganismos do solo, tornado-se indisponível para a absorção radicular (Aerts, 1997).

As formações vegetais da planície costeira do Rio Grande do Sul oferecem um interessante sistema para o estudo de estratégias de conservação do N, pois estão assentadas sobre solos muito pobres; no entanto, a vegetação é muito contrastante (Rossoni, 1993; Brum, 1995; Nunes, 2001). Apesar do predomínio de espécies perenifólias nestas formações vegetais, também se pode observar a ocorrência de algumas poucas espécies caducifólias (Dillenburg *et al.*, 1992; Rossoni, 1993; Brum, 1995). Além disto, em algumas das formações florestais, características estruturais freqüentemente associadas a florestas oligotróficas, como baixo porte do estrato arbóreo e presença de folhas escleromórficas não são observadas.

Neste trabalho, foram utilizadas diferentes abordagens (estudos em nível de comunidade e de espécie e, neste último caso, estudos a campo e em casa de vegetação) para caracterizar a produtividade e as estratégias de conservação do N em formações vegetais da planície costeira do Rio Grande do Sul. Para o estudo em nível de comunidade foram selecionados três fragmentos florestais bastante distintos quanto à sua composição florística. Para o estudo em nível de espécie, foi selecionada uma formação de moitas arbóreo-arbustivas característica das restingas arenosas deste Estado. Assim, este estudo se propôs, de forma pioneira, a caracterizar e comparar, tanto em nível de comunidade quanto de espécies, as estratégias de conservação do N em diferentes

formações vegetais.

Neste sentido, a tese foi estruturada em três capítulos. No primeiro, foram avaliadas e comparadas a produtividade primária e a eficiência no uso de N em três fragmentos florestais ocorrentes na planície costeira do Rio Grande do Sul. No segundo capítulo, foram avaliadas e comparadas a campo as diferentes estratégias de conservação do N apresentadas por espécies arbóreas perenifólias e caducifólias comuns em moitas de uma formação de restinga arenosa da planície costeira deste Estado. Finalmente, no terceiro capítulo, sob condições experimentais, foi analisado o efeito de três níveis de disponibilidade de N inorgânico sobre as estratégias de conservação deste nutriente, utilizando-se como plantas alvo as mesmas espécies selecionadas para o estudo relatado no capítulo 2, porém trabalhando com plantas em vasos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aerts, R. (1996) Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84: 597-608.
- Aerts, R. (1997) Nitrogen partitioning between resorption and decomposition pathways: a trade-off between nitrogen use efficiency and litter decomposability? *Oikos*, 80: 603-606.
- Brum, L.P. (1995) *Levantamento fitossociológico do estrato arbóreo de uma mata de restinga na Reserva Biológica do Lami, RS*. Monografia de Bacharelado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Chabot, B.F. & Hicks, D. J. (1982) The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 229-259.
- Chapin III, F.S. (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 233-260.
- Dillenburg, L.R., Waechter, J.L. & Porto, M.L. (1992) Species composition and structure of a sandy coastal plain forest in northern Rio Grande do Sul, Brazil. *Coastal plant communities in Latin America* (ed U. SEELIGER), pp. 349-366. Academic Press, San Diego.
- Feller, I.C., Whigham, D.F., O'Neil, J.P. & McKee, K.L. (1999) Effects of nutrient enrichment on

- within-stand cycling in a mangrove forest. *Ecology*, 80: 2193-2205.
- Fortes, A.B. (1959) *Geografia física do Rio Grande do Sul*. Editora Globo, Porto Alegre.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. & Pons, T.L. (1998) *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Larcher, W. (2000) *Ecofisiologia vegetal*. Rima, São Paulo.
- Marschner, H. (1997) *Mineral nutrition of higher plants*. 2ed. Academic Press, San Diego.
- Nunes, C.C. (2001) *Estudo fitossociológico e análise foliar de um remanescente de mata atlântica em Dom Pedro de Alcântara, RS*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Pfadenhauer, J. & Ramos, R.F. (1979) Um complexo de vegetação entre dunas e pântanos próximo a Tramandaí, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia*, série botânica, Porto Alegre, 25: 17-26.
- Rossoni, M.G. (1993) *Estudo fitossociológico da mata de restinga no balneário Rondinha Velha, Arroio do Sal, RS*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Rossoni, M.G. & Baptista, L.R.M. (1994/1995) Composição florística da mata de restinga, Balneário Rondinha Velha, Arroio do Sal, RS, Brasil. *Pesquisas (Botânica)*, 45: 115-131.
- Schindwein, C.C.D., Fett-Neto, A.G. & Dillenburg, L.R. (2006) Chemical and mechanical changes during leaf expansion of four woody species of a dry restinga woodland. *Plant Biology*, 8: 430-438.
- Suguió, K. & Martin, L. (1987) Classificação de costas e evolução geológica das planícies litorâneas quaternárias do sudeste e sul do Brasil. *Aciesp*, 54: 1-28.
- Valls, J.F.M. (1975) Estudos botânicos no Parque Estadual de Torres, Rio Grande do Sul. I: Levantamento florístico da área da Guarita. *Iheringia*, série botânica, Porto Alegre, 20: 35-57.
- Villwock, J.A. (1993) A costa brasileira: geologia e evolução. *Aciesp*, 87(1): 1-15.
- Vitousek, P. (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 119: 553-572.
- Waechter, J.L. (1990) Comunidades vegetais das restingas do Rio Grande do Sul. *Aciesp*, 3: 1-21.
- Waechter, J.L. (1992) *O epifitismo vascular na planície costeira do Rio Grande do Sul*. Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- Waechter, J.L. & Jarenkow, J.A. (1998) Composição e estrutura do componente arbóreo nas matas turfosas do Taim, Rio Grande do Sul. *Biotemas*, 11: 45-69.
- Yasamura, Y., Hikosaka, K., Matsui, K. & Hirose, T. (2002) Leaf-level nitrogen-use efficiency of canopy and understorey species in a beech forest. *Functional Ecology*, 16: 826-834.

CAPÍTULO 1

PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA E EFICIÊNCIA NO USO DE NITROGÊNIO EM
MATAS DA PLANÍCIE COSTEIRA DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

Morgana Mósená¹ & Lúcia Rebello Dillenburg^{1,2}

¹Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Campus do Vale, Avenida Bento Gonçalves 9500 - CEP: 91501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. ²Autora para correspondência (fax: + 55051 3316 7670; e-mail: lucia.dillenburg@urfgs.br).

Palavras-chave: produção de serrapilheira, decomposição da serrapilheira, eficiência no uso de nitrogênio.

RESUMO

A relação entre produtividade primária e eficiência no uso de nitrogênio (N) foi investigada em três fragmentos florestais situados sobre solos pobres na planície costeira do Rio Grande do Sul. A produtividade foi estimada através da produção de serrapilheira, a partir da qual, determinou-se, também, o coeficiente de decomposição (k) e as eficiências na absorção (EAN) e no uso de N (EUN). A quantidade de serrapilheira produzida foi avaliada durante 24 meses, utilizando-se coletores com 0,25 m² de área. A biomassa de raízes finas foi obtida a partir da extração de cilindros de solo em quatro diferentes profundidades. Nos três fragmentos florestais, a produção de serrapilheira mostrou ser um processo sazonal, sendo as maiores quantidades de material depositadas na primavera. Foram verificadas diferenças significativas na produtividade das três matas. Os valores médios obtidos para o coeficiente k foram similares nos três fragmentos e o tempo médio de renovação do estoque de serrapilheira foi inferior a um ano. No estudo, foi verificada relação inversa entre a disponibilidade de N no solo e a produção de raízes finas. Os fragmentos florestais estudados apresentaram diferentes estratégias de conservação de N. Nas matas onde a produtividade foi mais elevada, ou o N esteve mais disponível ou EAN e EUN foram maiores. Na mata menos produtiva, as espécies mostraram-se menos eficientes em utilizar o N, mas ocorreu uma maior alocação de carbono para a produção de raízes finas, as quais se mostraram eficientes em absorver o N do solo.

ABSTRACT

The relationship between primary productivity and nitrogen use efficiency was investigated in three forest fragments located in nutrient-poor soils on the coastal plain of Rio Grande do Sul. Productivity was estimated by means of litter production, which was also used to calculate annual decay rate (k), and nitrogen absorption (EAN) and use (EUN) efficiencies. The amount of litter production was measured for 24 months, with 0.25 m² litter traps. Fine roots biomass was measured by the extraction of soil cylinders from four different depths. Litterfall in the three forest fragments was a seasonal process, with larger amounts of litter deposited on spring. Significant differences in productivity were found between the fragments. The mean values of k were similar in the three fragments, and the mean time for litter turnover was less than one year. An inverse relationship between soil N availability and fine root production was observed. The fragments demonstrated different strategies for N conservation. In the fragments with higher productivity, either N was more available or EAN and EUN were higher. In the fragment with the lowest productivity, EUN were also the lowest, but a larger amount of carbon was allocated to the production of fine roots, which proved to be efficient in the uptake of soil N.

INTRODUÇÃO

Produtividade primária pode ser definida como a diferença entre a assimilação de carbono (C) pela vegetação através do processo fotossintético e a perda de C através da respiração (Clark *et al.*, 2001). As unidades utilizadas para expressá-la dependem da proposta do estudo, mas a massa de C, por unidades de área e de tempo, é comumente utilizada (Gurevitch *et al.*, 2002). A produtividade primária é geralmente avaliada através de métodos indiretos (Clark *et al.*, 2001), devido às dificuldades associadas a uma avaliação direta, na qual todas as perdas de C (e.g. queda de folhas, morte de ramos e raízes, dispersão de pólen, frutos e sementes, ataque por herbívoros e liberação de compostos voláteis e exsudados radiculares) precisam ser consideradas. Em ecossistemas florestais, uma parte substancial da produtividade primária anual retorna ao solo como detrito orgânico, na forma de serrapilheira (Olson, 1963; Clark *et al.*, 2001). Por este motivo, a produção de serrapilheira tem sido intensivamente estudada, pois, além de ser a principal via de transferência de matéria orgânica e nutrientes da vegetação para o solo (Vitousek, 1982; Proctor *et al.*, 1983; Kavadias *et al.*, 2001), fornece um índice de produtividade relativamente fácil de ser avaliado, devido à metodologia simples e de baixo custo (Mello & Porto, 1997). Segundo Proctor (1983), a medição da produção de serrapilheira permite, ainda, quantificar o gasto de nutrientes por unidade de biomassa produzida e, quando combinada com informações sobre o estoque de serrapilheira sobre a superfície do solo, determinar as taxas de decomposição.

A produtividade primária pode ser limitada pelo clima, especialmente temperatura e umidade inadequadas para o crescimento vegetal, e, também, pela baixa disponibilidade de nutrientes no solo (Gurevitch *et al.*, 2002). Quando as condições edáficas são favoráveis ao crescimento, as plantas possuem alta concentração de nutrientes

associados ao metabolismo, mas quando a disponibilidade de recursos no solo é escassa, as plantas apresentam baixa taxa de aquisição de nutrientes, em sintonia com baixas taxas de crescimento (Chapin, 1980; Lambers *et al.*, 1998).

O nitrogênio (N), por ser um dos principais constituintes de moléculas orgânicas (e.g. proteínas, hormônios, clorofila), é necessário em quantidades relativamente grandes, mas sua disponibilidade na maioria dos solos é limitada (Gurevitch *et al.*, 2002), o que pode selecionar plantas que utilizam mais eficientemente este nutriente (Yasumura *et al.*, 2002). O conceito de eficiência no uso de N (EUN), definido por Chapin (1980) como sendo a produtividade por unidade de N absorvido ou perdido, tem sido freqüentemente utilizado em estudos sobre a adaptação das plantas a diferentes níveis de disponibilidade deste nutriente (e.g. Vitousek, 1982; Shaver & Melillo, 1984; Cuevas & Medina, 1986; Smith *et al.*, 1998). Vitousek (1982) utilizou a relação entre a quantidade de serrapilheira produzida e a quantidade de N nela existente para indicar a eficiência de um dado ecossistema na utilização deste nutriente. Ecossistemas altamente eficientes seriam aqueles que apresentam limitações nutricionais à produtividade primária (Silver, 1994), sendo compostos por espécies capazes de reutilizar e/ou reter internamente grandes proporções de N, sendo quase independentes do estoque presente no solo (Pérez *et al.*, 2003). Berendse & Aerts (1987) propuseram um índice de EUN similar ao de Vitousek (1982), mas distinguiram dois componentes: a produtividade gerada por este elemento e o tempo de retenção do mesmo na planta, sendo o produto entre estes dois parâmetros igual à eficiência no seu uso.

Grande parte dos nutrientes presentes em florestas que se desenvolvem sobre solos pobres está presa à matéria orgânica, de forma que a decomposição constitui uma rota crítica para a manutenção da produtividade (Cuevas & Medina, 1986). Segundo Knops *et al.* (2002), a matéria orgânica é responsável por mais de 90% do estoque de N presente

em ecossistemas terrestres. A liberação de nutrientes durante a decomposição da matéria orgânica é extremamente importante para a manutenção da fertilidade do solo e o crescimento das plantas (Lavelle *et al.*, 1993). Condições de elevada umidade e temperatura favorecem altas taxas de decomposição, enquanto condições de baixa temperatura e umidade a inibem, resultando em acúmulo de matéria orgânica no solo (Cornejo *et al.*, 1994). A decomposição também depende da composição química do material que está sendo decomposto (McClaugherty *et al.*, 1985; Gallardo & Merino, 1993; Gurevitch *et al.*, 2002). Tecidos vegetais ricos em defesas estruturais, como a lignina, e com elevada EUN, geralmente produzem serrapilheira com baixo conteúdo deste nutriente (Vitousek, 1982; Chapin *et al.*, 1986; Lambers *et al.*, 1998). Isto resulta em elevada razão C:N e, conseqüentemente, baixas taxas de decomposição e lenta liberação do N (Melillo *et al.*, 1982; Aerts, 1997). Um método amplamente utilizado para se estimar a taxa de decomposição em florestas é o coeficiente de renovação do estoque de serrapilheira (k), descrito por Olson (1963). Este método assume que o ecossistema está em estado de equilíbrio dinâmico, ou seja, que a quantidade anual de serrapilheira depositada no solo é igual à quantidade anual decomposta pelos organismos detritívoros, não ocorrendo alterações significativas na quantidade absoluta (Delitti, 1989). Apesar de ser considerado por vários autores um índice imperfeito para se avaliar a taxa de decomposição da serrapilheira em ecossistemas florestais, este parâmetro permanece sendo uma base de comparação entre os estudos publicados nesta área (Scott *et al.*, 1992).

As formações florestais que ocorrem na planície costeira do Rio Grande do Sul podem ser classificadas em matas pluviais, arenosas, paludosas e ciliares (Waechter, 1992). Apesar do grande número de estudos realizados em ecossistemas florestais costeiros deste Estado (e.g. Baptista *et al.*, 1979; Dillenburg *et al.*, 1992; Rossoni &

Baptista, 1994/1995; Waechter & Jarenkow, 1998; Schlindwein, 2002), a maioria analisou principalmente características florísticas e fitossociológicas da vegetação, de modo que praticamente não existem informações a respeito da dinâmica de funcionamento destes ambientes. Sendo assim, o presente estudo apresenta uma análise comparativa da dinâmica da serrapilheira e EUN em fragmentos de matas pluvial, arenosa e ciliar, localizadas na planície costeira do Rio Grande do Sul. Observações prévias mostraram que os três fragmentos florestais apresentam espessa camada de raízes finas se desenvolvendo acima da superfície do solo, característica comum em florestas oligotróficas (Stark & Jordan, 1978; Sanford, 1987; Cuevas & Medina, 1988; Hertel *et al.*, 2003). Apesar de todas estarem assentadas sobre solos pobres, a comparação entre os três tipos de matas é interessante, pois a vegetação sobre elas é muito contrastante (Rossoni, 1993; Brum, 1995; Nunes, 2001). Na mata pluvial, embora a disponibilidade de nutrientes no solo seja um fator limitante, a vegetação não apresenta características estruturais freqüentemente associadas a florestas oligotróficas, como baixo porte do estrato arbóreo e presença de folhas escleromórficas. Por sua vez, nas matas arenosa e ciliar, estas características estão presentes na vegetação. Levando em consideração as observações acima, no presente estudo, serão testadas as seguintes hipóteses:

1. os fragmentos de mata arenosa e ciliar são menos produtivos do que o fragmento de mata pluvial;
2. as espécies da mata pluvial produzem serrapilheira com concentrações mais elevadas de N do que as espécies das matas arenosa e ciliar;
3. as espécies das matas arenosa e ciliar utilizam mais eficientemente o N do que as espécies da mata pluvial;
4. a decomposição da serrapilheira acumulada sobre o solo é mais lenta nas matas arenosa e ciliar.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de estudo

Por dois anos consecutivos (jun/2003–mai/2005), a produção de serrapilheira foi quantificada em três fragmentos florestais localizados na planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. Esta planície abrange uma área de aproximadamente 35.000 km², com metade desta superfície sendo ocupada por um imenso sistema lagunar (Suguió & Martin, 1987). Conforme o sistema internacional de Koeppen, o clima na região é do tipo Cfa (Mota, 1951). As principais características das três áreas de estudo podem ser vistas na tabela 1.

O fragmento de mata pluvial costeira (mata atlântica) apresenta dossel com até 25 m de altura, situa-se a aproximadamente 6,5 km do oceano e foi escolhido como área de estudo por ser um dos poucos fragmentos de mata pluvial primária restante na planície costeira (Figura 1). Nele foram amostradas 82 espécies arbóreas (Nunes, 2001), de fenologia foliar predominantemente perenifólio (96.3% das espécies).

O fragmento de mata arenosa apresenta dossel com até 12 m de altura, situa-se a 350 m do oceano e foi escolhido como área de estudo por encontrar-se relativamente bem preservado (Rossoni, 1993) (Figura 2). Nele foram amostradas 65 espécies arbóreas (Rossoni & Baptista, 1994/1995) de fenologia foliar predominantemente perenifólio (97% das espécies). Este fragmento florestal sofre influência da salinidade, da força dos ventos, da movimentação das dunas, além da invasão pelo homem, principalmente, nos meses de verão (Rossoni, 1993).

O fragmento de mata ciliar, localizado dentro dos limites da Reserva Biológica do Lami, apresenta dossel com até 11 m de altura e situa-se à cerca de 80 km do oceano (Figura 3). Foi escolhido como área de estudo por ser um dos únicos fragmentos de mata

Tabela 1: Principais características das áreas de estudo onde se situam os três fragmentos florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil.

	Mata pluvial	Mata arenosa	Mata ciliar
Localização			
município	Dom Pedro de Alcântara	Arroio do Sal	Porto Alegre
latitude	29°23'S	29°28'S	30°15'S
longitude	49°50'W	49°50'W	51°05'W
altitude (m)	37	6	4
área aproximada (ha)	10	21	179
uso atual	propriedade particular	parque municipal	reserva biológica
Composição florística			
espécie dominante	¹ <i>Euterpe edulis</i>	² <i>Psidium cattleianum</i>	³ <i>Sebastiania commersoniana</i>
outras espécies	<i>Ficus organensis</i> <i>Virola bicuhyba</i> <i>Sorocea bonplandii</i> <i>Coussapoa microcarpa</i> <i>Meliosma sellowii</i> <i>Calyptanthes lucida</i> <i>Magnolia ovata</i>	<i>Guapira opposita</i> <i>Sebastiania commersoniana</i> <i>Myrsine umbellata</i> <i>Fagara hiemalis</i> <i>Allophylus edulis</i> <i>Baccharis lateralis</i> <i>Ocotea pulchella</i>	<i>Chrysophyllum marginatum</i> <i>Ficus organensis</i> <i>Tabebuia pulcherrima</i> <i>Ruprechtia laxiflora</i> <i>Sideroxylum obtusifolium</i> <i>Erythroxylum argentinum</i> <i>Casearia sylvestris</i>
Parâmetros climáticos			
temperatura (°C)	18,9	18,9	19,5
precipitação (mm)	1386,9	1386,9	1347,4
insolação (h)	2158,3	2158,3	2244,6
Parâmetros edáficos			
classificação	⁴ Chernossolo argilúvico férrico típico	⁴ Neossolo quartzarênico hidromórfico típico	⁴ Planossolo hidromórfico eutrófico arênico
granulometria (%)			
⁵ areia grossa	8,0	6,5	89,0
⁵ areia fina	77,5	88,0	4,5
⁵ silte	1,5	1,0	<1,0
⁶ argila	13,0	5,0	7,0

Descrição da vegetação arbórea nos fragmentos florestais feita segundo ¹Nunes (2000), ²Rossoni (1993) e ³Brum (1995) que utilizaram como critério para a inclusão de espécies um DAP ≥ 5 cm. As espécies estão apresentadas seguindo a ordem decrescente de valores de importância. Parâmetros climáticos (temperatura média anual, precipitação total anual e insolação total anual) referentes a um período de 30 anos (1961–1990) obtidos no 8º Distrito de Meteorologia. ⁴Classificação dos tipos de solo nas áreas de estudo feita segundo Streck *et al.* (2002). Para a determinação da granulometria, o solo foi coletado na profundidade 0–30 cm. ⁵Separação das frações areia grossa (partículas de 2 a 0,2 mm de diâmetro), areia fina (partículas de 0,2 a 0,02 mm de diâmetro) e silte (partículas de 0,02 a 0,002 mm de diâmetro) feita por peneiramento; ⁶separação da fração argila (partículas menores que 0,002 mm de diâmetro) feita pelo método do densímetro (Tedesco *et al.*, 1995).



Figura 1: Imagem de satélite indicando a localização do fragmento de mata pluvial, município de Dom Pedro de Alcântara, Rio Grande Sul, Brasil. O retângulo vermelho indica a área onde foram selecionadas as duas parcelas de estudo.



Figura 2: Imagem de satélite indicando a localização do fragmento de mata arenosa, município de Arroio do Sal, Rio Grande Sul. O retângulo vermelho indica a área onde foram selecionadas as duas parcelas de estudo.

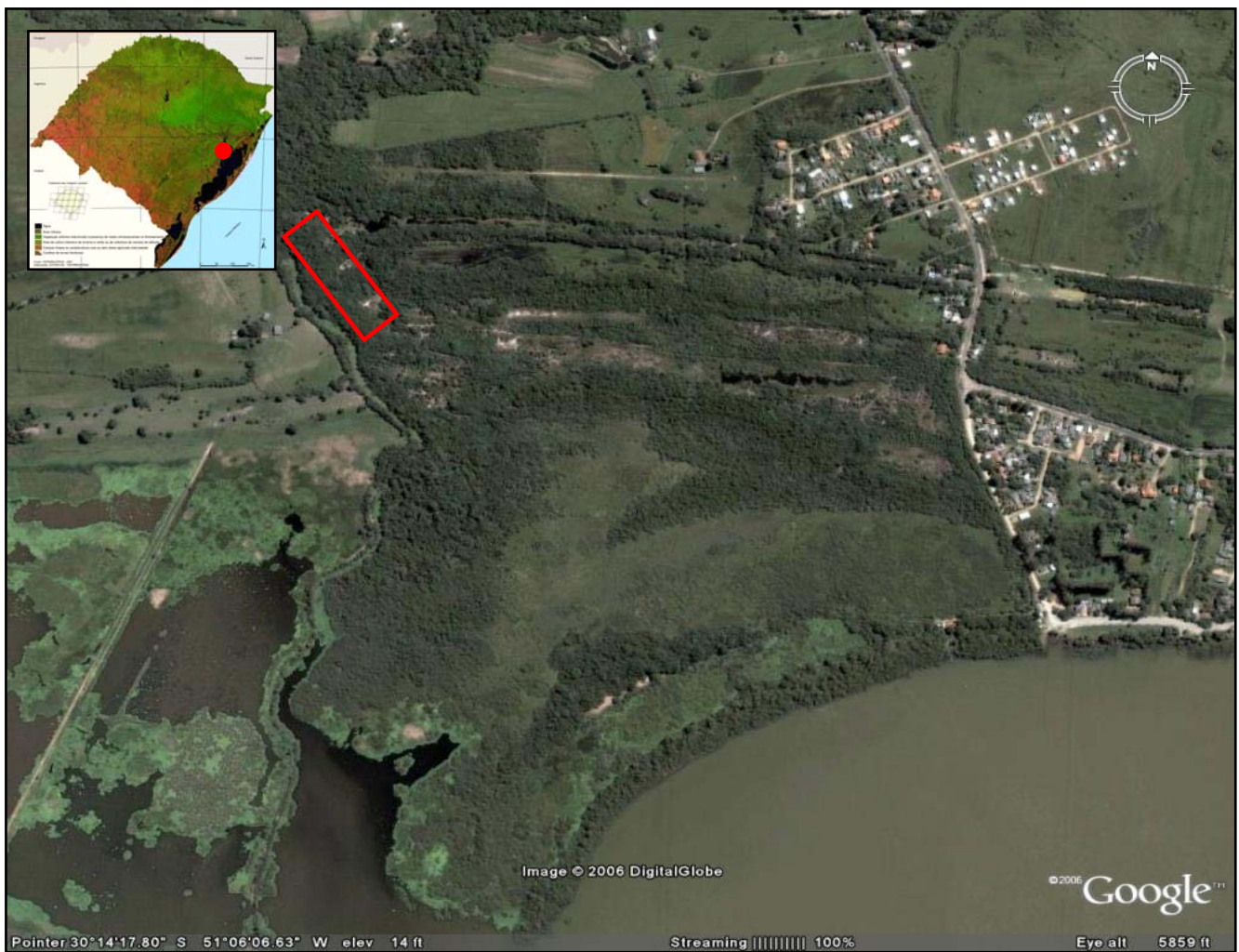


Figura 3: Imagem de satélite indicando a localização da Reserva Biológica do Lami, município de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, às margens do Lago Guaíba. O retângulo vermelho indica a localização do fragmento de mata ciliar às margens do Arroio Lami, onde foram selecionadas as duas parcelas do estudo.

ciliar na região com tamanho suficiente para a realização de um trabalho de produtividade e, também, devido ao seu estado relativamente bem preservado. Nele foram amostradas 30 espécies arbóreas (Brum, 1995), com maior contribuição de espécies caducifólias (20%) do que nas outras matas.

Parâmetros climáticos

A fim de relacionar parâmetros climáticos com os resultados de produção de serrapilheira obtidos neste estudo, foram coletados dados mensais de temperatura média, precipitação total e número total de horas de insolação de todo o período de realização deste estudo a campo e também de um período de 30 anos para fins comparativos. Todos os dados climáticos foram compilados no 8º Distrito de Meteorologia de Porto Alegre, e correspondem às estações meteorológicas de Torres (coordenadas: 29°21´S e 49°43´W; altitude: 4,6 m), a mais próxima dos fragmentos de mata pluvial e mata arenosa, e de Porto Alegre (coordenadas: 30°01´S e 51°13´W; altitude: 46,9 m), a mais próxima do fragmento de mata ciliar. Médias mensais do comprimento do dia para as latitudes das áreas de estudo foram obtidas no site www.jgiesen.de/astro/astroJS/decEoT/index.htm.

Parcelas experimentais

Em cada um dos fragmentos florestais foram demarcadas duas parcelas permanentes de 10 m x 30 m, as quais perfaziam juntas uma área experimental de 600 m². A escolha das parcelas no interior de cada uma das matas obedeceu os seguintes critérios: pouco distúrbio antrópico, distância considerável da borda e mínima declividade do terreno. Devido as diferenças no tamanho dos fragmentos florestais, na mata pluvial, parcelas com estas características distavam aproximadamente 100 m uma da outra, na mata arenosa 50 m e na mata ciliar 30 m.

Parâmetros edáficos

Em cada parcela foram coletadas dez subamostras de solo até a profundidade de 30 cm. As coletas foram realizadas nos meses de agosto, novembro, fevereiro e maio do primeiro ano de estudo (jun/2003–mai/2004). As subamostras foram retiradas com auxílio de um trado meia lua e homogeneizadas em uma amostra composta. Após secas ao ar, foram enviadas ao Laboratório de Análise de Solo da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) para avaliação do pH, teor de matéria orgânica, disponibilidade de macronutrientes (N, P, K, Ca e Mg), alumínio (Al) e composição granulométrica. Os métodos utilizados seguem Tedesco *et al.* (1995) e estão brevemente descritos junto a tabela 2.

Produção de serrapilheira

A produtividade primária nos três fragmentos florestais foi estimada através da produção de serrapilheira. Foram utilizados coletores de madeira com 0,25 m² de área (50 cm x 50 cm), 15 cm de profundidade e fundo de tela de nylon de malha fina, para reter o material vegetal e permitir a passagem da água da chuva. Os coletores foram instalados 20 cm acima da superfície do solo para evitar o contato da serrapilheira com o solo e interferência dos estratos inferiores da vegetação (Figura 4). Em cada parcela, foram distribuídos, ao longo de uma linha de 30 m, seis coletores, perfazendo um total de 12 coletores por fragmento florestal. As coletas foram realizadas durante um período de 24 meses (jun/2003–mai/2005). Mensalmente, o material interceptado pelos coletores foi recolhido, e após secagem prévia em estufa a 50°C por 24h, foi manualmente separado em quatro frações, conforme recomendações de Proctor (1983): folhas, ramos com até 2 cm de diâmetro (ramos maiores foram descartados das análises), partes reprodutivas (flores, frutos e sementes) e miscelânea (material que não se

Tabela 2: Análise química do solo nos fragmentos florestais da planície costeira do Rio grande do Sul. Coletas realizadas até a profundidade de 30 cm. Valores apresentados são médias acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância (n = oito coletas). Letras distintas indicam diferenças significativas entre os fragmentos florestais ($P \leq 0,05$).

	Mata pluvial	Mata arenosa	Mata ciliar
¹ pH	4.2 (0.06) b	5.0 (0.03) a	5.1 (0.05) a
² M.O (%)	2.0 (0.12) a	0.9 (0.04) c	1.4 (0.14) b
³ N (mg.g ⁻¹)	1.1 (0.05) a	0.4 (0.01) b	0.6 (0.07) b
⁴ C (mg.g ⁻¹)	1.0 (0.05) a	0.4 (0.02) c	0.6 (0.05) b
⁵ P (mg.dm ⁻³)	4.8 (0.70) b	6.4 (0.50) b	9.6 (0.50) a
⁵ K (mg.dm ⁻³)	33.0 (4.00) b	25.7 (1.80) b	63.4 (3.40) a
⁶ Ca (mol _c .dm ⁻³)	0.5 (0.06) b	0.5 (0.05) b	1.0 (0.13) a
⁶ Mg (mol _c .dm ⁻³)	0.3 (0.03) a	0.4 (0.02) a	0.4 (0.06) a
⁶ Al (mol _c .dm ⁻³)	1.4 (0.14) a	0.2 (0.07) b	0.1 (0.03) b
⁷ CTC (mol _c .dm ⁻³)	6.3 (0.40) a	2.8 (0.03) b	3.3 (0.25) b
⁸ SAT bases (%)	15.2 (2.40) c	34.6 (2.30) b	47.7 (3.10) a
⁹ SAT Al (%)	22.1 (2.10) a	8.7 (2.60) b	4.1 (0.90) b

Os resultados da análise química do solo foram interpretados segundo Tomé Jr (1997) e Oleynik *et al.* (1997). ¹pH determinado em água numa relação solo:água 1:1; ²matéria orgânica (M.O) obtida através do método de digestão úmida com dicromato de potássio e ácido sulfúrico; ³nitrogênio total (N) extraído pelo método de Kjeldahl (oxidação úmida com peróxido de hidrogênio); ⁴carbono orgânico extraído pelo método de Walkley-Black (com calor externo), ⁵fósforo (P) e potássio (K) determinados pelo método Mehlich 1; ⁶cálcio (Ca), magnésio (Mg) e alumínio (Al) trocáveis extraídos com KCl 1 mol.L⁻¹; ⁷capacidade de troca de cátions (CTC), que representa o reservatório total de cátions básicos (Ca²⁺, Mg²⁺ e K⁺) e ácidos (Al³⁺ e H⁺) do solo, determinada a pH 7; ⁸ saturação da CTC por bases (SAT Bases) calculada como a razão entre a soma das bases (Ca + Mg + K) e a CTC, multiplicada por 100; ⁹ saturação da CTC por alumínio (SAT Al) calculada como a razão entre o teor de alumínio trocável e a soma das bases (Ca + Mg + K + Al), multiplicada por 100.



Figura 4: Coletor de serrapilheira instalado no interior do fragmento de mata pluvial, Dom Pedro de Alcântara, Rio Grande do Sul.

enquadrava nas categorias anteriores, sendo composto de epífitos e fragmentos vegetais não reconhecíveis). Adotou-se 2 cm como limite máximo de diâmetro para ramos, com o intuito de padronizar a metodologia com outros estudos realizados em florestas tropicais. Após a triagem, cada fração foi seca em estufa a 60°C até massa constante, e, posteriormente, pesadas. Calcularam-se, então, as médias mensais da produção total de serrapilheira e de suas frações, em $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$, bem como a porcentagem de cada fração. A produção anual de serrapilheira foi estimada pela soma das médias mensais e expressa em $\text{ton}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$.

Para nos certificarmos de que a produção de serrapilheira não estava sendo subestimada devido à ação do vento, herbívoros ou eventual decomposição nos coletores, no mês anterior ao término do experimento, foram colocadas quatro folhas marcadas em cada coletor, perfazendo um total de 48 folhas por área de estudo. Após 30 dias, as folhas marcadas foram recolhidas dos coletores e contabilizadas para a verificação da taxa de permanência. Das 144 folhas monitoradas (total das três áreas de estudo), somente uma foi perdida (na mata arenosa), o que demonstra que as perdas foliares nos coletores, entre as datas de coleta da serrapilheira, não foram significativas.

Estoque de serrapilheira e coeficiente de decomposição (k)

Para estimar o estoque de serrapilheira, todo o material orgânico presente sobre o solo mineral foi amostrado, utilizando-se um gabarito de madeira com área de 0,25 m² (50 cm x 50 cm) (Figura 5). As coletas foram realizadas em locais próximos aos coletores de serrapilheira, porém nunca coincidentes, e se deram nos meses de dezembro, março, junho e setembro dos dois anos de estudo. Foram feitas três coletas por parcela, resultando num total de seis amostras por fragmento florestal. O material coletado foi levado para o laboratório, seco em estufa a 60°C até massa constante, e, posteriormente,



Figura 5: Coleta da serrapilheira acumulada sobre a superfície do solo, fragmento de mata arenosa, Arroio do Sal, Rio Grande do Sul.

pesado. O tamanho do estoque de serrapilheira acumulado sobre o solo foi estimado a partir da média entre as coletas trimestrais e expresso em $\text{ton}\cdot\text{ha}^{-1}$.

O coeficiente de decomposição (k), que estima a proporção de serrapilheira decomposta em um ano, foi calculado através da equação de Olson (1963), $k = SP/SA$, onde SP é o total de serrapilheira produzida anualmente ($\text{ton}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$) e SA é a quantidade de serrapilheira acumulada sobre a superfície do solo ($\text{ton}\cdot\text{ha}^{-1}$). A obtenção do coeficiente de decomposição permite estimar o tempo médio de renovação da serrapilheira acumulada (T_m) através da equação $T_m = 1/k$ (Wieder & Wright, 1995; Enright, 1999).

Biomassa de raízes finas

Para estimar a biomassa de raízes finas presentes na superfície do solo, foram coletadas amostras até a profundidade de 40 cm, em setembro e dezembro de 2003. Foram retiradas três amostras em cada parcela, resultando num total de seis por fragmento florestal. Com o auxílio de um trado de 5,4 cm de diâmetro interno e 50 cm de comprimento, foram extraídos, no mesmo local de amostragem, quatro cilindros de solo (0–10; 10–20; 20–30 e 30–40 cm de profundidade). Após a extração, as amostras permaneceram em caixa refrigerada até chegarem ao laboratório. Lá, os cilindros foram embebidos em água e o solo foi cuidadosamente lavado sob fluxo constante de água em uma seqüência de peneiras de metal com diferentes diâmetros de malha (7,1 e 2,5 μm). Posteriormente, as raízes foram manualmente removidas das peneiras, colocadas em estufa a 60°C até massa constante e, então, pesadas. Nenhuma tentativa foi feita para separar raízes mortas de raízes vivas, ou para identificar as espécies arbóreas às quais pertenciam as raízes. Para calcular a biomassa de raízes finas em cada profundidade, a massa seca radicular acumulada dentro de cada cilindro foi dividida

pela área da seção transversal do mesmo, sendo expressa em g.m^{-2} (Cuevas & Medina, 1988).

Concentração de N na serrapilheira

Para determinação da concentração de N presente na serrapilheira, a porção foliar seca do material interceptado mensalmente pelos coletores foi agrupada por parcela em cada uma das áreas de estudo e grosseiramente moída com o auxílio de um processador de alimentos. Posteriormente, as coletas de outubro a dezembro (primavera), de janeiro a março (verão), de abril a junho (outono) e de julho a setembro (inverno) foram agrupadas e novamente moídas, de forma a obter estimativas sazonais. O pó resultante foi homogeneizado, duas alíquotas foram extraídas e enviadas para análise elementar CHN através do equipamento Perkin Elmer, modelo 2400 da Central Analítica do Instituto de Química da UFRGS.

Eficiência na absorção de N (EAN) e no uso (EUN)

A eficiência na absorção de N (EAN) foi determinada segundo Bridgham *et al.* (1995). Este parâmetro foi definido como a razão entre a concentração de N na fração foliar da serrapilheira (N absorvido) e a disponibilidade de N total no solo (N disponível). Já a EUN das comunidades vegetais foi calculada através da razão entre a massa seca e a concentração de N presente na fração foliar da serrapilheira produzida em um ano, ou simplesmente, o inverso da concentração de N na serrapilheira (Vitousek, 1982). Ao utilizar este método, assume-se que os três fragmentos florestais encontram-se em estado de equilíbrio dinâmico, ou seja, que a produtividade primária é igual à produção de serrapilheira e que a perda de N na serrapilheira é igual à absorção deste elemento pelas comunidades.

Análise estatística

Para todos os dados, foi efetuada análise estatística através do programa estatístico MultivMinor versão 2.3.17 (Pillar, 2004). Utilizou-se a análise de variância via testes de aleatorização (Pillar & Orlóci, 1996), e, no caso de significância estatística ($P \leq 0,05$), aplicou-se a análise comparativa das médias através de contrastes ortogonais. Em todos os dados, foi utilizada a distância euclidiana como medida de similaridade. Para verificar possíveis relações entre a produção total de serrapilheira e parâmetros climáticos, foi utilizada análise de correlação, através do programa estatístico MultivBeta versão 2.4.b2. Como as comunidades vegetais podem apresentar respostas defasadas em relação a um dado estímulo ambiental (Marques *et al*, 2004), atrasos mensais nos parâmetros climáticos foram introduzidos nas análises, para determinação do intervalo (em meses) entre o efeito climático e a produção de serrapilheira. Para estas relações foram utilizados parâmetros climáticos co-ocorrentes e de até seis meses antes, para obtermos o atraso de tempo com o maior coeficiente de correlação. Também foi utilizada análise de correlação para verificarmos possíveis relações entre a disponibilidade de N no solo e a produção de serrapilheira, biomassa de raízes finas e EUN.

RESULTADOS

Parâmetros climáticos

Ao compararmos os dados obtidos no decorrer do estudo com os valores históricos, verifica-se grande variação mensal na precipitação em ambas as estações meteorológicas. No município de Torres, em 10 dos 24 meses monitorados, a precipitação registrada foi superior a histórica, destacando-se maio de 2004, onde

choveu 373,2% a mais do que o valor histórico registrado para este mês (Figura 6a). Nos meses restantes a precipitação foi igual ou mais baixa do que a histórica, merecendo destaque agosto em ambos os anos de estudo e janeiro em 2005, onde choveu muito menos do que a média histórica registrada nestes meses. Já no município de Porto Alegre, em 12 dos 24 meses analisados, a precipitação registrada foi superior a histórica (Figura 6b). Na metade restante, a precipitação foi mais baixa, destacando-se março de 2004 e a seca severa ocorrida nos meses de verão em 2005. A temperatura média mensal teve um comportamento mais uniforme, mantendo-se muito próxima a temperatura média mensal histórica em quase todos os meses analisados (Figuras 6c e 6d). Em ambos os municípios, a temperatura anual manteve-se muito próxima ao valor histórico. Já a insolação total mensal apresentou flutuações consideráveis em relação aos valores mensais históricos verificados para este parâmetro nos dois municípios (Figuras 6e e 6f).

Parâmetros edáficos

A análise granulométrica dos solos revelou a predominância de areia fina nos fragmentos de mata pluvial e mata arenosa, e de areia grossa na mata ciliar (Tabela 1). As únicas diferenças observadas entre as parcelas de um mesmo fragmento florestal foram para os teores de C orgânico e capacidade de troca de cátions (CTC) na mata pluvial. Desta maneira, a partir de agora, a interpretação dos resultados corresponde às médias das duas parcelas (Tabela 2). Os solos dos três fragmentos florestais apresentaram baixos valores de pH, sendo este parâmetro significativamente mais baixo na mata pluvial. Esta maior acidez esteve associada a maiores teores de matéria orgânica e valores significativamente mais elevados de Al trocável. Os solos das três matas mostraram-se pobres em todos os macronutrientes analisados, mas o solo da mata pluvial mostrou-se

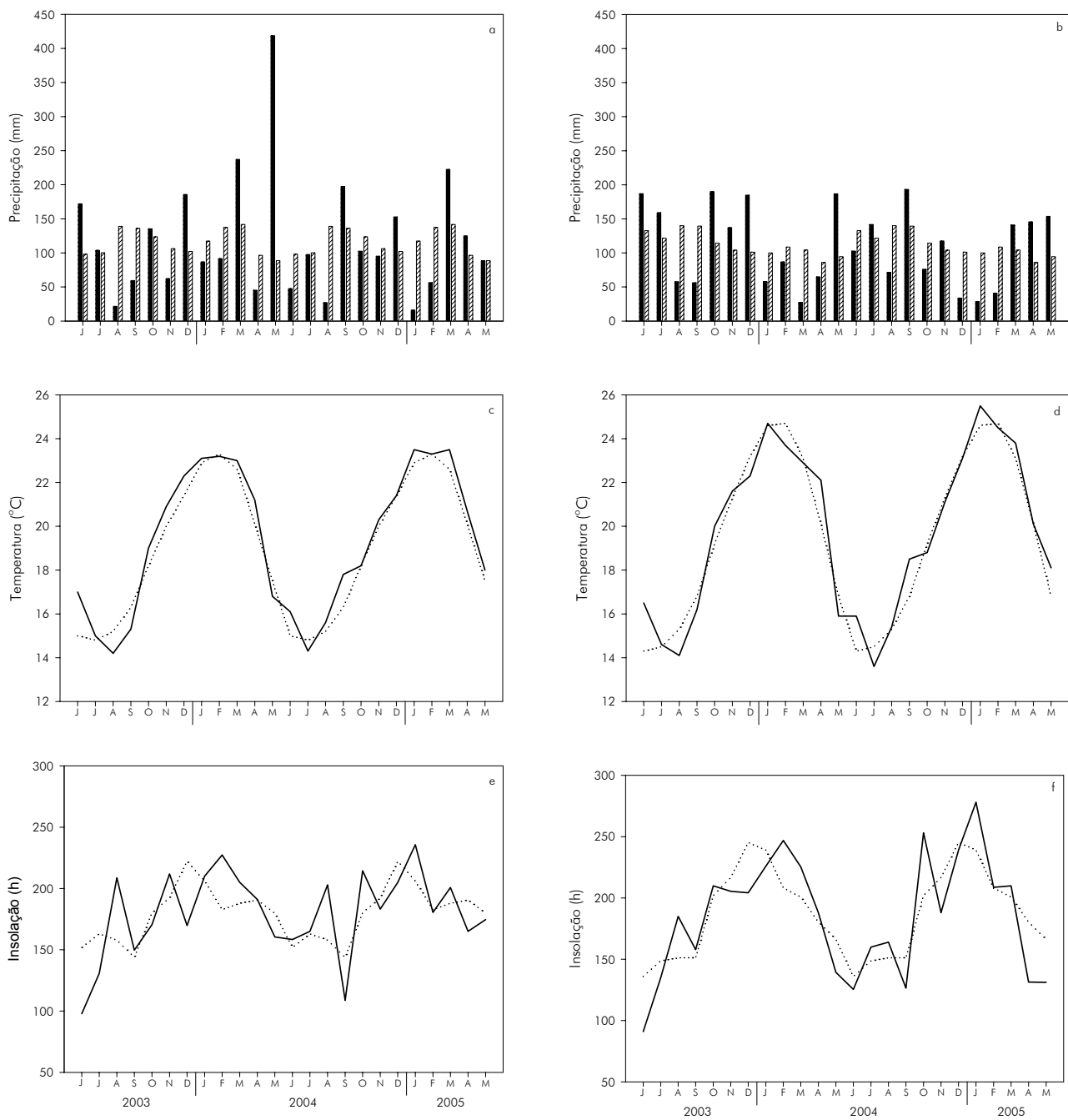


Figura 6: Parâmetros climáticos obtidos nas estações meteorológicas de Torres (a, c, e), a mais próxima dos fragmentos de mata pluvial e mata arenosa, e de Porto Alegre (b, d, f), a mais próxima do fragmento de mata ciliar. Nas figuras 2a e 2b, as barras pretas indicam a precipitação total mensal durante o período de estudo (jun/2003–mai/2005) e as barras hachuradas indicam a precipitação total mensal histórica (1961–1990). Nas figuras 2c e 2d, as linhas contínuas indicam a temperatura média mensal no decorrer do estudo e as linhas pontilhadas a temperatura média mensal histórica. Nas figuras 2e e 2f, as linhas contínuas indicam a insolação total mensal no decorrer do estudo e as linhas pontilhadas a insolação total mensal histórica.

significativamente mais rico em N total, enquanto o da mata ciliar apresentou maior disponibilidade de P, Ca e K. A CTC foi significativamente mais baixa nas matas arenosa e ciliar, predispondo estes solos a uma maior lixiviação dos nutrientes. Por sua vez, a porcentagem de saturação da CTC por alumínio foi significativamente mais elevada na mata pluvial, o que pode resultar em um efeito tóxico deste elemento às plantas. A porcentagem de saturação da CTC por bases nos três fragmentos florestais foi inferior a 50%, o que os caracterizou como distróficos.

Produção de serrapilheira

Nos três fragmentos florestais, a produção de serrapilheira foi contínua durante todo o período experimental; porém, as quantidades produzidas foram variáveis conforme o tipo de mata e a época do ano. As três matas mostraram um evidente padrão sazonal na deposição de serrapilheira, derrubando maiores quantidades de material na primavera em ambos os anos de coleta (Figuras 7 e 8). Nas matas pluvial e arenosa, o padrão de deposição mensal da serrapilheira foi bastante similar, com tendência à mata pluvial ser mais produtiva em quase todos os meses (Figura 7). Os picos de maior produção foram verificados no mês de novembro em ambas as matas e anos de coleta. Durante o período de estudo, foi registrada a primeira ocorrência de furacão no Atlântico Sul. Este inédito fenômeno meteorológico, chamado de Catarina pelos meteorologistas, alcançou a costa brasileira no dia 28 de março de 2004, com ventos superiores a $140 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$, o que o classificou como um furacão categoria 1, segundo a escala Saffir-Simpson que vai de 1 a 5 (Gusso, 2004). O enorme fluxo de serrapilheira registrado em março de 2004 nos fragmentos florestais mais próximos do oceano ocorreu devido à influência dos fortes ventos que acompanharam este furacão, o que resultou em uma queda prematura e acentuada de material, principalmente ramos e folhas verdes (Figuras 7 e 8). Isto

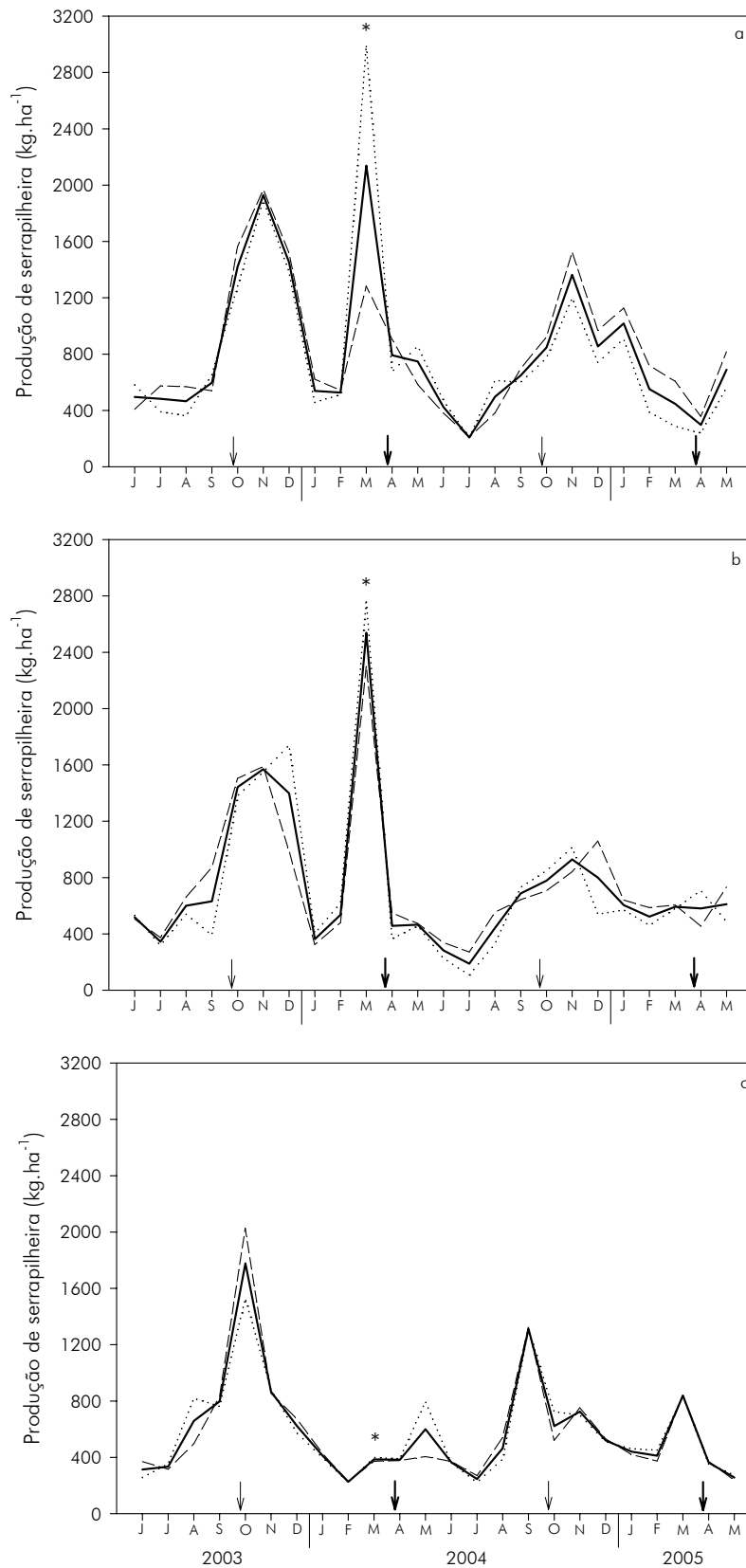


Figura 7: Produção mensal de serrapilheira nos fragmentos de matas pluvial (a), arenosa (b) e ciliar (c) no decorrer do período de estudo (jun/2003-mai/2005). A linha pontilhada indica a produção de serrapilheira na parcela 1 (n = seis coletores), a linha tracejada a produção de serrapilheira na parcela 2 (n = seis coletores) e a linha contínua a produção média de serrapilheira entre as duas parcelas (n = 12 coletores). Os asteriscos indicam o mês em que ocorreu o furacão. As setas finas indicam os equinócios de primavera e as setas grossas os equinócios de outono.

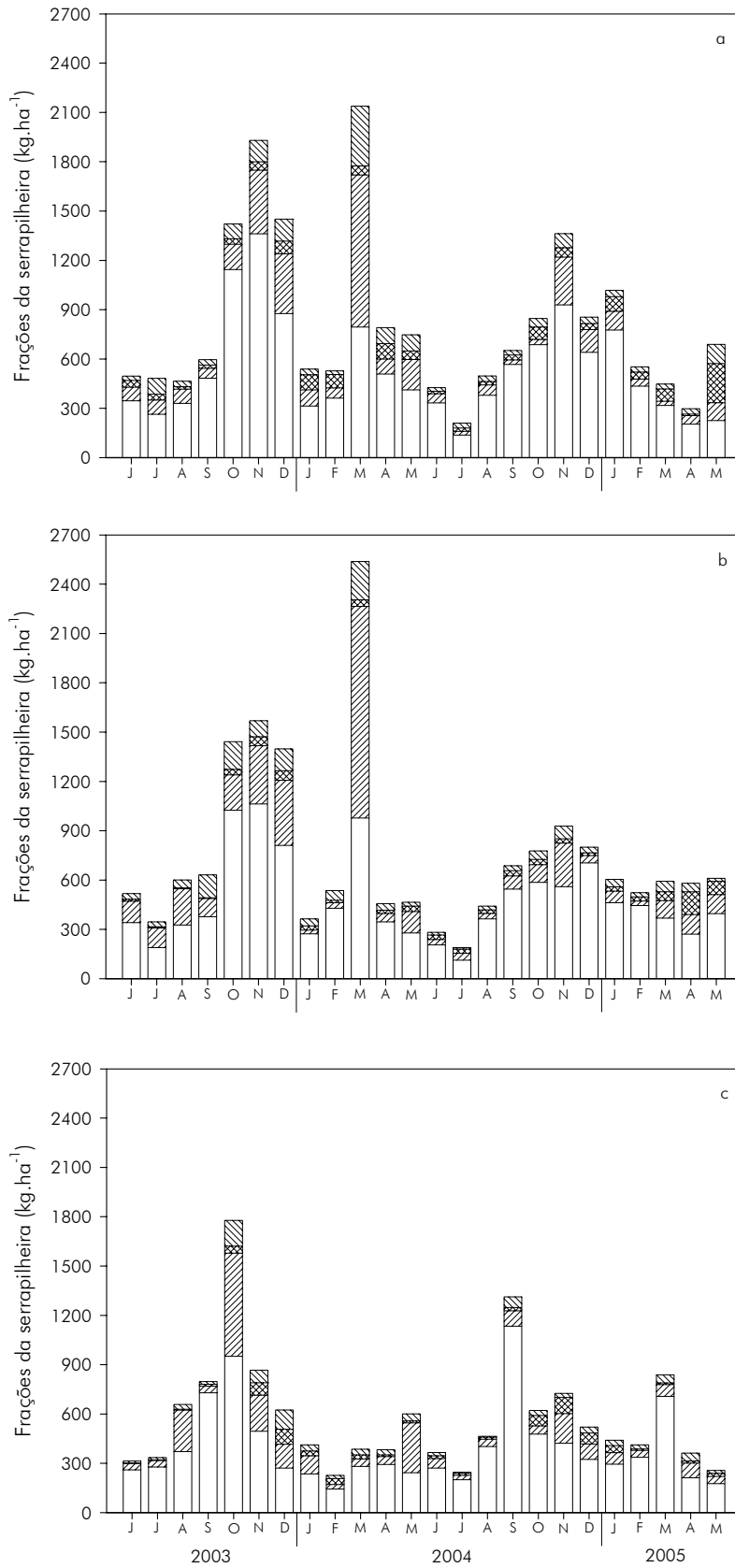


Figura 8: Participação das frações componentes da serrapilheira nos fragmentos de matas pluvial (a), arenosa (b) e ciliar (c) no decorrer do período de estudo (jun/2003–mai/2005). Símbolos: folhas, ramos $\leq 2\text{cm}$, partes reprodutivas e miscelânea.

correspondeu a 18% da produção total de serrapilheira na mata pluvial e a 23% na mata arenosa. No primeiro ano de estudo, se retirarmos o mês de março das análises (sem efeito do furacão), verifica-se que a produção de serrapilheira, nestas matas, está concentrada de outubro a dezembro. No segundo ano, observa-se que a produção de serrapilheira é mais dispersa, estando concentrada de agosto a janeiro. Nas duas matas e nos dois anos, o mês de julho foi o que apresentou a menor produção. No fragmento de mata ciliar, a deposição mensal de serrapilheira foi bastante diferente do padrão observado nas outras áreas de estudo, sendo visivelmente menor em quase todos os meses (Figura 7). Os picos de maior produção se deram nos meses de outubro em 2003 e setembro em 2004; picos menores foram observados em maio de 2004 e em março de 2005. Devido ao fato desta mata encontrar-se mais distante do oceano, não foi verificado efeito do furacão sobre a produção de serrapilheira. Neste fragmento florestal, a produção de serrapilheira está concentrada de setembro a novembro em ambos os anos de estudo, sendo julho o mês que apresentou a menor produção. Devido ao fato das parcelas diferirem muito pouco quanto à produção de serrapilheira e para facilitar a interpretação dos dados, todos os resultados apresentados a partir de agora corresponderão às médias das duas parcelas.

Apesar da grande variação mensal observada na queda de folhas, estas quase sempre representaram a maior parte do material coletado, o que indica o papel preponderante desta fração na determinação da produtividade nas três matas estudadas (Figura 8; Tabela 3). A fração ramos foi a segunda que mais contribuiu para a produção total de serrapilheira, destacando-se o mês de março de 2004 nas matas pluvial e arenosa, provavelmente, devido à incidência do furacão. Apesar da queda de partes reprodutivas ter oscilado muito ao longo do ano, os resultados indicam uma redução na produção nos meses de inverno nas três matas. Para a fração miscelânea, composta

Tabela 3: Produção anual e contribuições percentuais das frações da serrapilheira nos fragmentos florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul. Valores apresentados são médias acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0,05$). Letras minúsculas comparam os anos de estudo no mesmo fragmento florestal e letras maiúsculas comparam os fragmentos florestais no mesmo ano de estudo. Nas linhas das médias entre os anos, letras maiúsculas comparam os fragmentos florestais entre si ($n = 24$ meses). Nos resultados sem a influência do furacão o mês de março de 2004 foi retirado das análises em todas as áreas de estudo.

	Folhas		Ramos		Reprodutivos		Miscelânea		Total					
	t.ha ⁻¹	%	t.ha ⁻¹	%	t.ha ⁻¹	%	t.ha ⁻¹	%	t.ha ⁻¹					
Com furacão														
Mata pluvial														
jun/03–mai/04	7,1 (0,28)	aA	62,4	2,5 (0,24)	aAB	21,9	0,6 (0,08)	aA	5,5	1,1 (0,15)	aA	9,9	11,4 (0,53)	aA
jun/04–mai/05	5,6 (0,30)	bA	71,2	1,0 (0,11)	bA	12,4	0,7 (0,22)	aA	8,8	0,5 (0,10)	bA	7,1	7,8 (0,43)	bA
média	6,3 (0,25)	A	66,8	1,7 (0,21)	A	17,1	0,6 (0,12)	A	7,1	0,8 (0,10)	A	8,5	9,6 (0,50)	A
Mata arenosa														
jun/03–mai/04	6,3 (0,38)	aA	59,3	3,0 (0,43)	aA	28,5	0,3 (0,05)	aB	2,8	1,0 (0,20)	aA	9,8	10,6 (0,70)	aA
jun/04–mai/05	5,0 (0,30)	bA	71,3	1,0 (0,16)	bA	14,5	0,5 (0,16)	aA	7,3	0,4 (0,04)	bA	6,0	7,0 (0,42)	bAB
média	5,6 (0,27)	A	65,3	2,0 (0,30)	A	21,5	0,4 (0,08)	AB	5,0	0,7 (0,11)	A	7,9	8,8 (0,55)	A
Mata ciliar														
jun/03–mai/04	4,5 (0,17)	aB	62,3	1,9 (0,23)	aB	25,6	0,3 (0,04)	aB	4,2	0,6 (0,08)	aB	7,6	7,3 (0,19)	aB
jun/04–mai/05	4,9 (0,18)	aA	75,0	0,8 (0,08)	bA	13,1	0,4 (0,04)	aA	5,9	0,3 (0,03)	bA	4,9	6,5 (0,23)	bB
média	4,7 (0,13)	B	68,6	1,3 (0,16)	A	19,3	0,3 (0,03)	B	5,0	0,4 (0,05)	B	6,2	6,9 (0,17)	B
Sem furacão														
Mata pluvial														
jun/03–mai/04	6,3 (0,28)	aA	67,7	1,6 (0,19)	aAB	17,2	0,6 (0,08)	aA	6,5	0,8 (0,09)	aA	8,6	9,3 (0,46)	aA
jun/04–mai/05	5,6 (0,30)	aA	71,2	1,0 (0,11)	bA	12,4	0,7 (0,22)	aA	8,8	0,5 (0,10)	aA	7,1	7,8 (0,43)	bA
média	5,9 (0,21)	A	69,4	1,3 (0,13)	A	14,8	0,6 (0,12)	A	7,6	0,6 (0,07)	A	7,8	8,6 (0,34)	A
Mata arenosa														
jun/03–mai/04	5,3 (0,28)	aB	65,4	1,7 (0,13)	aA	21,0	0,2 (0,04)	aB	2,5	0,8 (0,19)	aA	9,3	8,1 (0,33)	aB
jun/04–mai/05	5,0 (0,30)	aA	71,3	1,0 (0,16)	bA	14,5	0,5 (0,16)	aA	7,3	0,4 (0,04)	aA	6,0	7,0 (0,42)	bAB
média	5,1 (0,20)	B	68,3	1,4 (0,12)	A	17,7	0,4 (0,08)	AB	4,9	0,6 (0,10)	A	7,6	7,5 (0,28)	B
Mata ciliar														
jun/03–mai/04	4,2 (0,17)	aC	60,7	1,8 (0,23)	aA	26,4	0,3 (0,04)	aB	4,3	0,5 (0,08)	aA	7,9	7,0 (0,19)	aC
jun/04–mai/05	4,9 (0,18)	bA	75,0	0,8 (0,08)	bA	13,1	0,4 (0,04)	aA	5,9	0,3 (0,03)	bA	4,9	6,5 (0,23)	aB
média	4,6 (0,14)	C	67,8	1,3 (0,16)	A	19,7	0,3 (0,03)	B	5,1	0,4 (0,05)	B	6,4	6,7 (0,15)	C

principalmente por resíduos vegetais, não foi possível detectar um período nítido de maior ou menor deposição.

Os três fragmentos florestais apresentaram diferenças substanciais na produção anual de serrapilheira e nas suas frações componentes nos dois anos de estudo (Tabela 3). No primeiro ano, os valores de produção total de serrapilheira, contabilizando o efeito do furacão, variaram entre 7,3 e 11,4 $\text{ton}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$. Nas duas matas mais próximas do oceano, os valores não diferiram estatisticamente e foram significativamente maiores do que a produção verificada na mata ciliar. No segundo ano, a produção total de serrapilheira variou apenas entre 6,5 e 7,8 $\text{ton}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$, sendo o maior valor verificado na mata pluvial. Nas três matas houve diferença significativa entre os anos de coleta, sendo o primeiro ano sempre o mais produtivo, independente da inclusão ou não do efeito do furacão. Os valores médios para os dois anos de estudo foram significativamente maiores nos fragmentos de mata pluvial e arenosa (9,6 e 8,8 $\text{ton}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$, respectivamente), quando comparados ao fragmento de mata ciliar (6,9 $\text{ton}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$). Nos resultados sem a influência do furacão, a produção de serrapilheira continuou sendo maior na mata pluvial; entretanto, esta passou a diferir significativamente também dos fragmentos de mata arenosa.

Nos três fragmentos florestais, não houve relação significativa entre a produção de serrapilheira e os parâmetros climáticos de precipitação, temperatura e insolação (co-ocorrentes e defasados). Entretanto, os resultados indicam uma maior produção de serrapilheira na primavera, período do ano em que os dias começam a ficar progressivamente mais longos. Enquanto verifica-se relação significativa entre a produção de serrapilheira e o comprimento do dia nas matas pluvial ($r=0,52$; $P=0,01$) e arenosa ($r=0,41$; $P=0,03$), na mata ciliar estes parâmetros não mostraram relação significativa ($r=0,26$; $P=0,21$). Os valores médios de correlação obtidos nas matas pluvial e arenosa

e a ausência de correlação na mata ciliar se devem ao fato da produção de serrapilheira estar fortemente relacionada com a duração do dia somente até o pico de produtividade ser atingido, o que corresponde ao período de tempo entre o solstício de inverno e o mês de novembro nas matas pluvial e arenosa, e o solstício de inverno e o mês de outubro na mata ciliar (Figura 9). Depois, aparentemente, as duas variáveis não apresentam mais relação. De fato, quando relacionamos a produção de serrapilheira até o pico de produção com o comprimento do dia deste período, obtemos altos valores de correlação na mata pluvial ($r=0,94$; $P=0,005$), na mata arenosa ($r=0,97$; $P=0,002$) e também na mata ciliar ($r=0,98$; $P=0,004$). No estudo, não foi verificada relação entre a produção de serrapilheira e a disponibilidade de N no solo ($r=0,003$; $P=0,98$) (Figura 10a).

Estoque de serrapilheira e coeficiente de decomposição (k)

Nos dois anos de estudo, a quantidade de serrapilheira acumulada sobre o solo foi significativamente maior no fragmento de mata pluvial quando comparada à mata ciliar; a mata arenosa apresentou valores intermediários entre as duas (Tabela 4). No primeiro ano, o coeficiente k foi significativamente maior nas matas pluvial e arenosa; no segundo ano, as matas não diferiram entre si. A estimativa de T_m foi de, aproximadamente, 0,85 anos (310 dias) na mata pluvial, 0,82 anos (299 dias) na mata arenosa, e 0,95 anos (347 dias) na mata ciliar.

Biomassa de raízes finas

Nas três matas, verifica-se que a biomassa de raízes finas é drasticamente reduzida com o aumento na profundidade do solo (Figura 11). Na mata pluvial, em todas as profundidades analisadas, a biomassa de raízes na superfície do solo foi significativamente inferior aos valores verificados nas matas arenosa e ciliar. Estes dois fragmentos florestais

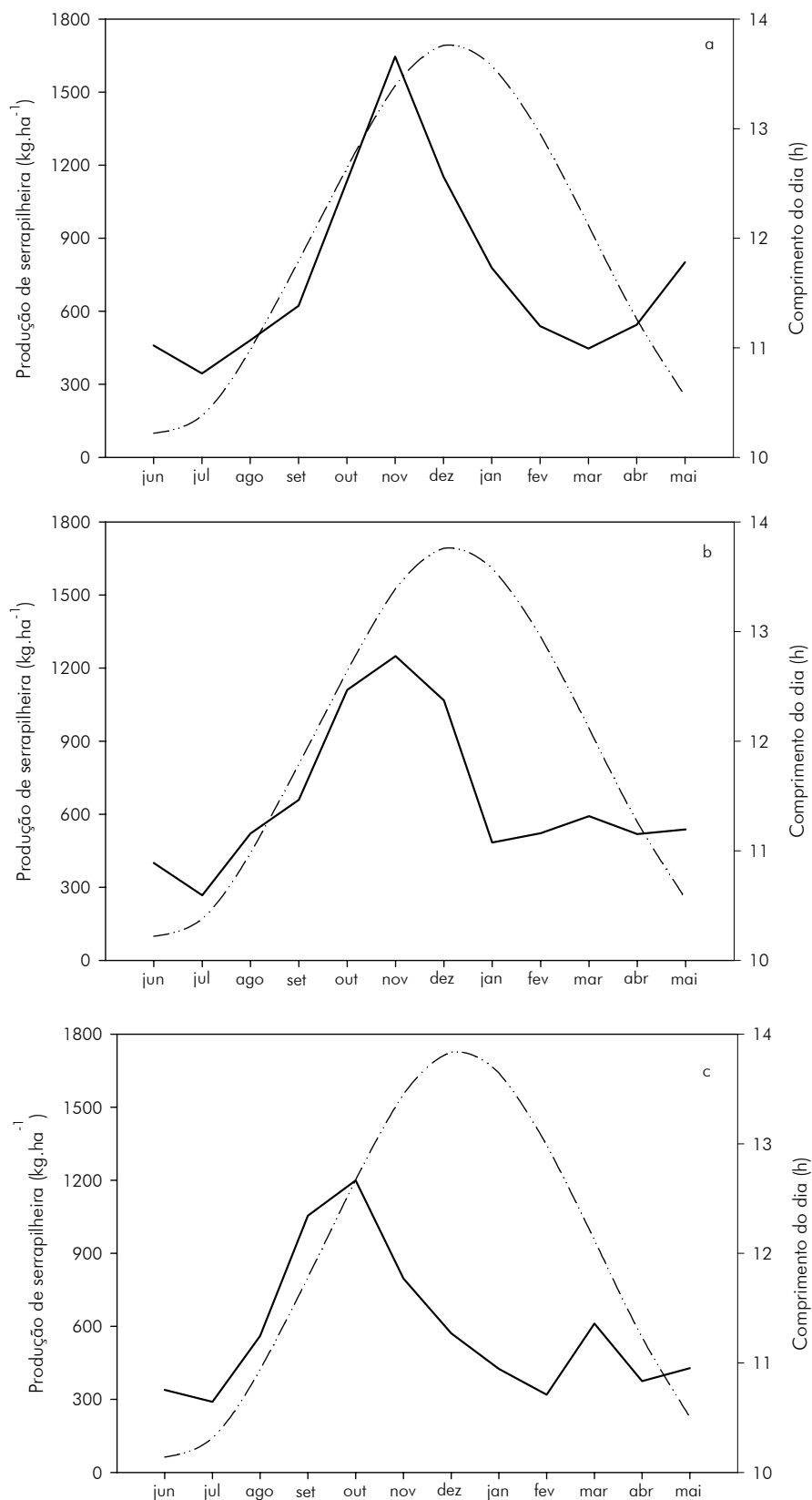


Figura 9: Produção total de serrapilheira nos fragmentos de matas pluvial (a), arenosa (b) e ciliar (c). A linha contínua indica a média mensal na produção de serrapilheira entre os dois anos de estudo e a linha pontilhada indica a média mensal do comprimento do dia neste período. Nos resultados apresentados o mês de março de 2004 foi retirado das análises (sem efeito do furacão).

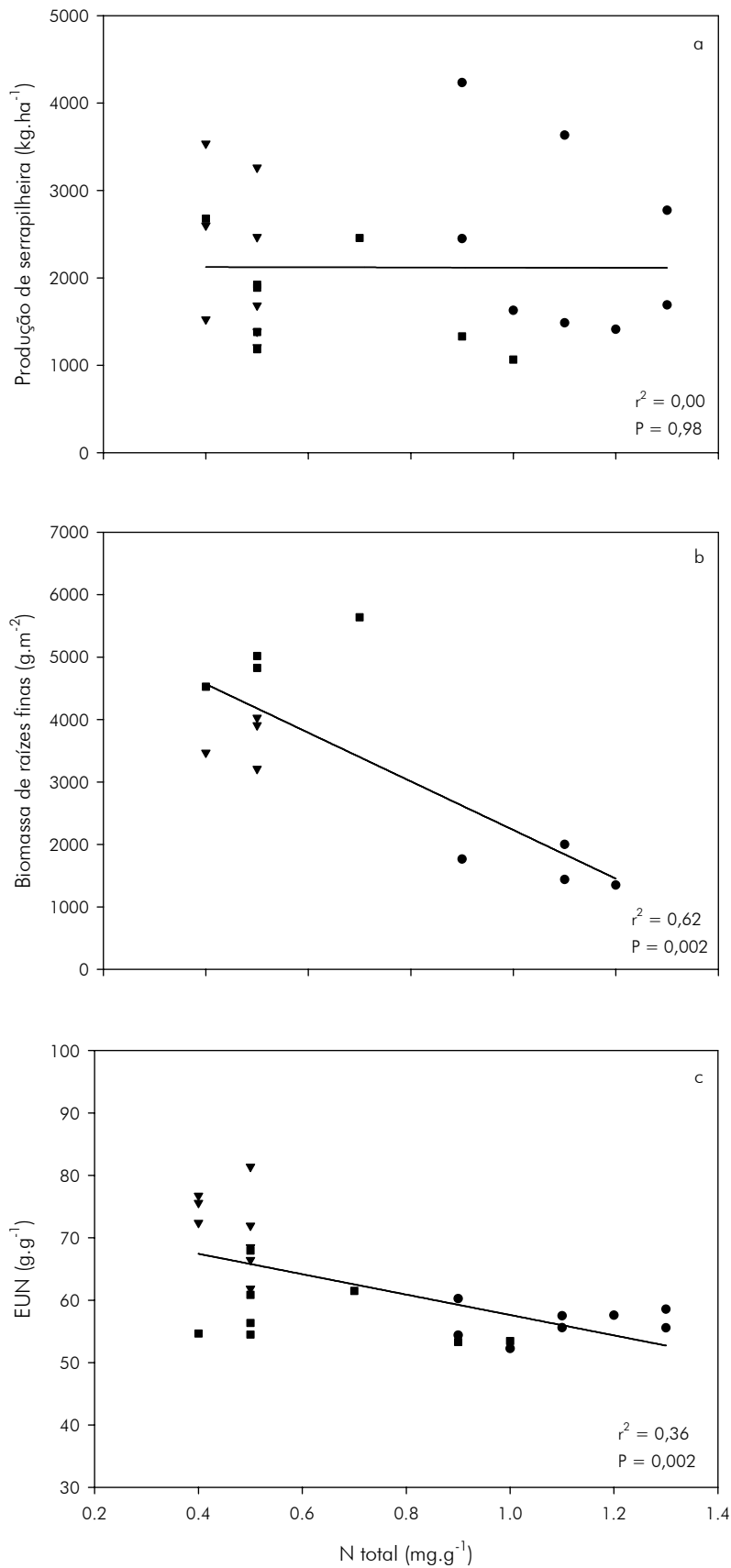


Figura 10: Relação entre a disponibilidade de N no solo e a produção total de serrapilheira (a), a biomassa total de raízes finas (b) e a eficiência no uso de N (c) nos três fragmentos florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul. Nas figuras 4a e 4c, os pontos representam as duas parcelas e as quatro estações do ano (médias dos dois anos de estudo). Na figura 4b, os pontos representam as duas parcelas e as duas datas de coleta de raízes (set e dez/03). Símbolos: ● = mata pluvial, ▼ = mata arenosa, ■ = mata ciliar.

Tabela 4: Serrapilheira acumulada sobre o solo (SA), coeficiente de decomposição da serrapilheira (k), concentração de N na fração foliar da serrapilheira (N_f), eficiência na absorção de N (EAN) e eficiência no uso de N (EUN) nos fragmentos florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul. Valores apresentados são médias, acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0,05$). Letras minúsculas comparam os fragmentos florestais em um mesmo ano de estudo e letras maiúsculas comparam os anos de estudo no mesmo remanescente florestal. Nas linhas das médias entre os anos, letras maiúsculas comparam os fragmentos florestais entre si.

	SA	k	N_f	EAN	EUN
	t.ha ⁻¹	ano ⁻¹	mg.g ⁻¹	g.g ⁻¹	g.g ⁻¹
Mata pluvial					
jun/03–mai/04	8,1 (0,4) aA	1,44 (0,11) aA	17,2 (0,50) aA	16,0 (1,0) bA	58,2 (1,6) bA
jun/04–mai/05	8,9 (0,4) aA	0,91 (0,12) aB	18,3 (0,50) aA	17,0 (0,9) bA	54,7 (1,5) bA
média	8,5 (0,3) A	1,17 (0,11) A	17,7 (0,30) A	16,5 (1,0) B	56,4 (1,1) B
Mata arenosa					
jun/03–mai/04	7,6 (0,6) abA	1,43 (0,12) aA	14,0 (0,50) bA	30,3 (0,8) aA	72,1 (2,7) aA
jun/04–mai/05	7,6 (0,6) abA	1,02 (0,10) aB	14,1 (0,60) bA	30,9 (1,7) aA	71,6 (2,7) aA
média	7,6 (0,4) A	1,22 (0,09) A	14,0 (0,40) B	30,6 (1,1) A	71,8 (1,9) A
Mata ciliar					
jun/03–mai/04	6,4 (0,3) bA	1,10 (0,07) bA	17,1 (0,60) aA	29,9 (3,3) aA	58,9 (2,3) bA
jun/04–mai/05	6,6 (0,3) bA	1,01 (0,03) aA	17,8 (0,60) aA	30,9 (3,2) aA	56,7 (2,1) bA
média	6,5 (0,2) B	1,05 (0,04) A	17,4 (0,40) A	30,4 (3,3) A	57,8 (1,6) B

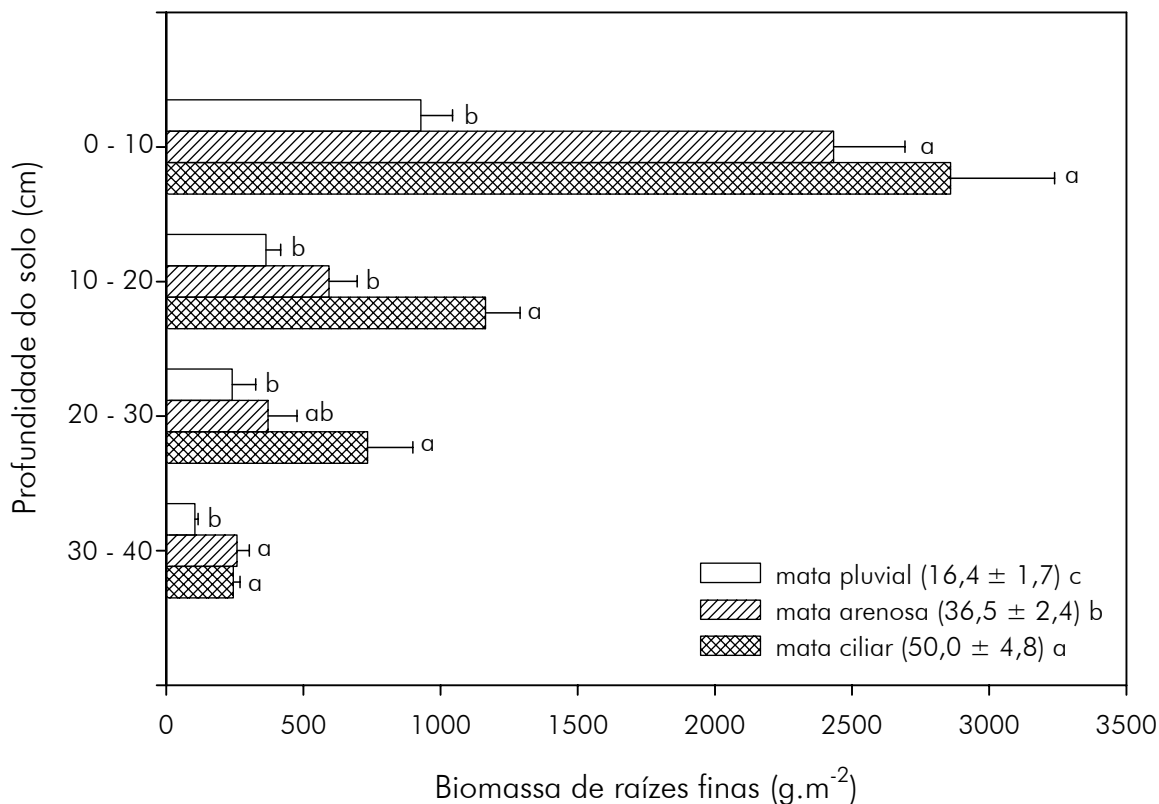


Figura 11: Biomassa de raízes finas na superfície do solo dos três fragmentos florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. As barras horizontais correspondem aos valores médios ($n = 12$ coletas) acompanhadas pela barra do erro padrão da análise de variância. Na legenda, os valores entre parênteses correspondem à biomassa total de raízes finas ($\text{ton} \cdot \text{ha}^{-1}$) acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os remanescentes florestais ($P \leq 0,05$).

diferiram entre si somente na profundidade de 10–20 cm, sendo a biomassa radicular significativamente maior na mata ciliar. Somando todas as profundidades, verifica-se que a biomassa total de raízes é significativamente maior nesta mata (50,0 ton.ha⁻¹), do que nas matas arenosa e pluvial (36,5 e 16,4 ton.ha⁻¹, respectivamente) (Figura 11). Verifica-se que a disponibilidade de N no solo está inversamente relacionada com a biomassa total de raízes finas ($r=-0,78$; $P=0,004$) (Figura 10b).

Concentração de N na serrapilheira

Os fragmentos florestais mostraram-se claramente diferenciados quanto a concentração de N presente na fração foliar da serrapilheira (Tabela 4). As espécies das matas pluvial e ciliar perderam folhas com concentrações similares de N, sendo significativamente mais ricas neste elemento do que as folhas da mata arenosa. A disponibilidade de N no solo mostrou relação significativa com a concentração de N na serrapilheira ($r=0,58$; $P=0,003$).

Eficiência na absorção de N (EAN) e no uso (EUN)

As raízes das espécies presentes nas matas arenosa e ciliar mostraram-se mais eficientes em absorver o N do que as raízes das espécies ocorrentes na mata pluvial (Tabela 4). Aplicando-se a relação biomassa/concentração de N como indicador de eficiência no uso deste nutriente, fica evidente que a mata arenosa mostrou-se mais eficiente na utilização do N do que os outros dois fragmentos florestais estudados (Tabela 4). Verifica-se que a disponibilidade de N no solo está inversamente relacionada com a EUN das comunidades vegetais ($r=-0,60$; $P=0,002$) (Figura 10c).

DISCUSSÃO

Nos três fragmentos florestais os valores de produção de serrapilheira estão situados dentro da faixa de variação verificada em outras florestas brasileiras (3,9 a 11,1 ton.ha⁻¹.ano⁻¹) (Tabela 5). Na mata pluvial, a produção anual de serrapilheira, contabilizando o furacão, mostrou ser levemente superior aos valores relatados em matas pluviais localizadas em outras latitudes, ficando mais próxima aos valores verificados na floresta amazônica (Scott *et al.*, 1992; Barbosa & Fearnside, 1996; Smith *et al.*, 1998). O valor sem o furacão, por sua vez, está dentro dos limites encontrados em fragmentos de mata pluvial localizados em latitudes inferiores (Oliveira & Lacerda, 1993). Já na mata arenosa, a produção de serrapilheira, com e sem a influência do furacão, foi mais elevada do que em outras matas arenosas brasileiras (Ramos & Pellens, 1993; Moraes *et al.*, 1999). Porém, os valores estão muito próximos aos obtidos em fragmentos de mata pluvial e estacional de diferentes faixas de latitude (Varjabedian & Pagano, 1988; César, 1993b; Cunha *et al.*, 1993; Domingos *et al.*, 1997). Na mata ciliar, o valor de produção de serrapilheira está bem próximo aos valores relatados por Pagano e Durigan (2000) em matas ciliares localizadas no sudeste do Brasil, sendo semelhante ao valor verificado por Schumacher *et al.* (2004) em uma mata com araucária do sul do país.

O padrão de deposição de serrapilheira em ecossistemas florestais é bastante variável, indo desde a queda total de material em um curto período de tempo (florestas caducifólias) até o fluxo contínuo de material ao longo do ano (florestas perenifólias) (Delitti, 1989). Segundo o autor, situações intermediárias são freqüentes, sendo comuns os ecossistemas onde, apesar da produção de serrapilheira ser contínua ao longo do ano, é possível distinguir períodos de maior ou menor intensidade na produção. Os fragmentos florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul encontram-se nesta

Tabela 5: Produção de serrapilheira (PS), coeficiente de decomposição (k), tempo médio de renovação da serrapilheira (T_m) e eficiência no uso de nitrogênio (EUN) em alguns ecossistemas florestais brasileiros.

Ecosistemas florestais	Altitude m	PS ton.ha ⁻¹ .ano ⁻¹	k ano ⁻¹	T_m ano	EUN	Referências
Mata amazônica						
2°S	100	9,2	-	-	66	Barbosa & Fearnside, 1996
2°S	180	9,7	1,35	0,74	85	Smith <i>et al.</i> , 1998
3°S	-	9,3	2,00	0,50	79	Scott <i>et al.</i> , 1992
3°S	90	7,3	-	-	66	Klinge & Rodrigues, 1968
Mata pluvial						
21°S	50	9,4	1,5	0,66	-	Mazurec & Villela, 1998
22°S	750	8,9	-	-	-	Oliveira & Lacerda, 1993
23°S	890	7,0	-	-	41	Domingos <i>et al.</i> , 1997
24°S	140	7,9	0,72	1,38	-	Varjabedian & Pagano, 1988
25°S	140	6,3	-	-	62	Moraes <i>et al.</i> , 1999
29°S	37	9,6	1,17	0,85	56	este estudo (com furacão)
29°S	37	8,6	-	-	-	este estudo (sem furacão)
Mata arenosa						
22°S	3	5,7	-	-	-	Ramos & Pellens, 1993
25°S	3	3,9	-	-	143	Moraes <i>et al.</i> , 1999
29°S	6	8,8	1,22	0,82	72	este estudo (com furacão)
29°S	6	7,5	-	-	-	este estudo (sem furacão)
Mata ciliar						
21°S	440	11,1	-	-	48	Pagano & Durigan, 2000
21°S	440	8,8	-	-	46	Pagano & Durigan, 2000
22°S	520	9,7	-	-	52	Pagano & Durigan, 2000
22°S	550	6,4	-	-	51	Pagano & Durigan, 2000
22°S	550	5,3	-	-	65	Pagano & Durigan, 2000
30°S	4	6,9	1,05	0,95	57	este estudo
Mata estacional						
22°S	500	8,8	1,06	0,94	41	César, 1993 a, b
22°S	630	8,6	1,15	0,87	43	Pagano, 1989 a, b
23°S	750	9,4	1,45	0,69	45	Meguro <i>et al.</i> , 1979
29°S	150	9,0	-	-	-	Mello & Porto, 1997
29°S	150	5,5	-	-	-	Mello & Porto, 1997
29°S	469	7,7	1,16	0,86	34	Cunha <i>et al.</i> , 1993
Mata com araucária						
25°S	760	6,5	-	-	73	Britez <i>et al.</i> , 1992
29°S	394	6,9	-	-	103	Schumacher <i>et al.</i> , 2004
29°S	923	10,3	0,86	1,16	-	Backes <i>et al.</i> , 2005

categoria, uma vez que produziram serrapilheira durante todo o período experimental. Este fato se deve à predominância de espécies arbóreas perenifólias, as quais se caracterizam por renovar continuamente suas folhas (Morellato *et al.*, 1989). Nas três matas, as folhas sempre representaram a maior parte da serrapilheira produzida, variando ao longo dos dois anos de observação de 59,3 a 75%. Estes resultados estão dentro dos limites relatados em estudos prévios, onde as folhas contribuíram com 60 a 75% de toda a serrapilheira produzida em florestas (e.g. Barbosa & Fearnside, 1996; Smith *et al.*, 1998; Moraes *et al.*, 1999; Priess *et al.*, 1999).

Devido ao fato das folhas serem a fração predominante, pode-se concluir que o padrão geral de produção de serrapilheira dependerá, principalmente, dos fatores ambientais responsáveis pela senescência e abscisão das folhas (Cuevas e Lugo, 1998). A produção de serrapilheira nas três matas foi um processo nitidamente sazonal, no qual as maiores quantidades de material foram depositadas na primavera, época do ano mais favorável à assimilação fotossintética, e, portanto, à renovação das folhas. Existem evidências de que o desencadeamento da queda e brotação das folhas de espécies tropicais esteja relacionado a mudanças no fotoperíodo (Wright & Van Schaik, 1994) ou no estado hídrico da planta (Alvim, 1967; Reich & Borchert, 1984). Exceto quando houver deficiência hídrica, as árvores tropicais tendem a concentrar a queda e a brotação de folhas na época do ano com maior irradiação, pois a fotossíntese é otimizada neste período (Van Schaick *et al.*, 1993). Esta estratégia resulta na queda máxima de folhas no período do ano mais propício ao crescimento de folhas novas (Jackson, 1978). Na mata ciliar, além dos picos de produção de serrapilheira observados na primavera, foi verificada a ocorrência de pequenos picos de produção no outono, nos dois anos de estudo. Estes pequenos picos podem ser atribuídos à maior presença de espécies caducifólias nesta comunidade vegetal, as quais se caracterizam por concentrarem a

queda de folhas no outono ou após períodos de deficiência hídrica. No ano de 2004, o pico verificado no mês de maio pode ser atribuído a chegada do outono. Já no ano de 2005, o pico de produção foi antecipado para o mês de março, o que pode estar relacionado ao período de seca ocorrido no verão e que, provavelmente, acelerou o processo de senescência foliar das espécies caducifólias.

A tendência de aumentar a produção de serrapilheira no final do inverno, atingindo os maiores valores na primavera foi verificada em outras florestas brasileiras (Pagano, 1989a; Cunha *et al.*, 1993; Schlittler *et al.*, 1993; César, 1993b; Mello & Porto, 1997; Könnig *et al.*, 2002). Segundo Santa Regina (2001), os picos de produção que ocorrem em determinadas épocas do ano dependem da fenologia das espécies dominantes. Fenômenos periódicos na vegetação são mais acentuados em áreas onde ocorrem variações sazonais evidentes na precipitação, temperatura e comprimento do dia (Alvim, 1967). Em florestas de altas latitudes, o crescimento e a reprodução vegetal estão diretamente relacionados às mudanças sazonais na temperatura e no fotoperíodo (Wright & Cornejo, 1990). Já em florestas tropicais, onde a temperatura e o fotoperíodo são relativamente constantes, a disponibilidade de água tem sido identificada como o principal fator controlando, direta ou indiretamente, a fenologia das plantas (Alvim, 1967; Reich & Borchert, 1984; Morellato *et al.*, 1989). Nestas florestas, os picos de produção de serrapilheira geralmente ocorrem na estação seca (Klinge & Rodrigues, 1968; Wright & Cornejo, 1990; Scott *et al.*, 1992; Barbosa & Fearnside, 1996); entretanto, pode ocorrer coincidência entre os picos de produção de serrapilheira e o período de maior precipitação (Jackson, 1978; Proctor *et al.*, 1983). Mesmo em regiões onde a sazonalidade na precipitação não é acentuada, foi verificada periodicidade em muitos eventos fenológicos (Talora & Morellato 2000). Segundo Alvim (1967), as reações das plantas tropicais a temperatura e ao fotoperíodo tendem a aumentar à medida que

nos afastamos da linha do equador, pois estes parâmetros tornam-se mais variáveis. De fato, Marques *et al.* (2004) demonstraram a existência de estreita relação entre a fenologia e o comprimento do dia/temperatura em uma mata com araucária localizada entre a zona tropical e a subtropical no sul do Brasil. Wright & Van Schaik (1994), ressaltaram a importância da luz na regulação de padrões fenológicos em plantas tropicais, e sugeriram que mudanças no comprimento do dia podem explicar o comportamento sazonal de algumas plantas em climas sem variação sazonal evidente na precipitação ou na temperatura. No presente estudo, a periodicidade observada na produção de serrapilheira pode ser interpretada como uma resposta às variações no fotoperíodo, pois foi verificada relação significativa entre o comprimento do dia e a produtividade. A ausência de correlação entre a produção de serrapilheira e os parâmetros climáticos de temperatura, precipitação e insolação (co-ocorrentes e defasados), concorda com a hipótese de Santos *et al.* (1984) de que determinados fatores vitais à manutenção dos ecossistemas terrestres constituem uma estratégia adquirida através de processos evolutivos próprios, que tornam estes ecossistemas independentes das variações climáticas ocorridas em determinado ano.

Os fragmentos florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul, apesar de estarem submetidos a condições climáticas muito semelhantes, apresentaram diferentes taxas de produção de serrapilheira. Variações na produtividade em florestas localizadas na mesma zona climática são esperadas e, principalmente, associadas às diferenças na composição florística da vegetação e nas condições do substrato (Facelli & Pickett, 1991). Como verificado, a composição de espécies é bastante distinta nas três matas. A partir dos estudos de Nunes (2001), Rossoni (1993) e Brum (1995), realizados nos fragmentos de mata pluvial, arenosa e ciliar, respectivamente, foi possível avaliar a similaridade florística entre pares de matas através do coeficiente de Jaccard (Müller-Dombois &

Ellenberg, 1974). As matas arenosa e ciliar mostraram-se mais semelhantes quanto à composição florística, uma vez que apresentam 14 espécies arbóreas em comum e um coeficiente de similaridade de 26%. As matas pluvial e arenosa apresentam 11 espécies arbóreas em comum e um coeficiente de similaridade de 10%. Já as matas pluvial e ciliar são as mais diferentes quanto à composição florística, uma vez que apresentam somente cinco espécies arbóreas em comum e um índice de similaridade de apenas 6%. Tais diferenças poderiam explicar, ao menos em parte, as distintas taxas de produtividade observadas entre as matas.

No que diz respeito às condições do substrato, os fragmentos florestais podem ser caracterizados como oligotróficos, pois estão assentados sobre solos ácidos deficientes quanto à saturação de bases trocáveis, e, teoricamente, submeteriam a vegetação a um regime nutricional semelhante. Entretanto, comparações entre as áreas de estudo indicaram que os teores de N total e matéria orgânica foram significativamente maiores no solo da mata pluvial, o que poderia oferecer melhores condições de crescimento para as plantas, e ajudaria a explicar os altos valores de produção de serrapilheira encontrados nesta mata. Entretanto, a mata arenosa, apesar de ocorrer sobre solo mais pobre em N, mostrou ser tão produtiva quanto a mata pluvial, de forma que a disponibilidade deste nutriente, provavelmente, não seja o fator responsável pelas diferentes taxas de produtividade verificadas neste estudo. De fato, não foi observada relação entre a produção de serrapilheira e a disponibilidade de N no solo.

Em florestas assentadas sobre solos com severa deficiência nutricional, como os verificados na planície costeira do Rio Grande do Sul, é surpreendente que a produção de serrapilheira atinja valores tão elevados. Nas matas pluvial e arenosa, apesar das diferenças significativas verificadas na disponibilidade de N, a produção de serrapilheira atingiu valores similares. Já na mata ciliar, onde o N estava tão pouco disponível quanto

na mata arenosa, a produção de serrapilheira foi significativamente inferior. Sobre solos pobres, as florestas são capazes de manter sua produtividade restringindo a perda de nutrientes através de várias estratégias, onde somente pequenas quantidades de nutrientes são perdidas do sistema (Jordan & Herrera, 1981; Bruijnzeel, 1991). Nestes ambientes, os nutrientes podem ser conservados aumentando-se a longevidade dos tecidos vegetais (Van Schaik *et al.*, 1993), ou minimizando a quantidade de nutrientes nas partes que serão abscisadas (Chapin, 1980; Aerts, 1996). A reabsorção de N das folhas senescentes é considerada uma importante estratégia de conservação de N na biomassa vegetal viva (Aerts, 1996), pois reduz as taxas de perda deste nutriente (Chapin, 1980; Chabot & Hicks, 1982) e aumenta a EUN (Vitousek, 1982). Segundo Killingbeck (1996), este processo pode ser quantificado através da eficiência (proporção de N reabsorvido das folhas senescentes) ou da proficiência (concentração final de N nas folhas senescentes) na reabsorção de N.

Para serem considerados eficientes na utilização do N, os ecossistemas florestais devem perder pequenas quantidades deste elemento em relação à quantidade de carbono fixado (Vitousek, 1982). Geralmente, em solos pobres, as plantas tendem a investir pouco N nas folhas ou reabsorver grandes quantidades deste nutriente, produzindo serrapilheira de baixa qualidade. Isto pode inibir a decomposição e estimular a imobilização do N pelos microorganismos do solo, resultando na redução da fertilidade (Anderson & Swift, 1983; Aerts, 1997). No presente estudo, os valores médios obtidos para o coeficiente de decomposição (k) não diferiram significativamente nos três fragmentos florestais, ficando sempre acima de 1 ano^{-1} . Quando o valor do coeficiente k é maior ou igual a uma unidade, a renovação da camada de serrapilheira ocorre em um ano ou menos (Olson, 1963; Anderson & Swift, 1983). Ao estimarmos o tempo médio de renovação do estoque de serrapilheira nas três matas, verificamos que este era substituído rapidamente, em

média a cada 317 dias. Embora a decomposição em ecossistemas terrestres envolva processos complexos e de longo prazo, que não podem ser quantificados em estudos de curta duração (Anderson *et al.*, 1983), os resultados obtidos neste estudo fornecem informações pioneiras, sendo uma base para a comparação da velocidade de decomposição nos diferentes tipos florestais ocorrentes na planície costeira do Rio Grande do Sul com outras florestas brasileiras.

Alguns estudos sugerem que com o aumento na disponibilidade de N no solo, as estratégias utilizadas pelas plantas para conservar este nutriente tornam-se menos eficientes (Schlesinger *et al.*, 1989; Escudero *et al.*, 1992). Vitousek (1982) demonstrou uma forte e inversa relação entre a quantidade de N circulante em vários ecossistemas florestais do mundo e a EUN, o que implica que, à medida que a disponibilidade de N às plantas diminui, a eficiência em seu uso pela vegetação aumenta. Seguindo este raciocínio, esperava-se que as matas com menor disponibilidade de N (arenosa e ciliar) perdessem pouco deste nutriente na serrapilheira, obtendo, assim, maiores valores de EUN. Entretanto, ao compararmos os três fragmentos florestais entre si, verificamos que somente a mata arenosa mostrou ser mais eficiente na utilização do N do que a mata pluvial, produzindo mais biomassa por unidade de N absorvido. A taxa de produtividade nesta mata foi tão alta quanto à verificada na mata pluvial, o que é um forte indício de que as espécies presentes na mata arenosa são altamente proficientes em reabsorver o N das folhas senescentes e reutilizá-lo para produzir nova biomassa, aumentando, assim, a EUN da comunidade. Esperava-se encontrar a mesma resposta na mata ciliar, uma vez que o solo sob esta mata também apresenta pouco N disponível. Entretanto, na mata ciliar, a concentração de N perdido com a queda das folhas foi similar ao da mata pluvial, a qual encontra-se assentada sobre solo mais fértil, sugerindo que as espécies que compõe esta comunidade vegetal apresentam baixa proficiência na reabsorção de N.

Conseqüentemente, a mata ciliar foi tão ineficiente quanto a pluvial na reutilização do N, fato que pode ter sido responsável pela redução de 25% verificada na produtividade desta mata. Assim, a afirmação de Vitousek (1982) de que a EUN está inversamente relacionada com a disponibilidade de N no solo se mostrou verdadeira somente para as matas pluvial e arenosa.

O N pode ser adquirido diretamente do solo, através da absorção radicular, ou reciclado internamente, através da reabsorção deste nutriente, sendo que ambos os processos envolvem gasto de energia (Singh *et al.*, 2005). Em florestas oligotróficas, grande parte do N encontra-se armazenado na própria vegetação, pois o N retirado das folhas antes da abscisão pode ser reutilizado diretamente na construção de novas estruturas vegetais ou estocado para posterior utilização, tornando a planta menos dependente da absorção do solo (Pugnaire & Chapin, 1993; Aerts, 1996, 1997). Segundo Singh *et al.* (2005), os custos para a absorção de N diminuem com o aumento na disponibilidade deste elemento, de forma que, em solos mais férteis, a reciclagem interna do N torna-se menos importante. Entretanto, se as espécies vegetais são pouco proficientes em reabsorver o N das folhas senescentes, o fornecimento deste elemento para produzir nova biomassa depende mais da absorção do que da reciclagem interna (Shaver & Melillo, 1984). No presente estudo, verificou-se que, quando comparada às matas arenosa e ciliar, a mata pluvial mostrou uma menor EAN, indicando que nos solos onde o N apresenta-se menos disponível, as raízes são mais eficientes em absorvê-lo. A redução na EAN com o aumento na disponibilidade de N, sugere que, quando o estoque de N no solo aumenta, a ciclagem deste nutriente através do ecossistema pode ser menos afetada pela absorção (Shaver & Melillo, 1984). Segundo os autores, este efeito pode ser direto, através da saturação da capacidade de absorção, ou indireto, através de ajustes na cinética de absorção e nos padrões de alocação de biomassa.

Em solos de baixa fertilidade geralmente ocorre um aumento na alocação de carbono para a produção de raízes (Goyer, 1987). Nestes ambientes, a presença de uma espessa camada de raízes finas próximas a superfície do solo, formando um compartimento de rápida ciclagem e absorção, é considerada uma importante estratégia de conservação de nutrientes (Stark & Jordan, 1978; Jordan & Herrera, 1981; Maycock & Congdon, 2000; Laclau *et al.*, 2004). Nos ecossistemas florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul, esta parece ser uma das estratégias adotadas pela vegetação para conservar seus nutrientes, uma vez que foi observada uma nítida concentração de raízes finas na superfície do solo. Os valores encontrados para este parâmetro encontram-se dentro da faixa de variação relatada em estudos prévios realizados em florestas tropicais, onde a biomassa de raízes finas nos primeiros 40 cm do solo variou entre 1,1 e 123,4 ton.ha⁻¹ (Goyer, 1987; Maycock & Congdon, 2000; Hertel *et al.*, 2003; Sayer *et al.*, 2006).

No estudo, a biomassa de raízes finas mostrou estar inversamente relacionada com a disponibilidade de N no solo, sendo verificada menor biomassa radicular na mata pluvial, onde as condições químicas do solo eram melhores. A dificuldade de absorver nutrientes em solos de baixa fertilidade (Fölster & Las Salas, 1976), força as plantas a desenvolver grande quantidade de raízes finas logo abaixo da camada de serrapilheira em decomposição, para obterem os nutrientes diretamente quando são mineralizados (Sayer *et al.*, 2006). Segundo os autores, a proliferação de raízes finas nas camadas superficiais do solo, além de maximizar a absorção do N, também impede a perda deste nutriente em decorrência da lixiviação da serrapilheira. Nas matas arenosa e ciliar, a baixa quantidade de matéria orgânica, associada à elevada precipitação pluviométrica, torna o pouco N presente no solo, muito sujeito a lixiviação, se este não for rápida e eficientemente absorvido pelas densas raízes superficiais. Contudo, a longo prazo, uma distribuição

radicular muito superficial pode se tornar desvantajosa, uma vez que as raízes finas são mais sensíveis a mudanças nos níveis de umidade do solo (Richards, 1996). Assim, a aquisição de N diretamente da camada de serrapilheira em decomposição deve ser suficientemente alta para justificar possíveis perdas de carbono que possam vir a ocorrer durante eventuais períodos de seca, devido à elevada mortalidade das raízes finas (Sayer *et al.*, 2006).

CONCLUSÕES

Com os resultados obtidos neste estudo, foi possível delinear a dinâmica da produção de serrapilheira e EUN em ecossistemas florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul. Essa dinâmica, capaz de sustentar uma elevada produção de serrapilheira em solos de baixa fertilidade, é o resultado de processos evolutivos próprios de cada um destes ecossistemas, nos quais, foram selecionadas diferentes estratégias de conservação de N. A metodologia empregada mostrou ser satisfatória para diferenciar a produtividade nas três matas estudadas, de forma que as hipóteses levantadas puderam ser todas testadas. Verificamos que as matas pluvial e arenosa são igualmente mais produtivas do que a mata ciliar, sendo a deposição de serrapilheira um processo nitidamente sazonal. As espécies arbóreas que compõe a mata arenosa mostraram-se mais eficiente em utilizar o N do que as espécies da mata pluvial, devido à alta proficiência na reabsorção do N e, também, à elevada EAN. Já as espécies da mata ciliar, mostraram-se pouco proficientes em reabsorver o N, perdendo serrapilheira com concentrações tão elevadas deste nutriente quanto à mata pluvial. Entretanto, nesta mata, foi verificada maior alocação de carbono para a produção de raízes finas em

detrimento da produção de serrapilheira. De fato, verifica-se que a produtividade está inversamente relacionada com a biomassa radicular nos horizontes superficiais do solo (Figura 12). Além de mais abundantes, as raízes da mata ciliar mostraram-se mais eficientes em absorver o N do que as raízes da mata pluvial. Sobre os solos pobres da planície costeira do Rio Grande do Sul, os ecossistemas florestais dependem de mecanismos de conservação de N para se manterem produtivos, e, também, da rápida ciclagem do N, a qual é obtida através da alta velocidade de decomposição da serrapilheira.

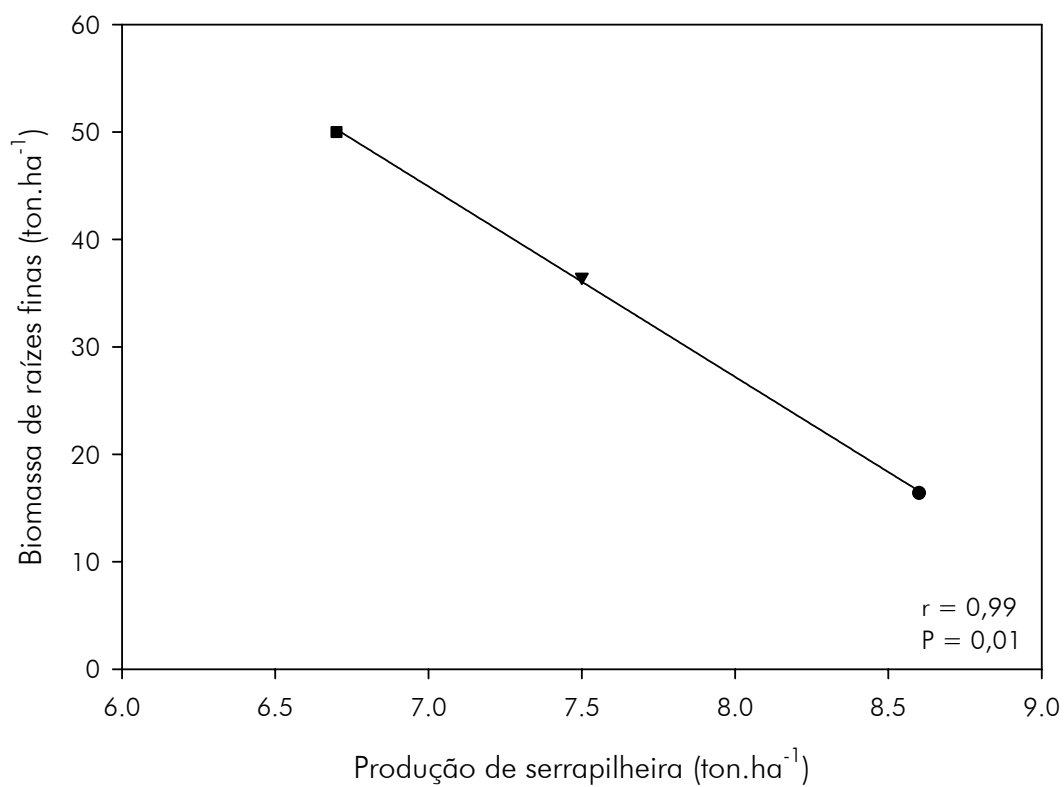


Figura 12: Relação entre a produção de serrapilheira e biomassa total de raízes finas nos três fragmentos florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul. Os pontos correspondem as médias dos anos de estudo, em cada mata. Símbolos: ● = mata pluvial, ▼ = mata arenosa, ■ = mata ciliar.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aerts, R. (1996) Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84: 597-608.
- Aerts, R. (1997) Nitrogen partitioning between resorption and decomposition pathways: a trade-off between nitrogen use efficiency and litter decomposability? *Oikos*, 80: 603-606.
- Alvim, P.T. (1967) *Periodicidade do crescimento das árvores em climas tropicais*. Anais do XV Congresso Nacional de Botânica, pp. 405-422.
- Anderson, J.M. & Swift, M.J. (1983) Decomposition in tropical forests. *Tropical Rain Forest: Ecology and Management* (eds S.L. Sutton, T.C. Whitmore, & A.C. Chadwick), pp. 287-309. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Anderson, J.M., Proctor, J. & Vallack, H.W. (1983) Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu national park, Sarawak. III. Decomposition processes and nutrient losses from leaf litter. *Journal of Ecology*, 71: 503-527.
- Backes, A., Prates, F. & Viola, M.G. (2005) Produção de serapilheira em floresta ombrófila mista em São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botânica Brasilica*, 19: 155-160.
- Baptista, L.R.M., Ceroni, Z.S.V., Irgang, B.E., Longhi, H.M., Waechter, J.L., Miotto, S.T.S., Mariath, J.E.A., Rosito, J.M., Prado, J.F. & Zanim, D. (1979) Levantamento florístico preliminar da Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, RS. *Nideco, série urbana*, nº 1.
- Barbosa, R.I. & Fearnside, P.M. (1996) Carbon and nutrient flows in an Amazonian forest: fine litter production and composition at Apiaú, Roraima, Brazil. *Tropical Ecology*, 37: 115-125.
- Berendse, F. & Aerts, R. (1987) Nitrogen-use efficiency: a biologically meaningful definition? *Functional Ecology*, 1: 293-296.
- Bridgham, S.D., Pastor, J., Mcclaugherty, C.A. & Richardson, C.J. (1995) Nutrient-use efficiency: a litterfall index, a model, and a test along a nutrient-availability gradient in North Carolina peatlands. *The American Naturalist*, 145: 1-21.
- Britez, R.M., Reissman, C.B., Silva, S.M. & Santos Filho, A. (1992) Deposição estacional de serrapilheira e macronutrientes em uma floresta de araucária, São Mateus do Sul, Paraná. *Revista do Instituto Florestal*, 4: 766-772.
- Bruijnzeel, L.A. (1991) Nutrient input-output budgets of tropical forest ecosystems: a review. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 1-21.
- Brum, L.P. (1995) *Levantamento fitossociológico do estrato arbóreo de uma mata de restinga na Reserva Biológica do Lami, RS*. Monografia de Bacharelado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

- Cesar, O. (1993a) Nutrientes minerais da serrapilheira produzida na mata mesófila semidecídua da fazenda Barreiro Rico, município de Anhembi, SP. *Revista Brasileira de Biologia*, 53: 659-669.
- Cesar, O. (1993b) Produção de serrapilheira na mata mesófila semidecídua da fazenda Barreiro Rico, município de Anhembi, SP. *Revista Brasileira de Biologia*, 53: 671-681.
- Chabot, B.F. & Hicks, D. J. (1982) The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 229-259.
- Chapin III, F.S. (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 233-260.
- Chapin III, F.S., Vitousek, P. & Van Cleve, K. (1986) The nature of nutrient limitation in plant communities. *The American Naturalist*, 127: 48-58.
- Clark, D.A., Brown, S., Kicklighter, D.W., Chambers, J.Q., Thomlinson, J.R. & Ni, J. (2001) Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications*, 11: 356-370.
- Cornejo, F.H., Varela, A. & Wright, S.J. (1994) Tropical forest litter decomposition under seasonal drought: nutrient release, fungi and bacteria. *Oikos*, 70: 183-190.
- Cuevas, E & Medina, E. (1986) Nutrient dynamics within Amazonian forest ecosystems. I. Nutrient flux in fine litter fall and efficiency of nutrient utilization. *Oecologia*, 68: 466-472.
- Cuevas, E & Medina, E. (1988) Nutrient dynamics within Amazonian forests. II. Fine roots growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia*, 76: 222-235.
- Cuevas, E. & Lugo, A.E. (1998) Dynamics of organic matter and nutrient return from litterfall in stands of ten tropical tree plantation species. *Forest, Ecology and Management*, 112: 263-279.
- Cunha, G.C., Grendene, L.A., Durlo, M.A. & Bressan, D.A. (1993) Dinâmica nutricional em floresta estacional decidual com ênfase aos minerais provenientes da deposição da serapilheira. *Ciência Florestal*, 3: 35-64.
- Delitti, W.B.C. (1989) Ciclagem de nutrientes minerais em matas ciliares. *Simpósio sobre mata ciliar* (eds L. M. Barbosa) pp. 88-98. Fundação Cargill, São Paulo.
- Dillenburg, L.R., Waechter, J.L. & Porto, M.L. (1992) Species composition and structure of a sandy coastal plain forest in northern Rio Grande do Sul, Brazil. *Coastal plant communities in Latin America* (ed U. SEELIGER), pp. 349-366. Academic Press, San Diego.
- Domingos, M., Moraes, R.M., Devuono, Y.S. & Anselmo, C.E. (1997) Produção de serapilheira e retorno de nutrientes em um trecho de mata atlântica secundária, na reserva biológica de Paranapiacaba, SP. *Revista Brasileira de Botânica*, 20: 91-96.
- Enright, N.J. (1999) Litterfall dynamics in a mixed conifer-angiosperm forest in northern New Zealand. *Journal of Biogeography*, 26: 149-157.

- Escudero A., del Arco J.M, Sanz I.C. & Ayala J. (1992) Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia*, 90: 80–87.
- Facelli, J.M. & Pickett, S.T.A. (1991) Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, 57: 1-32.
- Fölster, H. & Las Salas, G. (1976) Litter fall and mineralization in three tropical evergreen forest stands, Colombia. *Acta Científica Venezolana*, 27: 196-202.
- Gallardo, A. & Merino, J. (1993) Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystems of southwest Spain: influence of substrate quality. *Ecology*, 74: 152-161.
- Gower, S.T. (1987) Relations between mineral nutrient availability and fine root biomass in two Costa Rican tropical wet forests: a hypothesis. *Biotropica*, 19: 171-175.
- Gurevitch, J., Scheiner, S.M. & Fox, G.A. (2002) *The ecology of plants*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Gusso, A. (2004) Aspectos físicos preliminares do ciclone extra-tropical anômalo Catarina na perspectiva do sistema de satélites NOAA. Anais do XIII Congresso Brasileiro de Meteorologia, pp. 1-15.
- Hertel, D., Leuschner, C. & Hölscher, D. (2003) Size and structure of fine root systems in old-growth and secondary tropical montane forests (Costa Rica). *Biotropica*, 35: 143-153.
- Jackson, J.F. (1978) Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. *Biotropica*, 10: 38-42.
- Jordan, C.F. & Herrera, R. 1981 Tropical rain forest: are nutrients really critical? *The American Naturalist*, 117: 167-180.
- Kavvadias, V.A., Alifragis, D., Tsiontsis, A., Brofas, G. & Stamatelos, G. (2001) Litterfall, litter accumulation and litter decomposition rates in four forest ecosystems in northern Greece. *Forest, Ecology and Management*, 144: 113-127.
- Killingbeck, K.T. (1996) Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77: 1716-1727.
- Klinge, H. & Rodrigues, W.A. (1968) Litter production in an area of Amazonian terra firme forest. I. Litterfall, organic carbon and total nitrogen contents of litter. *Amazoniana*, 1: 287-302.
- Knops, J.M.H., Bradley, K.L. & Wedin, D.A. (2002) Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters*, 5: 454-466.
- König, F.G., Schumacher, M.V., Brun, E.J. & Seling, I. (2002) Avaliação da sazonalidade da produção de serapilheira numa floresta estacional decidual no município de Santa Maria, RS. *Revista Árvore*, 26: 429-435.
- Laclau, J.P., Toutain, F., M'Bou, A.T., Arnaud, M., Joffre, R. & Ranger, J. (2004) The function of

- the superficial root mat in the biogeochemical cycles of nutrients in Congolese *Eucalyptus* plantations. *Annals of Botany*, 93: 249-261.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. & Pons, T.L. (1998) *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A. & Martin, S. (1993) A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica*, 25: 130-150.
- Marques, M.C.M., Roper, J.J. & Salvalaggio, P.B. (2004) Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. *Plant Ecology*, 173: 203-213.
- Maycock, C.R. & Congdon, R.A. (2000) Fine root biomass and soil N and P in North Queensland rain forests. *Biotropica*, 32: 185-190.
- Mazurec, A.P. & Villela, D.M. (1998) Produção e camada de serrapilheira em uma mata atlântica na Serra do Imbé, norte fluminense, em diferentes altitudes. *Aciesp*, 104: 36-42.
- McClougherty, C.A., Pastor, J., Aber, J.D. & Melillo, J.M. (1985) Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology*, 66: 266-275.
- Meguro, M., Vinueza, G.N. & Delitti, W.B.C. (1979) Ciclagem de nutrientes minerais na mata mesófila secundária, São Paulo. I. Produção e conteúdo de nutrientes minerais no folheto. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 7: 11-31.
- Melillo, J.M., Aber, J.D. & Muratore, J.F. (1982) Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 63: 621-626.
- Mello, R.S.P. & Porto, M.L. (1997) Produção de serrapilheira em duas florestas subtropicais no sul do Brasil. *Iheringia (Botânica)*, 49: 63-85.
- Moraes, R.M., Delitti, W.B.C. & De Vuono, Y.S. (1999) Litterfall and litter nutrient content in two Brazilian tropical forests. *Revista Brasileira de Botânica*, 22: 133-138.
- Mota, F.S. (1951) Estudos do clima do Estado do Rio Grande do Sul, segundo o sistema de W. Koeppen. *Revista Brasileira de Geografia*, 13: 275-284.
- Morellato, L.P.C., Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H.F. & Joly, C.A. (1989) Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica*, 12: 85-98.
- Müller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974) *Aims and methods in vegetation ecology*. John Wiley and Sons, New York.
- Nunes, C.C. (2001) *Estudo fitossociológico e análise foliar de um remanescente de mata atlântica em Dom Pedro de Alcântara, RS*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Oliveira, R.R. & Lacerda, L.D. (1993) Produção e composição química da serrapilheira na Floresta da Tijuca, RJ. *Revista Brasileira de Botânica*, 16: 93-99.

- Oleynik, J., Bragagnolo, N., Bublitz, U. & Silva, J.C.C. (1997) *Análises de solo*. Tabelas para a transformação de resultados analíticos e interpretação de resultados. Secretaria da Agricultura e Abastecimento do Paraná, Curitiba.
- Olson, J.S. (1963) Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44: 322-331.
- Pagano, S.N. (1989a) Produção de folheto em mata mesófila semidecídua no município de Rio Claro, SP. *Revista Brasileira de Biologia*, 49: 633-639.
- Pagano, S.N. (1989b) Nutrientes minerais do folheto produzido em mata mesófila semidecídua no município de Rio Claro, SP. *Revista Brasileira de Biologia*, 49: 641-647.
- Pagano, S.N. & Durigan, G. (2000) Aspectos da ciclagem de nutrientes em matas ciliares do oeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Matas ciliares: conservação e recuperação*. (eds. Rodrigues, R.R. & Leitão Filho, H.F.), pp. 109-123. Edusp, São Paulo.
- Pérez, C.A., Armesto, J.J., Torrealba, C. & Carmona, M.R. (2003) Litterfall dynamics and nitrogen use efficiency in two evergreen temperate rainforests of southern Chile. *Austral Ecology*, 28: 591-600.
- Pillar, V.P. & Orlóci, L. (1996) On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. *Journal of Vegetation Science*, 7: 585-592.
- Pillar, V.P. (2004) *Multivariate exploratory analysis, randomization testing and bootstrap resampling*. User's Guide. v. 2.3.10.
- Priess, J., Then, C. & Fölster, H. (1999) Litter and fine-root production in three types of tropical premontane rain forest in SE Venezuela. *Plant Ecology*, 143: 171-187.
- Proctor, J. (1983) Tropical forest litterfall. I. Problems of data comparison. *Tropical Rain Forest: Ecology and Management* (eds S.L. Sutton, T.C. Whitmore, & A.C. Chadwick), pp. 267-273. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Proctor, J., Anderson, J.M., Fodgen, S.C.L. & Vallack, H.W. (1983) Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu national park, Sarawak. II. Litterfall, litter standing crop and preliminary observations on herbivory. *Journal of Ecology*, 71: 261-283.
- Pugnaire, F.I. & Chapin III, F.S. (1993) Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen mediterranean species. *Ecology*, 74: 124-129.
- Ramos, M.C.L. & Pellens, R. (1993) Produção de serrapilheira em ecossistemas de restinga em Marica, Rio de Janeiro. *Aciesp*, 87: 89-98.
- Reich, P.B., & Borchert, R. (1984) Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72: 61-74.
- Richards, P.W. (1996) *The tropical rain forest*. Cambridge University Press.
- Rossoni, M.G. (1993) *Estudo fitossociológico da mata de restinga no balneário Rondinha Velha*,

- Arroio do Sal, RS. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Rossoni, M.G. & Baptista, L.R.M. (1994/1995) Composição florística da mata de restinga, Balneário Rondinha Velha, Arroio do Sal, RS, Brasil. *Pesquisas (Botânica)*, 45: 115-131.
- Sanford Jr, R.L. (1987) Apogeotropic roots in an Amazon rain forest. *Science*, 235: 1062-1064.
- Santa Regina, I. (2001) Litter fall, decomposition and nutrient release in three semi-arid forests of the Duero basin, Spain. *Forestry*, 74: 347-358.
- Santos, P.F., Elkins, N.Z., Steinberger, Y. & Whitford, W.G. (1984) A comparison of surface and buried *Larrea tridentata* leaf litter decomposition in North American hot deserts. *Ecology*, 65: 278-284.
- 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.
- Schlesinger W.H., DeLucia E.H. & Billings W.D. (1989) Nutrient-use efficiency of woody plants on contrasting soils in the Western Great Basin, Nevada. *Ecology*, 70: 105–113.
- Schlittler, F.H.M., De Marinis, G. & Cesar, O. (1993) Produção de serrapilheira na floresta do Morro do Diabo, Pontal de Paranapanema, SP. *Naturalia*, 18: 135-147.
- Schindwein, G. (2002) *Padrões de uso da água de três espécies arbóreas co-ocorrentes em moitas de restinga no município de Arambaré, RS*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Schumacher, M.V., Brun, E.J., Hernandez, J.I. & König, F.G. (2004) Produção de serrapilheira em uma floresta de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze no município de Pinhal Grande, RS. *Revista Árvore*, 28: 29-37.
- Scott, D.A., Proctor, J. & Thompson, J. (1992) Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. II. Litter and nutrient cycling. *Journal of Ecology*, 80: 705-717.
- Shaver, G.R. & Melillo, J.M. (1984) Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability. *Ecology*, 65: 1491-1510.
- Silver, W.L. (1994) Is nutrient availability related to plant nutrient use in humid tropical forests? *Oecologia*, 98: 336-343.
- Singh, S.P., Bargali, K., Joshi, A. & Chaudhry, S. (2005) Nitrogen resorption in leaves of tree and shrub seedlings in response to increasing soil fertility. *Current Science*, 89: 389-396.
- Smith, K., Gholz, H.L. & Oliveira, F.A. (1998) Litterfall and nitrogen-use efficiency of plantations and primary forest in the eastern Brazilian Amazon. *Forest, Ecology and Management*, 109: 209-220.
- Stark, N.M. & Jordan, C.F. (1978) Nutrient retention by the root mat of an Amazonian rain forest. *Ecology*, 59: 434-437.

- Sugio, K. & Martin, L. (1987) Classificação de costas e evolução geológica das planícies litorâneas quaternárias do sudeste e sul do Brasil. *Aciesp*, 54: 1-28.
- Talora, D.C. & Morellato, P.C. (2000) Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 23: 13-26.
- Tedesco, M.J., Gianello, C., Bissani, C.A., Bohnen, H. & Volkweiss, S.J. (1995) *Análises de solo, plantas e outros materiais*. 2.ed. Porto Alegre, Departamento de Solos, UFRGS.
- Tomé Jr, J.B. (1997) *Manual para interpretação de análise de solo*. Agropecuária.
- Van Schaik, C.P., Terborgh, J.W. & Eright, J. (1993) The phenology of tropical forest: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 353-377.
- Varjabedian, R. & Pagano, S.N. (1988) Produção e decomposição de folheto em um trecho de mata atlântica de encosta no município de Guarujá, SP. *Acta Botânica Brasílica*, 1: 243-256.
- Vitousek, P. (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 119: 553-572.
- Waechter, J.L. (1992) *O epifitismo vascular na planície costeira do Rio Grande do Sul*. Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- Waechter, J.L. & Jarenkow, J.A. (1998) Composição e estrutura do componente arbóreo nas matas turfosas do Taim, Rio Grande do Sul. *Biotemas*, 11: 45-69.
- Wieder, R.K. & Wright, S.J. (1995) Tropical forest litter dynamics and dry season irrigation on Barro Colorado island, Panama. *Ecology*, 76: 1971-1979.
- Wright, S.J. & Cornejo, F.H. (1990) Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology*, 71: 1165-1175.
- Wright, S.J. & Van Schaik, C.P. (1994) Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist*, 143: 192-199.
- Yasamura, Y., Hikosaka, K., Matsui, K. & Hirose, T. (2002) Leaf-level nitrogen-use efficiency of canopy and understorey species in a beech forest. *Functional Ecology*, 16: 826-834.

CAPÍTULO 2

ESTRATÉGIAS DE CONSERVAÇÃO DO NITROGÊNIO EM ESPÉCIES ARBÓREAS
DE UMA FORMAÇÃO DE RESTINGA ARENOSA DA PLANÍCIE COSTEIRA DO RIO
GRANDE DO SUL, BRASIL

Morgana Mósená¹ & Lúcia Rebello Dillenburg^{1 2}

¹Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Campus do Vale, Avenida Bento Gonçalves 9500 - CEP: 91501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. ²Autora para correspondência (fax: + 55051 3316 7670; e-mail: lucia.dillenburg@urfgs.br).

Palavras-chave: restinga, fenologia foliar, longevidade foliar, reabsorção de nitrogênio, eficiência no uso de nitrogênio, tempo de retenção do nitrogênio.

RESUMO

Os solos sobre os quais estão assentadas as formações de restinga arenosa da planície costeira do Rio Grande do Sul apresentam baixa disponibilidade de nitrogênio (N) total. Nestes ambientes, apesar do predomínio de espécies arbóreas perenifólias, podem ser encontradas algumas poucas espécies caducifólias, o que oferece um interessante sistema para o estudo de estratégias de conservação do N em espécies com diferentes fenologias foliares. Nas moitas arbóreo-arbustivas da Reserva Biológica do Lami (RBL), seis espécies com fenologias foliares contrastantes foram selecionadas, sendo avaliados os seguintes parâmetros: longevidade foliar (LF), concentração de N em folhas maduras (N_m), relação C:N de folhas maduras e senescentes, concentração de clorofilas totais (Cl_{total}), proficiência na reabsorção de N (PRN), eficiência na reabsorção (ERN) e no uso (EUN) de N e tempo de retenção do N (TRN). Os resultados indicaram que diferentes espécies da RBL se adaptaram às condições de baixa fertilidade do solo desenvolvendo diferentes estratégias para conservar o N; no entanto, diferentes estratégias não estiveram consistentemente associadas a diferentes fenologias foliares. As espécies dos dois grupos apresentaram concentrações similares de N em folhas maduras e senescentes, o que resultou em valores similares de PRN e EUN. No entanto, as perenifólias reduziram as perdas de N aumentando a LF, a ERN e, conseqüentemente, o TRN. Já as caducifólias mostraram ser menos conservadoras em relação ao N, apresentando valores reduzidos para a LF, a ERN e, conseqüentemente, para o TRN, o que pode explicar o reduzido número de espécies representantes desta fenologia foliar na RBL.

ABSTRACT

The soils on which the dry *restinga* woodlands are located on the coastal plain of Rio Grande do Sul contain low availability of total nitrogen (N). In these environments, despite the dominance of evergreen trees, some woody deciduous species can be found, providing an interesting system to the study of N conservation strategies in species with different leaf habits. In the islands of woody vegetation in a dry *restinga* woodland in the Lami Biological Reserve, six species with contrasting leaf habits were selected for the evaluation of the following parameters: leaf longevity (LF), N concentration of mature leaves (N_m), C:N ratio in mature and senescent leaves, total leaf chlorophyll concentration (Cl_{total}), N resorption proficiency (PRN), N resorption efficiency (ERN), N use efficiency (EUN), and mean resident time of N (TRN). The results indicated that different woody species in Lami Biological Reserve adapted to the conditions of low soil fertility through different strategies of N conservation. Nevertheless, different strategies were not consistently associated to different leaf habits. Species from both groups presented similar N concentrations in green and senescent leaves, which resulted in similar values of PRN and EUN. However, the evergreens reduced the loss of N increasing LF, ERN, and, consequently, TRN. In contrast, the deciduous species seemed to conserve less N, showing low values of LF, ERN, and, consequently, of TRN, which might explain the reduced number of deciduous species in the Lami Biological Reserve.

INTRODUÇÃO

As plantas apresentam como principal característica a dependência de adequada disponibilidade de recursos ambientais para crescerem. Na natureza existe uma grande variedade de tipos de ambientes, desde os pobres em recursos, que são capazes de sustentar pouco ou até mesmo nenhum crescimento vegetal, até os ricos em recursos, que são capazes de sustentar um crescimento rápido (Coley *et al.*, 1985; Cavelier, 1996). Dentre os recursos que exercem influência sobre o crescimento das plantas, destaca-se a disponibilidade de nutrientes minerais. Os nutrientes exercem inúmeras funções nas plantas, especialmente como constituintes dos tecidos, reguladores osmóticos, controladores da permeabilidade das membranas e ativadores ou inibidores de sistemas enzimáticos (Kozlowski & Pallardy, 1997). Em ambientes naturais, geralmente a quantidade de nutrientes disponível para o crescimento é limitada e as adições externas são escassas, o que reduz a produtividade (Escudero & Mediavilla, 2003a). Conforme os autores, nestas condições, as plantas devem ser capazes de reciclar, reduzir as perdas e maximizar a eficiência no uso para adquirir uma máxima produção de biomassa com uma dada quantidade de nutrientes.

Por ser um dos principais constituintes de moléculas orgânicas, o nitrogênio (N) é necessário em quantidades relativamente grandes (Gurevitch *et al.*, 2002), mas sua disponibilidade na maioria dos solos é limitada (Berendse & Aerts, 1987; Marschner, 1997). Geralmente, solos pobres neste nutriente são dominados por espécies de crescimento lento, que apresentam baixa concentração de N em suas folhas, alta massa foliar por unidade de área, baixa capacidade fotossintética e alta longevidade foliar, enquanto ambientes ricos neste nutriente favorecem, principalmente, espécies de crescimento rápido, que exibem características opostas às anteriormente listadas (Chapin,

1980; Escudero *et al.*, 1992; Aerts, 1995; Aerts & De Caluwe, 1994; Vázquez de Aldana & Berendse, 1997).

A maneira como as plantas utilizam o N é crítica para o crescimento, a competição e a sobrevivência em ambientes com severa deficiência nutricional (Yuan *et al.*, 2005). Por ser um dos nutrientes que mais afetam o crescimento, limitações na disponibilidade de N podem selecionar plantas que utilizam mais eficientemente este nutriente (Yasumura *et al.*, 2002). Espécies altamente eficientes na utilização de N são capazes de reciclar e/ou reter internamente grandes proporções deste nutriente, sendo quase independentes do estoque presente no solo (Aerts, 1996; Hiremath *et al.*, 2002). O conceito de eficiência no uso de N (EUN), definido por Chapin (1980) como sendo a produtividade por unidade de N absorvido ou perdido, vem sendo amplamente utilizado em estudos sobre a adaptação das plantas a diferentes níveis de disponibilidade deste nutriente. Vitousek (1982) propôs o inverso da concentração de N presente em folhas senescentes como um índice de EUN. Berendse & Aerts (1987), por sua vez, propuseram um índice similar a este, mas distinguiram dois componentes: a produtividade gerada por este elemento e o tempo de retenção do mesmo na planta (TRN), sendo o produto entre estes dois parâmetros igual à eficiência no seu uso. Segundo os autores, as características vegetais que promovem uma alta produtividade estão inversamente relacionadas com as características que reduzem as perdas de N. Conseqüentemente, ambientes pobres neste nutriente são dominados por espécies pouco produtivas, que apresentam baixa taxa de perda de N (alto TRN), enquanto, ambientes férteis favorecem, principalmente, espécies produtivas e com alta taxa de perda de N (baixo TRN) (Chapin, 1980; Aerts & De Caluwe, 1994; Aerts, 1996; Vázquez de Aldana & Berendse, 1997).

O predomínio de espécies perenifólias em ambientes com baixa disponibilidade de N (Monk, 1966; Chapin, 1980; Goldberg, 1982; Kikuzawa, 1991) tem sido atribuído a

uma maior conservação deste nutriente, a qual pode ser obtida através do aumento na longevidade dos tecidos vegetais e/ou da síntese de tecidos com baixas concentrações de N (Aerts & Berendse, 1989; Aerts & van der Peijl, 1993; Aerts, 1995). Segundo Cornelissen *et al.* (2003), aumentar a longevidade foliar é frequentemente considerada uma estratégia para conservar N em ambientes com baixa disponibilidade deste nutriente. Apesar da sua reduzida biomassa, as folhas acumulam grande quantidade de nutrientes, são órgãos de vida curta e rápida renovação, o que faz com que a reciclagem eficiente do N previamente incorporado nas folhas tenha grande importância adaptativa (Escudero & Mediavilla, 2003a). Entretanto, folhas longevas apresentam algumas desvantagens, como reduzida capacidade fotossintética, associada a um grande gasto energético para a produção de defesas contra herbívoros (Chapin, 1980).

A longevidade foliar é definida como o intervalo de tempo durante o qual uma folha individual está viva e fisiologicamente ativa (Cornelissen *et al.*, 2003). A morte de uma folha é um processo geneticamente determinado; entretanto, pode ocorrer devido a causas externas à planta, geralmente, em resposta a estresses ambientais (e.g. baixas temperaturas, déficit hídrico), ação de herbívoros e/ou remoção pelo vento (Chabot & Hicks, 1982). A vantagem da planta ter o controle do tempo de vida de suas folhas é a reabsorção do N que ocorre antes destas serem perdidas (Wright & Cannon, 2001). Durante a senescência, em média 50% do N originalmente investido em folhas maduras é reabsorvido (Chapin & Kedrowski, 1983; Aerts, 1996; Killingbeck, 1996). O N reciclado pode, então, ser utilizado diretamente na construção de novas estruturas vegetais ou estocado para uso posterior (Pugnaire & Chapin, 1993; Aerts, 1997; Wright & Westoby, 2003). Isto faz com que o processo de reabsorção seja considerado um importante mecanismo de conservação de N, uma vez que possibilita a reutilização do N acumulado nos tecidos (Pensa & Sellin, 2003), reduzindo as taxas de perda (Chapin, 1980; Chabot &

Hicks, 1982) e aumentando a eficiência no uso (Vitousek, 1982; Del Arco *et al.* 1991; Lambers *et al.*, 1998). O processo de reabsorção pode ser quantificado através da proporção de N que é removida das folhas antes da abscisão (ERN) ou da concentração final de N nas folhas senescentes (PRN) (Aerts, 1996; Killingbeck, 1996). A ERN é uma medida relativa da habilidade das plantas em conservar o N investido nas folhas para minimizar a absorção, enquanto a PRN é uma medida absoluta da capacidade da planta em reduzir o N nas folhas senescentes para minimizar as perdas (Killingbeck, 1996). Este novo conceito é considerado por alguns autores como mais importante para se avaliar estratégias de conservação de N do que a proporção perdida com a queda das folhas (Pensa & Selin, 2003).

No Rio Grande do Sul, os solos sobre os quais estão assentadas as formações de restinga arenosa apresentam baixa disponibilidade de nutrientes, principalmente N (Dillenburg *et al.*, 1992). Apesar do predomínio de espécies perenifólias nestas formações vegetais (Dillenburg *et al.*, 1992; Rossoni, 1993; Brum, 1995), também se pode observar a ocorrência de algumas poucas espécies caducifólias. Desta forma, este tipo de formação vegetal oferece um interessante sistema para o estudo de estratégias de conservação do N em espécies arbóreas com diferentes fenologias foliares. O objetivo principal do estudo foi caracterizar e comparar as estratégias de conservação do N apresentadas por espécies perenifólias e caducifólias co-ocorrentes em moitas arbóreo-arbustivas de uma formação de restinga arenosa localizada na planície costeira do Rio Grande do Sul, testando-se as seguintes hipóteses:

1. as espécies perenifólias apresentam maior longevidade foliar do que as caducifólias;
2. a concentração foliar de N é maior em espécies caducifólias do que em perenifólias;

3. as espécies perenifólias não diferem das caducifólias nos índices de conservação do N.

MATERIAL & MÉTODOS

Área de estudo

Localização

O estudo foi conduzido em uma formação de restinga arenosa localizada nos limites da Reserva Biológica do Lami – RBL, a qual situa-se no município de Porto Alegre (coordenadas: 30°15'S e 51°05'W; altitude: 4 m), Rio Grande do Sul, às margens do Lago Guaíba (Figura 1). A criação desta Reserva, através do decreto nº 4097/75, está diretamente vinculada à preservação da efédra (*Ephedra tweediana*), uma das quatro espécies de gimnospermas nativas do Rio Grande do Sul, que ocorre desde as zonas arenosas do Uruguai e da Argentina até a zona sul de Porto Alegre (Waechter, 1985; Brack *et al.*, 1998). A formação de restinga arenosa da RBL foi escolhida como área de estudo, devido ao seu estado relativamente bem conservado e à sua proximidade com o Campus do Vale da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).

Geomorfologia

Apesar de Porto Alegre pertencer às unidades geomorfológicas do Escudo Rio-Grandense e da Depressão Central, as praias localizadas na zona sul do município possuem semelhanças com a região da Planície Costeira (Brack *et al.*, 1998). Segundo os autores, a influência da Planície Costeira em Porto Alegre é evidenciada através de uma planície arenosa baixa, com altitude nunca superior a cinco metros, formada por sedimentos do Quaternário. O relevo é plano, apresentando elevações arenosas

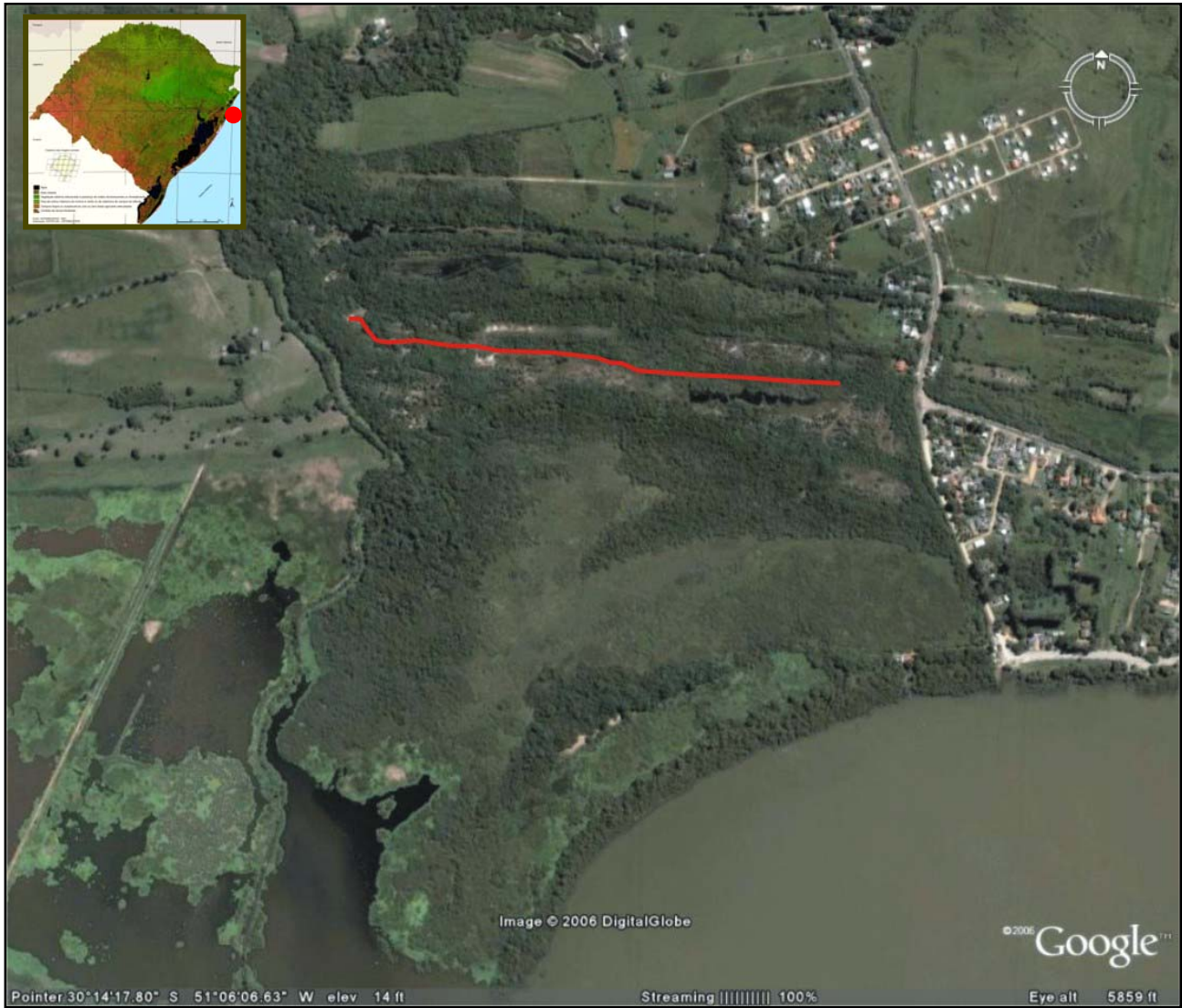


Figura 1: Imagem de satélite indicando a localização da área de estudo. A formação de restinga arenosa escolhida situa-se nos limites da Reserva Biológica do Lami (RBL), a qual está localizada às margens do Lago Guaíba, município de Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Na imagem, a linha vermelha corresponde à trilha principal da RBL, ao longo da qual foram selecionados os indivíduos das espécies vegetais estudadas.

entremeadas por depressões, as quais podem estar permanente ou temporariamente inundadas, conforme as variações na velocidade e direção dos ventos e na precipitação (Meira, 1996).

Clima

O clima de Porto Alegre, conforme o sistema internacional de Koeppen, é do tipo Cfa, caracterizado pela temperatura média do mês mais quente superior a 22°C e a do mês mais frio variando entre 3 e 18°C (Mota, 1951). Normalmente a precipitação supera a evapotranspiração, com média anual de 1347 mm. Entretanto, podem ocorrer períodos de estiagem, com déficit de umidade de até 100 mm, e conseqüente deficiência hídrica para as plantas. Geralmente, os meses mais chuvosos são maio, junho e setembro e os menos chuvosos, novembro, dezembro e fevereiro (Lemos *et al.*, 1973).

Solo

O solo na área de estudo é do tipo planossolo hidromórfico eutrófico arênico segundo a classificação de Streck *et al.* (2002). Coletas realizadas durante o período de estudo revelaram que o solo da RBL apresenta baixa capacidade de retenção de água e nutrientes devido à sua textura grosseira e predominância da fração areia (Tabela 1). A análise química revelou um solo ácido e com teores muito baixos de matéria orgânica, N, P, K, Ca e Mg. A porcentagem de saturação da CTC por bases mostrou ser inferior a 50%, o que caracterizou o solo da área de estudo como distrófico.

Vegetação

Apesar de sua área reduzida ($\approx 179,78$ ha), a RBL apresenta diversas formações vegetais que normalmente ocorrem em restingas, como matas, campos e banhados (Baptista *et al.*, 1979). A vegetação que se desenvolve sobre o solo arenoso e bem drenado da RBL é formada por matas ou moitas, correspondendo às matas arenosas

Tabela 1: Resultado da análise do solo coletado nas moitas arbóreo-arbustivas da formação de restinga arenosa da Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Valores apresentados são médias acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância (n = quatro coletas).

Parâmetros	
químicos	
¹ pH H ₂ O	4.7 (0.05)
² M.O (%)	0.7 (0.06)
³ N (%)	0.04 (0.004)
⁴ C (%)	0.3 (0.02)
⁵ P (mg.dm ⁻³)	13.3 (1.5)
⁵ K (mg.dm ⁻³)	13.5 (0.8)
⁶ Ca _{tro.} (mol _{c.} .dm ⁻³)	0.1 (0.02)
⁶ Mg _{tro.} (mol _{c.} .dm ⁻³)	0.1 (0.01)
⁶ Al _{tro.} (mol _{c.} .dm ⁻³)	0.3 (0.14)
⁷ CTC (mol _{c.} .dm ⁻³)	2.6 (0.11)
⁸ SAT Bases (%)	10.0 (0.7)
⁹ SAT Al (%)	10.2 (5.0)
físicos	
¹⁰ Areia grossa (%)	87.0
¹⁰ Areia fina (%)	8.0
¹⁰ Silte (%)	<1
¹¹ Argila (%)	5.0

Coletas efetuadas nos meses de maio, agosto e novembro de 2003, e fevereiro de 2004. Em cada ocasião, foram retiradas 20 subamostras de solo até a profundidade de 30 cm, com auxílio de um trado meia lua. As subamostras foram homogeneizadas, secas ao ar e enviadas para análise no Laboratório de Análise de Solo da UFRGS. Os métodos utilizados seguem Tedesco *et al.* (1995) e os resultados foram interpretados segundo Tomé Jr. (1997). ¹pH determinado em água numa relação solo:água 1:1; ²matéria orgânica obtida através do método de digestão úmida com dicromato de potássio e ácido sulfúrico; ³nitrogênio total extraído pelo método de Kjeldahl (oxidação úmida com peróxido de hidrogênio); ⁴carbono orgânico extraído pelo método de Walkley-Black (com calor externo), ⁵fósforo e potássio determinados pelo método Mehlich 1; ⁶cálcio, magnésio e alumínio trocáveis extraídos com KCl 1 mol.L⁻¹; ⁷capacidade de troca de cátions (CTC) determinada a pH 7; ⁸ saturação da CTC por bases (SAT Bases) calculada como a razão entre a soma das bases (Ca + Mg + K) e a CTC, multiplicada por 100; ⁹ saturação da CTC por alumínio (SAT Al) calculada como a razão entre o teor de alumínio trocável e a soma das bases (Ca + Mg + K + Al), multiplicada por 100. ¹⁰ Separação das frações areia grossa (2 a 0,2 mm de diâmetro), areia fina (0,2 a 0,02 mm de diâmetro) e silte (0,02 a 0,002 mm de diâmetro) feita por peneiramento; ¹¹ separação da fração argila (< 0,002 mm de diâmetro) feita pelo método do densímetro.

definidas por Waechter (1990), sendo compostas por espécies perenifólias e caducifólias. O componente arbóreo é constituído principalmente por *Casearia silvestris* (chá-de-bugre), *Daphnopsis racemosa* (embira-branca), *Erythroxylum argentinum* (cocão), *Eugenia myrcianthes* (pessegueiro-do-campo), *Lithrea brasiliensis* (aroeira-brava), *Myrciaria cuspidata* (camboim), *Myrsine umbellata* (capororocão), *Randia ferox* (limoeiro-do-mato), *Sebastiania commersoniana* (branquilho) e *Vitex megapotamica* (tarumã) (Baptista *et al.*, 1979; Waechter, 1985; Brum, 1995; Brack *et al.*, 1998).

Seleção e descrição das espécies

Para testar as hipóteses formuladas neste estudo, foram selecionadas seis espécies de ocorrência comum nas moitas arbóreo-arbustivas da RBL. Os critérios de escolha foram a fenologia foliar apresentada pelas espécies, que foi determinada a partir de observações prévias de produção e queda de folhas, e a facilidade de aquisição de mudas para o estudo paralelo em casa de vegetação (Capítulo 3). Com base em Morellato *et al.* (1989), foram consideradas como caducifólias as espécies que apresentaram queda e produção de folhas concentrada em uma determinada época do ano, ficando por um período quase ou totalmente sem folhas. Já as espécies que não apresentavam esta característica, produzindo continuamente uma pequena quantidade de folhas novas, foram consideradas perenifólias. Assim, *Daphnopsis racemosa*, *Erythroxylum argentinum* e *Lithrea brasiliensis* foram escolhidas como representantes da fenologia perenifólia, e *Eugenia myrcianthes*, *Vitex megapotamica* e *Randia ferox*, como representantes da fenologia caducifólia (Figura 2). Informações resumidas sobre as espécies estão relatadas abaixo e foram retiradas dos trabalhos de Nevling & Reitz (1968), Marchiori & Sobral (1997), Possamai (1997), Marchiore (2000), Backes & Irgang (2002) e Delprete *et al.* (2005).

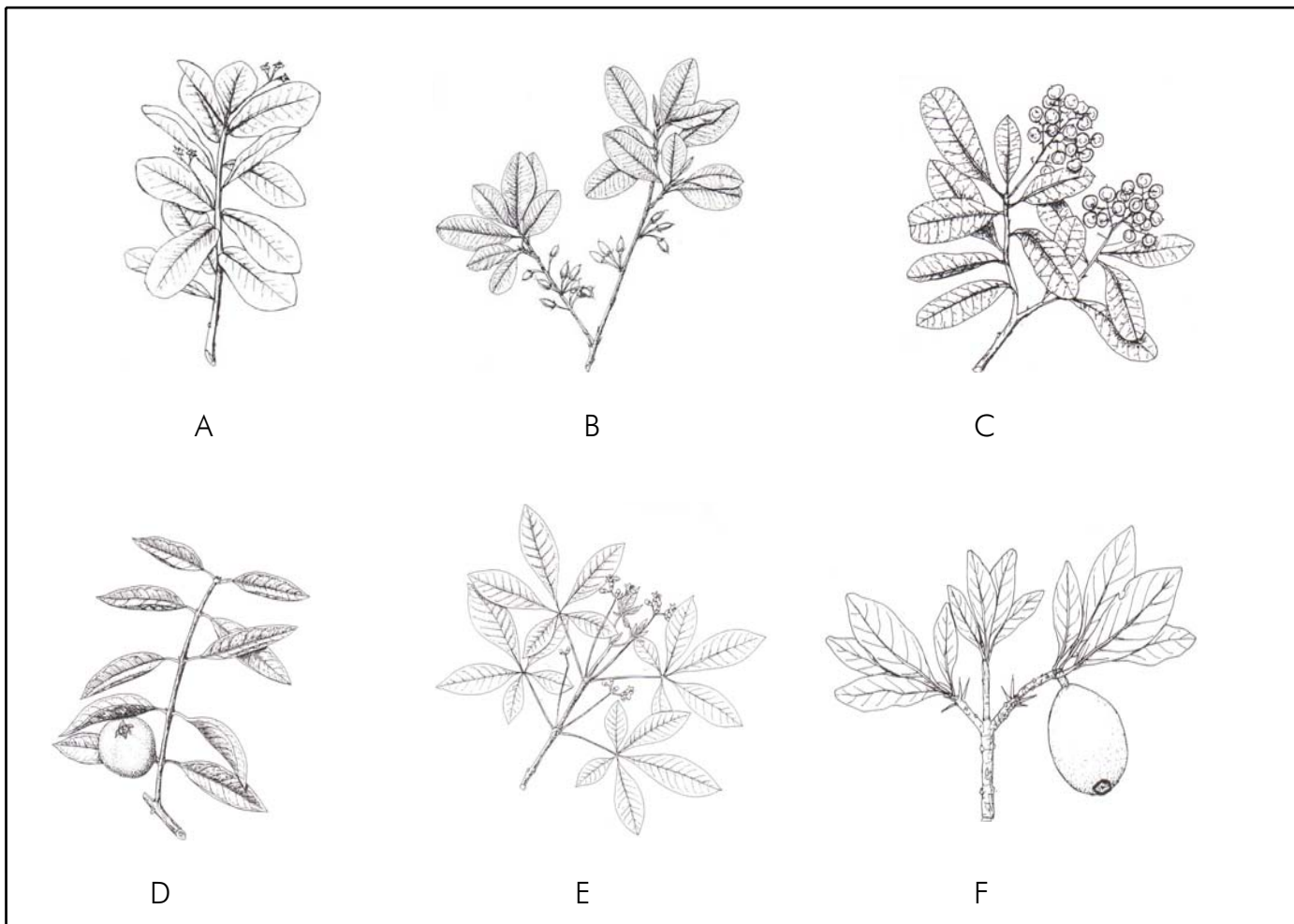


Figura 2: Espécies selecionadas nas moitas arbóreo-arbustivas da formação de restinga arenosa da Reserva Biológica do Lami (RBL), Porto Alegre, Rio Grande do Sul. A) *Daphnopsis racemosa* (embira-branca), B) *Erythroxylum argentinum* (cocão), C) *Lithrea brasiliensis* (aroeira-brava), D) *Eugenia myrcianthes* (pessegueiro-do-campo), E) *Vitex megapotamica* (tarumã) e F) *Randia ferox* (limoeiro-do-mato). Os desenhos foram retirados do trabalho de Possamai (1997).

Daphnopsis racemosa Griseb. (Thymelaeaceae)

Popularmente conhecida como embira-branca, este arbusto atinge até 3 m de altura. Apresenta folhas perenes, simples, curtamente pecioladas, coriáceas, com até 18 cm de comprimento e 7 cm de largura (Figura 2A). É uma espécie pioneira, seletiva higrófito, encontrada em montes serranos, várzeas úmidas e matas de galerias. Ocorre no Paraguai, Argentina, Uruguai e Brasil (Ceará, Mato Grosso, Rio de Janeiro até o Rio Grande do Sul). É conhecida pela resistência de sua casca, a qual é utilizada na fabricação de cordas rústicas e amarras. A entrecasca contém substâncias tóxicas e caústicas que produzem edemas na pele e mucosas.

Erythroxylum argentinum O. E. Schulz (Erythroxylaceae)

Popularmente conhecida como cocão, esta árvore atinge até 8 m de altura. Apresenta folhas perenes, simples, discoloras, cartáceas, com até 11 cm de comprimento e 6 cm de largura (Figura 2B). É uma espécie pioneira, heliófito, comum em matas subxerófilas ou psamófilas, sendo indiferente quanto ao tipo de solo. Ocorre na Argentina e Brasil (Bahia, Minas Gerais até o Rio Grande do Sul). Importante frutífera para a avifauna, é recomendada para o paisagismo e recuperação de áreas degradadas.

Lithrea brasiliensis March. (Anacardiaceae)

Popularmente conhecida como aroeira-brava, esta árvore atinge até 14 m de altura. Apresenta folhas perenes, simples, coriáceas, com até 8 cm de comprimento e 2 cm de largura (Figura 2C). É uma espécie pioneira, heliófito ou de luz difusa, indiferente quanto ao tipo de solo, muito comum em capoeirões e beira de estradas. Ocorre na Argentina, Uruguai e Brasil (Minas Gerais até o Rio Grande do Sul). Apesar de ser uma espécie muito ornamental, seu uso no paisagismo é limitado devido aos problemas que causa. Possui substâncias químicas voláteis que provocam fortes reações alérgicas.

Eugenia myrcianthes Nied. (Myrtaceae)

Popularmente conhecida como pessegueiro-do-campo, esta árvore atinge até 10 m de altura. Apresenta folhas caducas, simples, pilosas, com até 8 cm de comprimento e 3 cm de largura (Figura 2D). É uma espécie pioneira, heliófita, seletiva xerófila, encontrada principalmente em formações vegetais abertas. Ocorre no Paraguai, Argentina, Uruguai, Bolívia e Brasil (Mato Grosso do Sul, Goiás, São Paulo até o Rio Grande do Sul). Importante frutífera para a avifauna, é recomendada para o paisagismo e a recuperação de áreas de preservação permanente.

Vitex megapotamica (Spreng.) Moldenke (Lamiaceae)

Popularmente conhecida como tarumã, esta árvore atinge até 25 m de altura. Apresenta folhas caducas, compostas (geralmente cinco folíolos), cartáceas, com até 9 cm de comprimento e 4 cm de largura (Figura 2E). É uma espécie pioneira, heliófita, indiferente quanto ao tipo de solo, encontrada em planícies, várzeas, encostas e à beira de cursos d'água. Ocorre na Argentina, Paraguai, Uruguai e Brasil (Mato Grosso do Sul, Minas Gerais até Rio Grande do Sul). Importante melífera, excelente frutífera para a fauna em geral, é reconhecida por suas propriedades medicinais e recomendada para o paisagismo e a recuperação de áreas degradadas.

Randia ferox (Cham. & Schltl.) DC. (Rubiaceae)

Popularmente conhecida como limoeiro-do-mato, esta arvoreta atinge até 7 m de altura. Apresenta folhas caducas, simples, membranáceas, com até 22 cm de comprimento e 10 cm de largura (Figura 2F). Possui 4 estípulas transformadas em espinhos na extremidade dos ramos, formando uma coroa. Espécie pioneira, de luz difusa até heliófila, seletiva higrófila, rara ou pouco frequente, encontrada principalmente em clareiras de florestas primárias e capoeiras. Ocorre somente no Brasil (Minas Gerais até o

Rio Grande do Sul). Os frutos comestíveis são apreciados pela fauna.

Indivíduos amostrados

Foram amostrados seis indivíduos de baixo porte, com alturas entre 1,5 e 2,5 m, totalmente expostos ao sol, de cada uma das espécies descritas anteriormente. Os indivíduos foram selecionados ao longo da trilha principal da RBL, onde pode ser verificada a presença de árvores e arbustos isolados, ou formando moitas de diferentes tamanhos (Figuras 3A e 3B).

Parâmetros avaliados

Longevidade foliar (LF)

Foram marcados, com fita plástica, cinco ramos totalmente expostos ao sol de cada indivíduo selecionado. No início da primavera de 2005 (estação de maior brotação foliar), foram marcadas quatro folhas recém emergidas no ápice de cada um dos ramos, com fio de metal de diferentes cores, resultando numa amostra total de 120 folhas por espécie (Figuras 3C e 3D). Estas folhas foram observadas quinzenalmente para determinação da sua sobrevivência, e o tempo em dias decorrido entre a emergência e a queda de uma folha individual foi considerado sinônimo de longevidade (Kikuzawa, 1989). Segundo Cornelissen *et al.* (2003), apesar de trabalhoso, este é o método mais indicado para se estimar corretamente o tempo de vida das folhas.

Área foliar e massa foliar por área (MFA)

As folhas maduras de todas as espécies estudadas foram amostradas na mesma época, logo após a intensa brotação foliar do início da primavera. Em novembro de 2005, foram coletadas quatro folhas totalmente expandidas e sem evidências de danos mecânicos ou alterações bióticas (ataques de patógenos e herbívoros) de cada um dos



Figura 3: Reserva Biológica do Lami (RBL), Porto Alegre, Rio Grande do Sul. A) Aspecto geral das moitas arbóreo-arbustivas ocorrentes ao longo da trilha principal da RBL, B) indivíduo de *E. argentinum* selecionado para o estudo, C) marcação de folhas recém emergidas de *D. racemosa* para determinação da longevidade, D) folhas desta mesma espécie cerca de 45 dias após a marcação.

indivíduos selecionados, num total de 24 por espécie. Para impedir a dessecação após coleta, as folhas foram colocadas em sacos plásticos contendo papel filtro úmido e mantidas em caixa refrigerada até chegarem no laboratório. Lá, os pecíolos foram retirados e as lâminas foliares foram medidas quanto à área (LI-COR, modelo 3100), colocadas em estufa a 60°C por no mínimo 72h e pesadas para obtenção da massa seca. Através da razão entre a massa seca e a área das lâminas foliares, foi obtida a MFA em g.m^{-2} .

Concentração de N em folhas maduras (N_m) e senescentes (N_s)

As folhas maduras utilizadas nas medições da MFA foram agrupadas por indivíduo e moídas para determinação da concentração de N (N_m). Quando as folhas remanescentes nos indivíduos começaram a apresentar sintomas de senescência, foi realizada uma segunda coleta, utilizando-se a mesma metodologia descrita para a determinação da MFA. Somente três indivíduos de *R. ferox* conseguiram manter folhas até a senescência, uma vez que esta espécie foi intensamente predada por formigas e lagartas. Nas demais espécies, devido ao elevado valor das análises de CHN, foram coletadas folhas senescentes em apenas cinco indivíduos. As folhas senescentes foram amostradas em diferentes épocas, dependendo da longevidade foliar apresentada pelas espécies. Foram consideradas senescentes as folhas que exibiam mudanças na coloração padrão, normalmente tornando-se amareladas, e que podiam ser facilmente removidas dos ramos com um simples toque. No laboratório, os pecíolos foram retirados e as lâminas foliares foram colocadas em estufa a 60°C por no mínimo 72h. Após, as mesmas foram agrupadas por indivíduo e moídas para a determinação da concentração de N (N_s). Amostras de material nos dois estágios foliares (maduras e senescentes) foram enviadas para a Central Analítica do Instituto de Química da UFRGS. As análises foram realizadas através de um analisador CHN Perkin Elmer, modelo 2400.

Concentração de clorofilas totais

Para determinação da concentração de clorofilas totais na mesma data de coleta das folhas para as medições da MFA, foram amostradas duas folhas de cada indivíduo. No laboratório, cinco discos de área conhecida ($0,278 \text{ cm}^2$) foram retirados de cada uma das folhas com o auxílio de um furador, num total de 10 discos foliares por indivíduo. Posteriormente, os mesmos foram acondicionados em frascos plásticos pretos contendo 20 ml de etanol absoluto, onde permaneceram por cerca de um mês. Após a completa extração das clorofilas, o volume do extrato (V) foi medido em uma pipeta, e as leituras das absorvâncias em 665 nm (A_{665}) e 649 nm (A_{649}) foram feitas em um espectrofotômetro (Biospectro, modelo SP 220). A concentração do extrato (CI) foi obtida através da equação descrita em Wintermans & DeMots (1965):

$$CI (\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}) = 6,1 * A_{665} + 20,04 * A_{649}$$

Após as leituras espectrofotométricas, os discos foliares (DF) foram mantidos em estufa a 70°C por 24h, pesados e a concentração de clorofilas totais (CI_{total}), expressa por unidade de massa seca, foi obtida através da equação:

$$CI_{\text{total}} (\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}) = CI (\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}) * V * 10^{-3} / \text{massa seca DF}$$

Índices de conservação do N

As concentrações de N em folhas maduras (N_m) e senescentes (N_s) foram utilizadas para a determinação da eficiência na reabsorção deste elemento (ERN) com base na massa, através da equação descrita em Killingbeck (1996):

$$\text{ERN} (\%) = [(N_m - N_s) / N_s] * 100$$

O teor em porcentagem de N em folhas senescentes (N_s) foi utilizado diretamente como indicador da proficiência na reabsorção de N (PRN) (Killingbeck, 1996). O tempo de retenção do N na biomassa foliar (TRN), o qual depende da longevidade foliar (LF), foi

calculado através da equação descrita em Pensa & Selin (2003):

$$\text{TRN (anos)} = (N_m * LF) / N_s$$

Já a eficiência no uso de N (EUN), com base na massa, foi avaliada através da equação descrita em Aerts *et al.* (1999), a qual foi derivada do índice proposto por Vitousek (1982):

$$\text{EUN (g.g}^{-1}\text{)} = 1 / [N_m * (1 - \text{ERN})]$$

Análise estatística

Para todos os dados, foi efetuada análise estatística através do programa estatístico MultivMinor versão 2.3.17 (Pillar, 2004). Utilizou-se a análise de variância via testes de aleatorização (Pillar & Orlóci, 1996), e, no caso de significância estatística ($P \leq 0,05$), aplicou-se a análise comparativa das médias através de contrastes ortogonais. Em todos os dados, foi utilizada a distância euclidiana como medida de similaridade. Para verificar possíveis relações entre os parâmetros avaliados, foi utilizada análise de correlação, através do programa estatístico MultivBeta versão 2.4.b2. No estudo, os indivíduos foram considerados como unidades experimentais.

RESULTADOS

As espécies estudadas na formação de restinga arenosa da RBL apresentaram ampla variação nos valores dos parâmetros avaliados (Tabelas 2, 3 e 4). De uma maneira geral, estas variações estiveram pouco associadas à fenologia foliar (perenifólias vs. caducifólias). A LF, no entanto, foi bastante contrastante entre estes dois grupos foliares (Tabela 2), sendo o tempo de duração das folhas significativamente maior nas

Tabela 2: Longevidade foliar (LF), área foliar (AF) e massa foliar por área (MFA) avaliadas nas espécies da formação de restinga arenosa da Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Valores apresentados são médias*, acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0,05$), onde minúsculas comparam as espécies entre si e maiúsculas comparam as fenologias foliares.

	LF		AF		MFA	
	dias		cm ²		g.m ⁻²	
Perenifólias						
<i>D. racemosa</i>	421,9 (16,0)	a	6,3 (0,42)	c	134,4 (4,84)	b
<i>E. argentinum</i>	325,2 (13,2)	b	11,3 (0,47)	a	94,3 (3,71)	d
<i>L. brasiliensis</i>	306,2 (19,1)	b	8,6 (0,57)	b	115,4 (2,93)	c
média	351,1 (15,1)	A	8,7 (0,57)	A	114,7 (4,51)	A
Caducifólias						
<i>E. myrcianthes</i>	239,1 (14,6)	c	4,2 (0,27)	d	168,4 (5,42)	a
<i>V. megapotamica</i>	158,4 (10,2)	d	7,6 (0,47)	bc	106,2 (3,92)	c
<i>R. ferox</i>	189,4 (7,00)	d	7,0 (0,56)	bc	82,1 (5,58)	d
média	196,4 (11,1)	B	6,2 (0,43)	B	118,9 (9,21)	A

* Para todos os parâmetros: n = seis indivíduos por espécie.

Tabela 3: Concentração de N em folhas maduras (N_m), relação carbono e nitrogênio em folhas maduras ($C:N_m$) e senescentes ($C:N_s$) e concentração de clorofilas totais (Cl_{total}) avaliadas nas espécies da formação de restinga arenosa da Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Valores apresentados são médias*, acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0,05$), onde minúsculas comparam as espécies entre si e maiúsculas comparam as fenologias foliares.

	N_m mg.g ⁻¹		$C:N_m$		$C:N_s$		Cl_{total} mg.g ⁻¹		
Perenifólias									
<i>D. racemosa</i>	22,4 (0,74)	b	20,0 (0,68)	b	29,1 (0,62)	b	3,73 (0,21)	c	
<i>E. argentinum</i>	23,5 (1,90)	ab	19,5 (1,45)	bc	45,6 (2,39)	a	5,57 (0,47)	b	
<i>L. brasiliensis</i>	16,2 (0,94)	c	29,6 (1,62)	a	53,1 (2,73)	a	4,16 (0,37)	c	
média	20,7 (1,05)	A	23,0 (1,33)	A	42,6 (2,91)	A	4,49 (0,27)	B	
Caducifólias									
<i>E. myrcianthes</i>	17,8 (1,17)	c	26,7 (1,41)	a	47,3 (4,58)	a	4,16 (0,29)	c	
<i>V. megapotamica</i>	15,3 (0,83)	c	30,6 (1,72)	a	45,7 (4,77)	a	4,61 (0,53)	bc	
<i>R. ferox</i>	25,7 (1,18)	a	16,8 (0,61)	c	31,9 (1,84)	b	10,2 (0,52)	a	
média	19,6 (1,22)	A	24,7 (1,58)	A	43,1 (2,99)	A	6,33 (0,71)	A	

* N_m , CN_m e Cl_{total} : n = seis indivíduos por espécie; CN_s : n = três indivíduos para *R. ferox* e cinco indivíduos para as demais espécies.

Tabela 4: Proficiência na reabsorção de N (PRN), eficiência na reabsorção de N (ERN), tempo de retenção do N (TRN) e eficiência no uso de N (EUN) avaliadas nas espécies da formação de restinga arenosa da Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Valores apresentados são médias*, acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0,05$), onde minúsculas comparam as espécies entre si e maiúsculas comparam as fenologias foliares.

	PRN		ERN		TRN		EUN	
	%		%		ano		mg.g ⁻¹	
Perenifólias								
<i>D. racemosa</i>	1,38 (0,02)	a	36,6 (0,33)	b	1,89 (0,03)	a	72,6 (1,34)	b
<i>E. argentinum</i>	0,98 (0,05)	b	55,1 (0,80)	a	2,04 (0,10)	a	102,9 (5,43)	a
<i>L. brasiliensis</i>	0,91 (0,04)	b	40,7 (2,46)	b	1,50 (0,10)	b	110,9 (5,21)	a
média	1,09 (0,06)	A	44,1 (2,27)	A	1,81 (0,07)	A	95,5 (4,99)	A
Caducifólias								
<i>E. myrcianthes</i>	1,05 (0,09)	b	37,6 (3,96)	b	1,12 (0,06)	c	98,5 (9,32)	a
<i>V. megapotamica</i>	1,09 (0,10)	b	27,0 (3,48)	c	0,56 (0,01)	e	95,0 (9,74)	a
<i>R. ferox</i>	1,42 (0,10)	a	39,7 (2,89)	b	0,83 (0,03)	d	71,1 (5,16)	b
média	1,15 (0,07)	A	34,0 (2,55)	B	0,84 (0,07)	B	90,8 (5,85)	A

* Para todos os parâmetros: n = três indivíduos para *R. ferox* e cinco indivíduos para as demais espécies.

espécies perenifólias: mesmo a espécie perenifólia com menor LF (*L. brasiliensis*) apresentou valor significativamente mais elevado para este parâmetro do que a caducifólia de maior LF (*E. myrcianthes*). Os valores obtidos para área foliar e MFA foram estatisticamente similares em ambas as fenologias foliares.

As espécies perenifólias e caducifólias não se diferenciaram quanto à concentração foliar de N (N_m) e quanto à relação C:N em folhas maduras e senescentes (Tabela 3). Contudo, as espécies caducifólias exibiram folhas com concentrações mais elevadas de clorofilas totais, sendo que esta diferença deveu-se ao valor significativamente mais alto de *R. ferox*, comparado ao de todas as demais espécies. O nível de redução do N em folhas senescentes (PRN) e a eficiência no uso deste nutriente (EUN) foram estatisticamente similares para as duas fenologias foliares (Tabela 4). Entretanto, as espécies perenifólias mostraram-se significativamente mais eficientes em reabsorver o N (ERN) antes da queda das folhas senescentes. Além disto, as espécies deste grupo foram capazes de manter o N na biomassa foliar (TRN) por um período de tempo maior do que as espécies caducifólias.

A tabela 5 ilustra os valores de correlação e os valores de P associados para a relação entre parâmetros foliares selecionados. A MFA e a relação C:N em folhas maduras, assim como as concentrações foliares de clorofilas totais e as de N_m , correlacionaram-se positivamente entre si. Com exceção da relação C:N em folhas maduras, que está inversamente relacionada com a LF, nenhum destes parâmetros correlacionou-se com a LF. Esta, por sua vez, apresentou correlação positiva com a ERN e com o TRN, mas não correlacionou-se com a PRN e com a EUN. Com estes dois últimos parâmetros, porém, a correlação mostrou-se fortemente positiva se consideradas apenas as espécies perenes ($r=0.76$, $P=0.0017$ e $r=0.71$, $P=0.0027$ para PRN e EUN, respectivamente). Os teores de N_m correlacionaram-se positivamente com os de PRN e

Tabela 5: Coeficientes de correlação entre os parâmetros avaliados nas espécies da RBL, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Correlações significativas ($P \leq 0,05$) estão mostradas em negrito.

Parâmetros	r	P
LF x MFA	0,10	0,6313
LF x N_m	0,25	0,1886
LF x CN_m	- 0,46	0,0131
LF x Cl_{total}	- 0,26	0,1829
LF x PRN	0,13	0,4837
LF x ERN	0,37	0,0495
LF x TRN	0,88	0,0001
LF x EUN	- 0,13	0,5108
MFA x Cl_{total}	- 0,62	0,0010
MFA x CN_m	0,35	0,0305
N_m x Cl_{total}	0,52	0,0013
N_m x PRN	0,67	0,0003
N_m x ERN	0,30	0,1176
N_m x EUN	- 0,64	0,0003
N_m x TRN	0,31	0,0961
PRN x ERN	- 0,46	0,0151
ERN x EUN	0,47	0,0120
ERN x TRN	0,70	0,0003
EUN x TRN	0,07	0,7074

LF = longevidade foliar (dias), MFA = massa foliar por área ($g \cdot m^{-2}$), N_m = concentração de N em folhas maduras ($mg \cdot g^{-1}$), $C:N_m$ = relação C:N em folhas maduras, Cl_{total} = concentração de clorofilas totais ($mg \cdot g^{-1}$), PRN = proficiência na reabsorção de N (%), ERN = eficiência na reabsorção de N (%), EUN = eficiência no uso de N ($g \cdot g^{-1}$), TRN = tempo de retenção do N (ano).

negativamente com os de EUN, mas não se correlacionaram com os valores de ERN e de TRN. Neste último caso, mais uma vez, a correlação mostrou-se fortemente positiva ($r=0.85$; $P=0.0002$) quando incluídas apenas as espécies perenifólias. A ERN teve correlação positiva com a EUN e negativa com a PRN. A TRN, por sua vez, não se correlacionou com a EUN, mas apresentou forte correlação com a ERN.

DISCUSSÃO

O solo sobre o qual está assentada a formação de restinga arenosa da RBL apresenta capacidade limitada para estocar água e nutrientes, devido ao fato de ser composto, na sua maior parte (95%), por areia (Kramer & Boyer, 1995). Em solos arenosos, os poucos nutrientes disponíveis são fracamente retidos e facilmente lixiviados, o que resulta em redução da fertilidade (Oleynik *et al.*, 1997). De fato, o solo coletado no interior das moitas arbóreo-arbustivas da RBL mostrou ser muito pobre em nutrientes, principalmente N total (0.4 mg.g^{-1}). Este valor é mais baixo do que o encontrado em outras formações florestais da planície costeira do Rio Grande do Sul, mas idêntico aos encontrados em outras formações de restinga arenosa deste Estado (Tabela 2 do capítulo 1; Dillenburg *et al.*, 1992). Ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes são dominados por espécies perenifólias, enquanto, ambientes férteis favorecem, principalmente, espécies caducifólias (Monk, 1966; Chapin, 1980; Goldberg, 1982; Aerts, 1996). Nas moitas arbóreo-arbustivas da RBL, espécies com as duas fenologias foliares convivem no mesmo ambiente, apesar da baixa disponibilidade de recursos. No entanto, a quantidade de espécies perenifólias é muito maior (\approx quatro espécies

perenifólias para cada espécie caducifólia) (Brum, 1995). Além do número de espécies caducifólias nestas moitas ser bastante reduzido, uma das principais dificuldades deste estudo foi encontrar um número suficiente de indivíduos de cada uma das espécies selecionadas desta fenologia (observação pessoal).

O predomínio de espécies perenifólias em ambientes onde os recursos não são facilmente renovados, como a RBL, parece estar associado à maior LF apresentada por estas espécies (Escudero *et al.*, 1992; Aerts, 1995), uma vez que manter as folhas por mais tempo pode significar uma maior conservação de nutrientes e um balanço mais eficiente de carbono (C) (Chapin, 1980; Chabot & Hicks, 1982). A LF pode variar de poucas semanas, em espécies herbáceas, até mais de 40 anos, em algumas espécies de coníferas (Ewers & Schmid, 1981; Eckstein *et al.*, 1999). Nas moitas da RBL, a LF foi considerável e consistentemente maior nas espécies perenifólias (≈ 12 meses) do que nas caducifólias (≈ 6 meses), o que confirma a hipótese inicial deste estudo e os resultados obtidos em outros trabalhos (Chabot & Hicks, 1982; Kikuzawa, 1991; Reich *et al.*, 1992; Aerts *et al.*, 1999; Eckstein *et al.*, 1999; Prior *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2005). Uma vez que as folhas são os órgãos responsáveis pela fotossíntese, a LF pode ser considerada como o resultado do balanço entre o ganho e o gasto de C para a construção e a manutenção dos tecidos foliares (Chabot & Hicks, 1982; Kikuzawa, 1991; Kikuzawa & Ackerly, 1999). Sob condições nutricionais limitantes, a LF é aumentada para maximizar o ganho de C, já que nestas condições as plantas apresentam baixas taxas fotossintéticas, necessitando longos períodos para compensar o alto investimento inicial de C (Kikuzawa, 1984; Kikuzawa, 1989; Escudero *et al.*, 1992). O custo energético para a construção das folhas é mais elevado em espécies perenifólias do que em caducifólias (Aerts, 1995; Villar & Merino, 2001). Folhas longevas, geralmente, apresentam alto conteúdo de fibras, elevada MFA e grandes quantidades de metabólitos secundários (Aerts, 1997). Tais

características, consideradas mecanismos de defesas contra a herbivoria ou uma consequência da construção de tecidos com elevadas longevidades, tornam estas folhas mais resistentes a danos físicos e biológicos (Grubb, 2002).

O escleromorfismo foliar, ou grau de dureza da folha, é considerado uma adaptação ao déficit hídrico sazonal, uma adaptação à escassez de nutrientes no solo ou uma estratégia para prolongar a LF através da proteção das folhas (Edwards *et al.*, 2000; Read & Sanson, 2003). Esta última definição está diretamente relacionada à defesa contra herbivoria e não necessariamente exclui as duas primeiras. A MFA, um índice comumente utilizado para indicar o grau de escleromorfismo foliar, geralmente é mais elevada em espécies perenifólias do que em caducifólias (Knops & Koenig, 1997; Wright *et al.*, 2004; Wright *et al.*, 2005). Enquanto espécies perenifólias apresentam valores de MFA superiores a 100 g.m^{-2} (Kikuzawa & Ackerly, 1999; Prior *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2005), em espécies decíduas, valores inferiores a 100 g.m^{-2} têm sido comumente relatados (Castro-Díez *et al.*, 2000; Yasumura *et al.*, 2002; Prior *et al.*, 2003, Wright *et al.*, 2005). No presente estudo, o valor médio obtido para este parâmetro na fenologia perenifólia está dentro do limite verificado em outros estudos (Wright & Westoby, 2002; Wright *et al.*, 2004; Schlindwein *et al.*, 2006). Cabe ressaltar, no entanto, que *E. argentinum* apresentou valor de MFA inferior ao esperado para este grupo. Dentro da fenologia caducifólia, *R. ferox* foi a única espécie que apresentou valor de MFA próximo ao esperado para o grupo. Tanto *V. megapotamica* quanto *E. myrcianthes* apresentaram valores de MFA superiores a 100 g.m^{-2} , sendo que a última apresentou a maior MFA dentre todas as espécies estudadas. Como resultado, o valor médio obtido para este parâmetro ficou acima do limite verificado para espécies caducifólias ($< 100 \text{ g.m}^{-2}$), sendo semelhante ao encontrado em espécies perenifólias ($> 100 \text{ g.m}^{-2}$).

No presente estudo, a esperada relação positiva entre a LF e a MFA não foi

verificada (Figura 4a) (Lusk, 2001; Wright & Westoby, 2002; Prior *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2004), indicando que ou o escleromorfismo não é o principal determinante da LF e/ou que a MFA não foi um bom indicador do escleromorfismo das folhas. Os elevados valores de MFA verificados em duas das três espécies caducifólias da RBL podem representar um mecanismo de aumento do grau de esclerofilia, visando a redução das perdas de N através da lixiviação dos tecidos foliares (Lambers *et al.*, 1998) e da predação das folhas por herbívoros (Schlindwein *et al.*, 2006; Lima *et al.*, 2006). Consistente com esta idéia, 50% dos indivíduos selecionados da espécie *R. ferox*, de menores valores de MFA, tiveram suas folhas totalmente consumidas por formigas e lagartas (observação pessoal).

Quando a disponibilidade de nutrientes é favorável para o crescimento, as plantas possuem altas concentrações de N em seus tecidos. Já em solos pobres, onde a disponibilidade de nutrientes é escassa, as plantas apresentam baixa taxa de aquisição de N, em sintonia com baixas taxas de crescimento (Chapin, 1980; Lambers *et al.*, 1998). No entanto, na formação de restinga arenosa da RBL, a concentração foliar de N não foi um bom indicador da baixa disponibilidade deste nutriente no solo, o que contraria os resultados obtidos em outros estudos (Vitousek *et al.*, 1995; Covelo & Gallardo, 2002; Diehl *et al.*, 2003; Prior *et al.*, 2003). A concentração de N nos tecidos foliares pode variar entre 2 e 64 mg.g⁻¹ (Wright *et al.*, 2004), dependendo da espécie, do ambiente onde as plantas estão crescendo e do estágio do desenvolvimento em que a planta se encontra (Lambers *et al.*, 1998). Independentemente da fenologia foliar, todos os indivíduos selecionados na RBL apresentavam pequeno porte (1,5 a 2,5 m de altura), provavelmente, em decorrência do lento crescimento e da baixa fertilidade do solo. No entanto, os valores obtidos para a concentração foliar de N ultrapassam os limites relatados em espécies crescendo em ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes

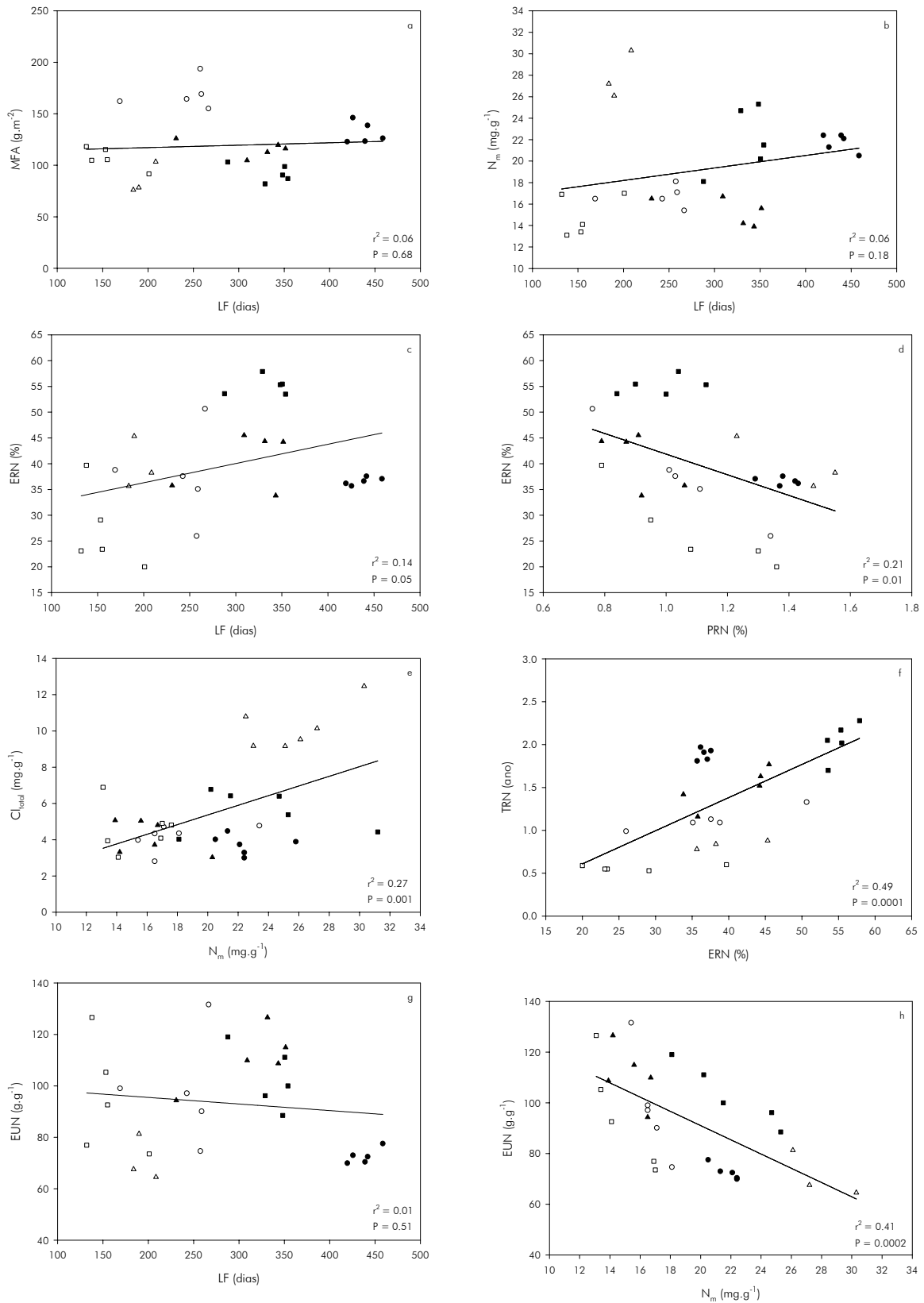


Figura 4: Relações entre os parâmetros avaliados nas espécies da RBL, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. MFA = massa foliar por área, LF = longevidade foliar, N_m = concentração de N em folhas maduras, ERN = eficiência na reabsorção de N, PRN = proficiência na reabsorção do N, Cl_{total} = concentração de clorofilas totais, EUN = eficiência no uso de N, TRN = tempo de retenção do N. Cada ponto representa um indivíduo. Símbolos: ● = *D. racemosa*, ■ = *E. argentinum*, ▲ = *L. brasiliensis* (perenifólias), ○ = *E. myrcianthes*, □ = *V. megapotamica*, △ = *R. ferox* (caducifólias).

(Aerts & Berendse, 1989; Escudero *et al.*, 1992; Wright & Westoby, 2002; Prior *et al.*, 2003; Boeger *et al.*, 2005), ficando muito próximos aos valores verificados em espécies crescendo sobre solos mais férteis (Son & Gower, 1991; Magalhães, 1999; Hiremath *et al.*, 2002; Yasamura *et al.*, 2002; Prior *et al.*, 2003). Além de elevados, os valores médios obtidos para a concentração foliar de N nas espécies perenifólias e caducifólias da RBL foram similares ($\approx 20 \text{ mg.g}^{-1}$), o que contraria uma das hipóteses deste estudo e a maioria dos resultados relatados em outros trabalhos, que encontraram concentrações foliares de N mais elevadas em espécies caducifólias do que em perenifólias (Aerts & Berendse, 1989; Aerts, 1996; Killingbeck, 1996; Knops & Koenig, 1997; Aerts *et al.*, 1999; Kloeppe *et al.*, 2000; Diehl *et al.*, 2003; Prior *et al.*, 2003). No entanto, Schlindwein *et al.* (2006), em um estudo realizado com espécies perenifólias nas mesmas formações de moitas da RBL, mas utilizando metodologia para determinação do N (Kjeldahl) distinta da aqui utilizada, verificaram concentrações foliares de N tão elevadas quanto as encontradas neste estudo. A manutenção de altas concentrações foliares de N pode estar associada a diferentes mecanismos. Dentre estes, a redução no crescimento, como estratégia para superar a deficiência nutricional, permite a concentração de quantidades adequadas de nutrientes nos tecidos vegetais (Larcher, 2000). Além disto, as plantas podem maximizar a aquisição de nutrientes em ambientes com baixa disponibilidade de recursos, através da manutenção de uma grande biomassa radicular, provavelmente associada a micorrizas e uma elevada razão de massa entre raízes e parte aérea (Chapin, 1980). Um outro mecanismo possível de aumento no aporte de N às plantas, e que tem sido recentemente investigado em um número crescente de espécies, é a transpiração noturna (Ludwig *et al.*, 2006; Caird *et al.*, 2007; Dawson *et al.*, 2007). É durante o dia que plantas C_3 e C_4 abrem seus estômatos para absorver CO_2 e, assim, fixar C através do processo fotossintético (Ludwig *et al.*, 2006). No entanto, trabalhos

recentes mostram que muitas plantas C_3 são capazes de abrir seus estômatos à noite, o que pode resultar em uma perda substancial de água através da transpiração (Dawson *et al.*, 2007). A perda noturna de água, sem a fixação simultânea de C, associada a uma reduzida ou ausente necessidade de resfriar as folhas, poderia constituir um grande custo para as plantas (Caird *et al.*, 2007). No entanto, estes autores sugerem que a transpiração noturna talvez seja mais benéfica do que prejudicial às plantas, pois os nutrientes móveis (e.g. N) chegam até a rizosfera através do fluxo de massa gerado pela transpiração. Desta forma, a manutenção de um fluxo contínuo de água através da planta, tanto durante o dia quanto durante a noite, pode resultar em um aumento na disponibilidade de N para as plantas. Assim, a possibilidade de haver transpiração noturna no ambiente aqui estudado, bem como os efeitos da disponibilidade hídrica no substrato sobre este processo, requerem especial atenção.

Elevadas concentrações foliares de N, comumente verificadas em ambientes de baixa disponibilidade hídrica, têm sido interpretadas como uma estratégia de conservação de água, por aumentar a capacidade fotossintética e, conseqüentemente, a eficiência no uso da água (Grubb, 2002; Wright & Westoby, 2003). Apesar da RBL estar situada numa região onde a precipitação é elevada (≈ 1347 mm/ano) e bem distribuída ao longo do ano, durante os meses de verão podem ocorrer períodos com déficit sazonal de umidade, e conseqüente limitação hídrica para as plantas (ver figura 6b do capítulo 1), especialmente devido à baixa capacidade de retenção de água de seus solos arenosos. Assim, é provável que as altas concentrações de N medidas neste estudo estejam associadas a uma estratégia semelhante. A esperada relação negativa entre a longevidade e a concentração foliar de N (Lusk, 2001; Prior *et al.*, 2003; Wright & Westoby, 2003; Wright *et al.*, 2005) não foi encontrada no presente estudo (Figura 4b). É possível que para a faixa de variação dos altos teores de N foliar aqui medidos (15,3 a

25,7 mg.g⁻¹), a correlação dos mesmos com a LF seja fraca.

Tecidos foliares longevos, ricos em defesas estruturais, como a lignina, e com elevada relação C:N, geralmente resultam em baixas taxas de decomposição e lenta mineralização do N (Melillo *et al.*, 1982; Aerts, 1997; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2000). Neste estudo, os valores médios obtidos para a relação C:N em folhas maduras de espécies perenifólias e caducifólias estão abaixo da média reportada em outros trabalhos (Boeger *et al.*, 2005), em decorrência das elevadas concentrações foliares de N. Esta relação correlacionou-se positivamente, embora de forma fraca, com a MFA. Porém, a relação C:N de folhas maduras mostrou estar negativamente relacionada com a LF, o que contraria resultados prévios (Matsuki & Koike, 2006). Com a senescência foliar, os valores da relação C:N sofreram aumentos consideráveis ($\approx 85\%$ nas perenifólias e $\approx 74\%$ nas caducifólias), em decorrência da possível remoção do N para os sítios de estocagem (Chapin & Kedrowski, 1983). Segundo Larcher (2000), valores de relação C:N favoráveis para a decomposição microbiana estão entre 10–30:1; valores mais elevados do que este limite indicam lentas taxas de mineralização do N e alta imobilização deste nutriente pelos microorganismos do solo. Assim, poder-se-ia concluir que quanto mais eficientes as plantas forem em remover o N das folhas senescentes, maior será a relação C:N destas folhas e menores serão suas taxas de decomposição e, conseqüentemente, de mineralização do N (Aerts, 1997).

A reabsorção do N é um processo fisiológico altamente ordenado e que consome energia, no qual o N é removido das folhas senescentes e transportado para órgãos em crescimento ou sítios de estocagem (Aerts, 1997; Eckstein *et al.*, 1999; Wright & Westoby, 2003). Em espécies perenifólias e caducifólias, geralmente a proporção de N reabsorvido varia entre 40 e 70% (e.g. Chapin & Kedrowski, 1983; Escudero *et al.*, 1992; Aerts, 1996; Knops & Koenig, 1997; Killingbeck & Whitford, 2001; Diehl *et al.*, 2003; Yuan *et*

al., 2005), mas valores superiores a 80% já foram relatados (Son & Gower, 1991). Na RBL, foi observada grande variação na ERN entre as espécies de cada fenologia foliar. No entanto, nas perenifólias, o valor médio obtido para este parâmetro ficou dentro do limite geralmente verificado em outros estudos (entre 40 e 50%) (Aerts, 1996; Aerts *et al.*, 1999; Eckstein *et al.*, 1999). Cabe aqui ressaltar que *E. argentinum* destacou-se por ser mais eficiente em reabsorver o N das folhas senescentes do que as outras espécies representantes desta fenologia. Todas as espécies caducifólias apresentaram baixos valores de ERN; entretanto, *V. megapotamica* mostrou ser extremamente ineficiente em reabsorver o N das folhas senescentes, fazendo com que a proporção média de N reabsorvido ficasse abaixo dos valores esperados para este grupo (entre 50 e 70%) (Aerts, 1996; Eckstein *et al.*, 1999; Côté *et al.*, 2002; Diehl *et al.*, 2003). Como as espécies perenifólias são aparentemente melhor adaptadas a condições de baixa disponibilidade de nutrientes (Monk, 1966; Chapin, 1980), o esperado é que elas reabsorvam mais eficientemente o N das folhas senescentes do que as espécies caducifólias (Eckstein *et al.*, 1999). Enquanto alguns poucos estudos sugerem que a reabsorção de N é maior em espécies perenifólias (Chapin & Kedrowski, 1983; Aerts *et al.*, 1999), a grande maioria demonstra resposta contrária (Berendse & Aerts, 1989; Aerts, 1990; Del Arco *et al.*, 1991; Son & Gower, 1991; Escudero *et al.*, 1992; Aerts, 1996; Hevia *et al.*, 1999). Assim, parece não haver um padrão consistente na reabsorção de N com relação à fenologia foliar. Neste estudo, as espécies perenifólias mostraram-se mais eficientes do que as caducifólias em reabsorver o N das folhas senescentes; apesar de fraca, foi observada relação positiva entre a LF e a ERN (Figura 4c). Os valores para a PRN, por sua vez, foram similares nas duas fenologias foliares; em média os teores finais deste nutriente em folhas senescentes foram superiores a 1%. No entanto, foi observada grande variação nos valores deste parâmetro entre as espécies de cada fenologia foliar.

Compilando dados da literatura, Killingbeck (1996) sugeriu que plantas com altas concentrações finais de N ($> 1\%$) são pouco proficientes em reabsorvê-lo das folhas senescentes. Segundo o autor, a reabsorção é considerada como sendo bioquimicamente completa quando a concentração foliar de N é reduzida a níveis mais baixos do que 0.7%. De acordo com este critério, embora tenham diferido na sua habilidade para reabsorver o N, todas as espécies da RBL apresentam reabsorção incompleta de N. Este resultado é surpreendente, pois o esperado é que plantas crescendo sob condições limitantes apresentem reabsorção completa de N, para reduzir as taxas de perda (van Heerwaarden *et al.*, 2003). No presente estudo foi verificada relação inversa entre a PRN e a ERN (Figura 4d), o que comprova que as espécies que mais desperdiçam N (altos valores de PRN) são justamente as menos eficientes em reabsorvê-lo das folhas senescentes.

Apesar da sua reduzida biomassa, as folhas acumulam grande parte do N presente na planta (Wright & Westoby, 2003; Onoda *et al.*, 2004). As paredes celulares contêm quantidades substanciais deste nutriente; entretanto, aproximadamente metade do N contido nas folhas está envolvido na fotossíntese, como componente de enzimas (e.g. rubisco) e pigmentos (e.g. clorofila) (Chapin, 1980; Lambers *et al.* 1998; Onoda *et al.*, 2004, Meyer *et al.*, 2006). Conforme esperado (Prior *et al.*, 2003; Meyer *et al.*, 2006), a concentração de clorofilas totais mostrou estar positivamente relacionada com a concentração foliar de N (Figura 4e) e inversamente relacionada com a MFA (Tabela 5). Inúmeros estudos relataram que a capacidade fotossintética de uma planta está diretamente relacionada com a concentração de N presente em suas folhas (Reich *et al.*, 1991a; Reich *et al.*, 1992; Wright *et al.*, 2001; Prior *et al.*, 2003) e inversamente relacionada à LF (Reich *et al.* 1991b; Reich *et al.*, 1992; Prior *et al.*, 2003; Escudero & Mediavilla, 2003b; Takashima *et al.*, 2004); conseqüentemente as espécies perenifólias

são menos produtivas do que as caducifólias. Uma explicação plausível para as menores taxas fotossintéticas verificadas em espécies perenifólias diz respeito à alocação de N dentro das folhas (Grubb, 2002). Onoda *et al.* (2004) e Takashima *et al.* (2004) verificaram que a maior alocação de N para a produção de proteínas e pigmentos fotossintéticos é o fator responsável pela variação na capacidade fotossintética entre espécies com diferentes fenologias foliares. As folhas, particularmente as mais longevas, além de fotossintetizarem, também desempenham papel na conservação e na estocagem de nutrientes, na tolerância a estresses e na detenção de herbívoros (Warren & Adams, 2004). No entanto, estas outras funções demandam quantidades substanciais de N; geralmente, espécies perenifólias podem investir mais de 20% do seu N foliar na produção de compostos de defesa (Warren & Adams, 2004), em detrimento da fotossíntese (Chapin, 1980; Takashima *et al.*, 2004). Na RBL, as espécies perenifólias e caducifólias modificaram a alocação do N foliar para maximizar a sobrevivência. Apesar das espécies de ambas as fenologias conterem quantidades similares de N em suas folhas, o valor médio obtido para a concentração de clorofilas totais foi mais elevado nas espécies caducifólias. No entanto, as diferenças verificadas para este parâmetro, entre os dois grupos foliares, se devem principalmente a *R. ferox*, que apresentou os maiores teores de clorofilas dentre todas as espécies investigadas neste estudo. Esta espécie parece alocar grande parte do N foliar para a produção de pigmentos fotossintéticos ao invés de substâncias de defesa, o que, aliado à sua reduzida MFA, torna suas folhas muito sujeitas a herbivoria. De fato, conforme já anteriormente relatado, tal herbivoria foi verificada em alto grau. Coley *et al.* (1985) relataram que espécies caducifólias são seis vezes mais atacadas por herbívoros do que espécies perenifólias convivendo no mesmo ambiente, pois a concentração de metabólitos secundários tende a ser duas vezes mais elevada nestas últimas. Com exceção de *R. ferox*, as demais espécies estudadas na RBL

provavelmente investiram proporcionalmente mais N na produção de defesas contra herbívoros, o que reduziu a capacidade fotossintética das suas folhas, mas garantiu que estas permanecessem fotossintetizando por períodos mais longos (Mediavilla & Escudero, 2003a).

As plantas podem se adaptar à deficiência de N através de duas estratégias: maximizando a assimilação ou reduzindo as perdas deste nutriente (Vázquez de Aldana & Berendse, 1997). Segundo Aerts (1995), aumentar o TRN (o qual considera tanto LF quanto ERN) parece ser o mecanismo mais importante para a conservação do N em ambientes com baixa disponibilidade deste nutriente. As espécies perenifólias da RBL, de maior LF e ERN, apresentaram maior TRN do que as espécies decíduas, corroborando resultados obtidos na literatura (Eckstein *et al.*, 1999; Mediavilla & Escudero, 2003b). Estudos prévios sugerem que a LF é mais importante do que a ERN na diferenciação do TRN entre espécies perenifólias e caducifólias (Escudero *et al.*, 1992; Eckstein *et al.*, 1999). No presente estudo, o tempo de duração das folhas das espécies perenifólias foi quase 80% maior do que o das espécies caducifólias, enquanto que a ERN das primeiras foi cerca de 30% maior do que a das segundas. A análise de correlação também mostrou que o TRN das plantas esteve mais fortemente correlacionado com a LF do que com a ERN (Tabela 5).

Espécies perenifólias normalmente apresentam valores de EUN mais elevados do que espécies caducifólias (Aerts, 1996). No entanto, no presente estudo, os valores obtidos para a EUN nas duas fenologias foliares foram, além de similares, mais baixos do que os comumente relatados em outros trabalhos (Son & Gower, 1991; Aerts, 1996; Aerts *et al.*, 1999, Hiremath *et al.*, 2002). Além disto, a EUN não mostrou qualquer relação com a LF (Figura 4g). No entanto, a esperada relação positiva entre a EUN e a ERN (Yuan *et al.*, 2005) foi observada (Tabela 5). Neste estudo, o índice escolhido para

estimar a EUN foi o de Vitousek (1992), que pressupõe que a EUN é igual ao inverso da concentração de N presente nas folhas senescentes. Assim, os baixos valores obtidos para este parâmetro ocorrem devido à baixa PRN apresentada tanto pelas espécies perenifólias quanto caducifólias da RBL. Os valores obtidos para a EUN foram pouco variáveis entre as espécies de cada fenologia foliar, com exceção de *D. racemosa* (perenifólia) e *R. ferox* (caducifólia), que apresentaram valores de EUN similares entre si, mas mais baixos do que as demais espécies. Estas espécies também apresentaram altas concentrações foliares de N, de maneira que a EUN mostrou relação inversa com a disponibilidade de N nos tecidos (Figura 4h), comprovando que valores mais elevados de EUN são obtidos quando as concentrações foliares de N são baixas (Yuan *et al.*, 2005).

Observando mais atentamente as diferenças entre *D. racemosa* e *R. ferox*, podemos vislumbrar alguns padrões interessantes. Quando comparadas estas duas espécies, a LF, a MFA, a relação C:N e o TRN foram mais elevados em *D. racemosa*, enquanto as concentrações foliares de N e clorofilas totais foram maiores em *R. ferox*. A partir daí podemos inferir que *D. racemosa* investe grande parte do seu N em defesa estrutural, como indicam os elevados valores de MFA e da relação C:N_m, para prolongar o tempo de vida de suas folhas e, assim, aumentar o TRN. *Randia ferox*, por sua vez, parece investir grande parte do N foliar na maquinaria fotossintética, o que é indicado pela elevada concentração de clorofilas totais, aumentando, assim, sua produtividade potencial.

CONCLUSÕES

Os resultados obtidos no presente estudo indicam que as espécies selecionadas nas

moitas arbóreo-arbustivas da RBL se adaptaram às condições de baixa fertilidade do solo desenvolvendo diferentes estratégias para conservar o N. Apesar das estratégias estarem pouco associadas à fenologia foliar, ficou evidente que as espécies perenifólias reduziram as perdas de N, principalmente, aumentando o tempo de duração de suas folhas. Além disto, estas espécies mostraram ser mais eficientes em reabsorver o N das folhas senescentes do que as espécies caducifólias co-ocorrentes. A maior proporção de N reabsorvido, combinada com a prolongada LF resultou em um maior TRN nas espécies perenifólias. Estes resultados indicam que em ambientes com baixa disponibilidade de N, um alto TRN pode ser selecionado ao invés de uma elevada EUN. As estratégias utilizadas pelas espécies caducifólias parecem ser menos conservadoras, o que pode explicar o reduzido número de espécies representantes desta fenologia na RBL. Além de apresentarem reduzida LF, as espécies caducifólias mostraram ser pouco eficientes em reabsorver o N das folhas senescentes, o que provavelmente resultou em baixo TRN. Estas espécies alocaram mais N para a produção de pigmentos fotossintéticos, o que pode ter resultado em maior produtividade. Assim, pode-se concluir que o predomínio de perenifólias em ambientes com baixa disponibilidade de N, como a RBL, é uma consequência da maior habilidade competitiva destas espécies, provavelmente, em decorrência do elevado TRN. No entanto, as características vegetais que favorecem um alto tempo de retenção do N na planta, podem reduzir as taxas de decomposição, o que tende a agravar ainda mais a deficiência nutricional em ecossistemas pouco férteis (Lambers *et al.*, 1998), tornado a biomassa vegetal o principal reservatório de N destes ambientes.

Neste estudo, foram obtidos resultados fora dos padrões comumente relatados em trabalhos prévios (e.g. altas concentrações foliares de N, baixos valores de EUN), abrindo espaço para muitos questionamentos que não puderam ser respondidos com total

clareza. Assim, estudos futuros deverão concentrar esforços na tentativa de elucidar mais claramente as estratégias de conservação de N adotadas pelas plantas em ambientes com baixa disponibilidade de recursos. Para isto sugere-se a avaliação da taxa fotossintética das espécies estudadas, bem como, a quantificação do investimento em metabólitos secundários para a defesa contra herbívoros. Além disto, trabalhos visando verificar a ocorrência de transpiração noturna, bem como, as relações hídricas das espécies estudadas poderiam ser úteis para a compreensão das estratégias de conservação da água em ambientes com limitação de recursos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aerts, R. & Berendse, F. (1989) Above-ground nutrient turnover and net primary production of an evergreen and a deciduous species in a heathland ecosystem. *Journal of Ecology*, 77: 343-356.
- Aerts, R. (1990) Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 84: 391-397.
- Aerts, R. & van der Peijl, M.J. (1993) A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos*, 66: 144-147.
- Aerts, R. & De Caluwe, H. (1994) Nitrogen use efficiency of *Carex* species in relation to nitrogen supply. *Ecology*, 75: 2362-2372.
- Aerts, R. (1995) The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 402-407.
- Aerts, R. (1996) Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84: 597-608.
- Aerts, R. (1997) Nitrogen partitioning between resorption and decomposition pathways: a trade-off between nitrogen use efficiency and litter decomposability? *Oikos*, 80: 603-606.
- Aerts, R., Verhoeven, J.T.A. & Whigham, D.F. (1999) Plant-mediated controls on nutrient cycling in temperate fens and bogs. *Ecology*, 80: 2170-2181.
- Backes, P. & Irgang, B. (2002) *Árvores do sul*. Clube da Árvore, Instituto Souza Cruz, Rio de Janeiro.

- Baptista, L.R.M., Ceroni, Z.S.V., Irgang, B.E., Longhi, H.M., Waechter, J.L., Miotto, S.T.S., Mariath, J.E.A., Rosito, J.M., Prado, J.F. & Zanim, D. (1979) Levantamento florístico preliminar da Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre. *Nideco*, série urbana, nº 1.
- Berendse, F. & Aerts, R. (1987) Nitrogen-use efficiency: a biologically meaningful definition? *Functional Ecology*, 1: 293-296.
- Boeger, M.R.T., Wisniewski, C. & Reissmann, C.B. (2005) Nutrientes foliares de espécies arbóreas de três estádios sucessionais de floresta ombrófila densa no sul do Brasil. *Acta Botânica Brasileira*, 19: 167-181.
- Brack, P., Rodrigues, R. S., Sobral, M. & Leite, S. L. C. (1998) Árvores e arbustos na vegetação natural de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia*, série botânica, 51: 139-166.
- Brum, L.P. (1995) *Levantamento fitossociológico do estrato arbóreo de uma mata de restinga na Reserva Biológica do Lami, RS*. Monografia de Bacharelado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Caird, M.A., Richards, J.H. & Donovan, L.A. (2007) Nighttime stomatal conductance and transpiration in C3 and C4 plants. *Plant Physiology*, 143: 4–10.
- Castro-Díez, P., Puyravaud, J. P. & Cornelissen, J. H. C. (2000) Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, 124: 476-486.
- Cavelier, J. (1996) Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. In: Mulkey, S. S., Chazdon, R. L. & Smith, A. P. (Eds.) *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, pp: 399-439.
- Chabot, B.F. & Hicks, D. J. (1982) The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 229-259.
- Chapin III, F.S. (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 233-260.
- Chapin III, F. S. & Kedrowski, R. A. (1983) Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology*, 64: 376-391.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. & Chapin III, F.S. (1985) Resource availability and plant antiherbivore defence. *Science*, 230: 895-899.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. and Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335-380.
- Côté, B., Fyles, J.W. & Djalilvand, H. (2002) Increasing N and P resorption efficiency and

- proficiency in northern deciduous hardwoods with decreasing foliar N and P concentrations. *Annual Forest Science*, 59: 275-281.
- Covelo, F. & Gallardo, A. (2002) Effect of pine harvesting on leaf nutrient dynamics in young oak trees at NW Spain. *Forest, Ecology and Management*, 167: 161-172.
- Dawson, T.E., Burgess, S.S.O., Tu, K.P., Oliveira, R.S., Santiago, L.S., Fisher, J.B., Simonin, K.A. & Ambrose, A.R. (2007) Nighttime transpiration in woody plants from contrasting ecosystems. *Tree Physiology*, 27: 561–575.
- Del Arco, J.M., Escudero, A. & Garrido, M.V. (1991) Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology*, 72: 701-708.
- Delprete, P.G., Smith, L.B. & Klein, R.M. (2005) *Rubiáceas*. I. Parte – As plantas. Volume 2 – Gardênia até Tocoyena. Flora Ilustrada Catarinense. Itajaí.
- Diehl, P., Mazzarino, M.J., Funes, F., Fontenla, S., Gobbi, M. & Ferrari, J. (2003) Nutrient conservation strategies in native Andean-Patagonian forests. *Journal of Vegetation Science*, 14: 63-70.
- Dillenburg, L.R., Waechter, J.L. & Porto, M.L. (1992) Species composition and structure of a sandy coastal plain forest in northern Rio Grande do Sul, Brazil. *Coastal plant communities in Latin America* (ed. U. SEELIGER), pp. 349-366. Academic Press, San Diego.
- Eckstein, R.L., Karlsson, P.S. & Weih, M. (1999) Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-artic regions. *New Phytologist*, 143: 177-189.
- Edwards, C., Read, J. & Sanson, G. (2000) Characterising sclerophylly: some mechanical properties of leaves from heath and forest. *Oecologia*, 123: 158-167.
- Escudero A., del Arco J.M, Sanz I.C. & Ayala J. (1992) Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia*, 90: 80–87.
- Escudero A. & Mediavilla, S. (2003a) Dinámica interna de los nutrientes. *Ecosistemas*, año XII, nº1.
- Escudero A. & Mediavilla, S. (2003b) Decline in photosynthetic nitrogen use efficiency with leaf age and nitrogen resorption as determinants of leaf life span. *Journal of Ecology*, 91: 880-889.
- Ewers, F.W & Schmid, R. (1981) Longevity of needle fascicles of *Pinus longaeva* (Bristlecone pine) and other North American pines. *Oecologia*, 51: 107-115.
- Goldberg, D.E. (1982) The distribution of evergreen and deciduous trees relative to soil type: an example from the Sierra Madre, Mexico, and a general model. *Ecology*, 63: 942-951.
- Grubb, P.J. (2002) Leaf form and function – towards a radical new approach. *New Phytologist*, 155: 317-320.

- Gurevitch, J., Scheiner, S.M. & Fox, G.A. (2002) *The ecology of plants*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Hevia, F., Loreto Minoletti, O. M., Decker, K.L.M. & Boerner, R.E.J. Foliar nitrogen and phosphorus dynamics of three Chilean *Nothofagus* (Fagaceae) species in relation to leaf lifespan. *American Journal of Botany*, 86: 447-455.
- Hiremath, A.J., Ewel, J.J. & Cole, T. (2002) Nutrient use efficiency in three fast-growing tropical trees. *Forest Science*, 48: 662-672.
- Kikuzawa, K. (1984) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forest. 2. Small trees and shrubs. *Canadian Journal of Botany*, 62: 2551-2556.
- Kikuzawa, K. (1989) Ecology and evolution of phenological pattern, leaf longevity and leaf habit. *Evolutionary Trends in Plants*, 3: 105-110.
- Kikuzawa, K. (1991) A cost-benefit analysis of leaf habits and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *The American Naturalist*, 138: 1250-1263.
- Kikuzawa, K. & Ackerly, D. (1999) Significance of leaf longevity in plants. *Plant Species Biology*, 14: 39-45.
- Killingbeck, K.T. (1996) Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77: 1716-1727.
- Killingbeck, K.T. & Whitford, W.G. (2001) Nutrient resorption in shrubs growing by design, and by default in Chihuahuan desert arroyos. *Oecologia*, 128: 351-359.
- Kloppel, B.D., Gower, S.T., Vogel, J.G. & Reich, P.B. (2000) Leaf-level resource use for evergreen and deciduous conifers along a resource availability gradient. *Functional Ecology*, 14: 281-292.
- Knops, J.M.H. & Koenig, W.D. (1997) Site fertility and leaf nutrients of sympatric evergreen and deciduous species of *Quercus* in central coastal California. *Plant Ecology*, 130: 121-131.
- Kozlowski, T. T. & Pallardy, S. G. (1997) *Growth control in woody plants*. Academic Press, San Diego.
- Kramer, P. J. & Boyer, J. S. (1995) *Water relations of plants and soils*. Academic Press, San Diego.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. & Pons, T.L. (1998) *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Larcher, W. (2000) *Ecofisiologia vegetal*. Rima, São Paulo.
- Lemos, R.C., Azolim, M.A.D., Abrão, P.U.R. & Santos, M.C.L. (1973) *Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado do Rio Grande do Sul*. Recife, Ministério da Agricultura, Boletim técnico nº30.
- Lima, A.L.S., Zanella, F., Schiavinato, M.A. & Haddad, C.R.B. (2006) Nitrogenous compounds, phenolic compounds and morphological aspects of leaves: comparison of deciduous and

- semideciduous arboreal legumes. *Scientia Agricola*, 63: 40-45.
- Ludwig, F., Jewitt, R.A. & Donovan, L.A. (2006) Nutrient and water addition effects on day- and night-time conductance and transpiration in a C3 desert annual. *Oecologia*, 148: 219–225.
- Lusk, C. (2001) Leaf life spans of some conifers of the temperate forests of South America. *Revista Chilena de Historia Natural*, 74: 711-718.
- Magalhães, L.M.S. (1999) Concentração e distribuição de nutrientes nas folhas de espécies florestais, na Amazônia ocidental. *Floresta & Ambiente*, 6: 127-137.
- Marchiore, J.N.C. & Sobral, M. (1997) *Dendrologia das angiospermas. Myrtales*. Editora UFSM, Santa Maria.
- Marchiore, J.N.C. (2000) *Dendrologia das angiospermas. Das bixáceas às rosáceas*. Editora UFSM, Santa Maria.
- Marschner, H. (1997) *Mineral nutrition of higher plants*. 2ed. Academic Press, San Diego.
- Matsuki, S. & Koike, T. (2006) Comparison of leaf life span, photosynthesis and defensive traits across seven species of deciduous broad-leaf tree seedlings. *Annals of Botany*, 97: 813–817.
- Mediavilla, S. & Escudero, A. (2003a) Relative growth rate of leaf biomass and leaf nitrogen content in several mediterranean woody species. *Plant Ecology*, 168: 321-332.
- Mediavilla, S. & Escudero, A. (2003b) Leaf life span differs from retention time of biomass and nutrients in the crowns of evergreen species. *Functional Ecology*, 17: 541–548.
- Meira, J.R. (1996) *Zoneamento da vegetação e de condições de topoclima da Reserva Biológica do Lami*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Melillo, J.M., Aber, J.D. & Muratore, J.F. (1982) Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 63: 621-626.
- Meyer, S., Cerovic, Z. G., Goulas, Y., Montpied, P., Demotes-Mainard, S., Bidel, L. P. R., Moya, I. & Dreyer, E. (2006) Relationships between optically assessed polyphenols and chlorophyll contents, and leaf mass per area ratio in woody plants: a signature of the carbon–nitrogen balance within leaves? *Plant, Cell and Environment*, 29: 1338–1348.
- Monk, C.D. An ecological significance of evergreenness. *Ecology*, 47: 504-505.
- Morellato, L.P.C., Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H.F. & Joly, C.A. (1989) Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica*, 12: 85-98.
- Mota, F.S. (1951) Estudos do clima do Estado do Rio Grande do Sul, segundo o sistema de W. Koeppen. *Revista Brasileira de Geografia*, 13: 275-284.
- Nevling Jr. & Reitz, P.R. (1968) *Timeláceas*. Flora Ilustrada Catarinense, Itajaí.

- Oleynik, J., Bragagnolo, N., Bublitz, U. & Silva, J.C.C. (1997) *Análises de solo*. Tabelas para a transformação de resultados analíticos e interpretação de resultados. Secretaria da Agricultura e Abastecimento do Paraná, Curitiba.
- Onoda, Y., Hikosaka, K. & Hirose, T. (2004) Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology*, 18: 419-425.
- Pensa, M. & Sellin, A. (2003) Soil type affects nitrogen conservation in foliage of small *Pinus sylvestris* L. trees. *Plant and Soil*, 253: 321-329.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Cornelissen, J.H.C., Vendramini, F., Cabido, M. & Castellanos, A. (2000) Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil*, 218: 21–30.
- Pillar, V.P. & Orlóci, L. (1996) On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. *Journal of Vegetation Science*, 7: 585-592.
- Pillar, V.P. (2004) *Multivariate exploratory analysis, randomization testing and bootstrap resampling*. User's Guide. v. 2.3.10.
- Possamai, R.M. (1997) *Guia ilustrado da flora arbórea do Morro do Osso, Porto Alegre, RS*. Monografia de Bacharelado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Prior, L.D., Eamus, D. & Bowman, D.M.J.S. (2003) Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. *Functional Ecology*, 17: 504-515.
- Pugnaire, F.I. & Chapin III, F.S. (1993) Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen mediterranean species. *Ecology*, 74: 124-129.
- Read, J. & Sanson, G.D. (2003) Characterizing sclerophylly: the mechanical properties of a diverse range of leaf types. *New Phytologist*, 160: 81-99.
- Reich, P.B., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. (1991a) Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen, leaf mass per area and photosynthesis in maple and oak trees. *Plant, Cell and Environment*, 14: 251-259.
- Reich, P.B., Uhl, C., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. (1991b) Leaf lifespan as determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia*, 86: 16-24.
- Reich, P.B., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. (1992) Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62: 365-392.
- Rossoni, M.G. (1993) Estudo fitossociológico da mata de restinga no balneário Rondinha Velha, Arroio do Sal, RS. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Schindwein, C.C.D., Fett-Neto, A.G. & Dillenburg, L.R. (2006) Chemical and mechanical changes during leaf expansion of four woody species of a dry restinga woodland. *Plant Biology*, 8: 430-438.

- Son, Y. & Gower, S.T. (1991) Aboveground nitrogen and phosphorus use by five plantation-grown trees with different leaf longevities. *Biogeochemistry*, 14: 167-191.
- Streck, E.V., Kämpf, N., Dalmolin, R.S.D., Klamt, E., Nascimento, P.C. & Schneider, P. (2002) *Solos do Rio Grande do Sul*. 1.ed. Editora UFRGS, Porto Alegre.
- Takashima, T., Hikosaka, K. & Hirose, T. (2004) Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant, Cell and Environment*, 27: 1047–1054
- Tedesco, M.J., Gianello, C., Bissani, C.A., Bohnen, H. & Volkweiss, S.J. (1995) *Análises de solo, plantas e outros materiais*. 2.ed. Porto Alegre, Departamento de Solos, UFRGS.
- Tomé Jr, J.B. (1997) *Manual para interpretação de análise de solo*. Agropecuária.
- van Heerwaarden, L.M., Toet, S. & Aerts, R. (2003) Current measures of nutrient resorption efficiency lead to a substantial underestimation of real resorption efficiency: facts and solutions. *Oikos*, 101: 664-669.
- Vázquez De Aldana, B.R. & Berendse F. (1997) Nitrogen-use efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats. *Functional Ecology*, 11: 619-626.
- Villar, R. & Merino, J. (2001) Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist*, 151: 213-226.
- Vitousek, P. (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 119: 553-572.
- Vitousek, P., Turner, D.R & Kitayama, K. (1995) Foliar nutrients during long-term soil development in Hawaiian montane rain forest. *Ecology*, 76: 712-720.
- Warren, C.R. & Adams, M.A. (2004) Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 9: 270-274.
- Waechter, J.L. (1985) Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, série Botânica*, Porto Alegre, 33: 49-68.
- Waechter, J.L. (1990) Comunidades vegetais das restingas do Rio Grande do Sul. Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira. Estrutura, Função e Manejo. São Paulo. *Aciesp*, 3: 1-21.
- Wintermans, J.F.G.M. & De Mots, A. (1965) Spectrofotometric characteristics of chlorophylls a and b and theirs pheophytins in ethanol. *Biochemistry and Biophysics Acta*, 109: 448-453.
- Wright, I.J. & Cannon, K. (2001) Relationships between leaf lifespan and structural defenses in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional ecology*, 15: 351-359.
- Wright, I.J., Reich, P.B. & Westoby, M. (2001) Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15: 423-434.

- Wright, I.J. & Westoby, M. (2002) Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, 155: 403-416.
- Wright, I.J. & Westoby, M. (2003) Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology*, 17: 10-19.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gullas, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M., Niimenets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J. & Villar, R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821-827.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S.; Garnier, E., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, W., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Villar, R.; Warton, D.I. & Westoby, M. (2005) Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 166: 485-496.
- Yasamura, Y., Hikosaka, K., Matsui, K. & Hirose, T. (2002) Leaf-level nitrogen-use efficiency of canopy and understorey species in a beech forest. *Functional Ecology*, 16: 826-834.
- Yuan, Z.Y., Li, L.H., Han, X.G. Huang, J.H., Jiang, G.M., Wan, S.Q., Zhang, W.H. & Chen, Q.S. (2005) Nitrogen resorption from senescing leaves in 28 plant species in a semi-arid region of northern China. *Journal of Arid Environments*, 63: 191-202.

CAPÍTULO 3

EFEITOS DA DISPONIBILIDADE DE NITROGÊNIO SOBRE O CRESCIMENTO E ESTRATÉGIAS DE CONSERVAÇÃO DESTE NUTRIENTE EM ESPÉCIES ARBÓREAS PERENIFÓLIAS E CADUCIFÓLIAS CO-OCORRENTES EM FORMAÇÕES DE RESTINGA DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

Morgana Mósená¹ & Lúcia Rebello Dillenburg^{1 2}

¹Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Campus do Vale, Avenida Bento Gonçalves 9500 - CEP: 91501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. ²Autora para correspondência (fax: + 55051 3316 7670; e-mail: lucia.dillenburg@urfgs.br).

Palavras-chave: crescimento, fenologia foliar, longevidade foliar, conservação do nitrogênio, reabsorção de nitrogênio, eficiência no uso de nitrogênio.

RESUMO

A disponibilidade de nitrogênio (N) não satisfaz a demanda das plantas na maioria dos ambientes naturais. Por ser requerido em grandes quantidades pelas plantas, a deficiência deste nutriente pode afetar severamente o crescimento vegetal. Objetivando avaliar os efeitos do aumento na disponibilidade de N sobre o crescimento e as estratégias de conservação deste nutriente em espécies arbóreas com fenologias foliares contrastantes, foram conduzidos dois experimentos com plantas em vaso. Para tanto, cultivaram-se plantas jovens de espécies perenifólias (*Daphnopsis racemosa*, *Erythroxylum argentinum* e *Lithrea brasiliensis*) e caducifólias (*Eugenia myrcianthes*, *Vitex megapotamica* e *Randia ferox*) em recipientes contendo areia. Semanalmente, as plantas de cada experimento foram irrigadas com soluções nutritivas contendo três diferentes níveis de disponibilidade de N inorgânico (1, 4 e 16 mM.L⁻¹ de N). Ao final dos períodos experimentais, foram avaliados o crescimento das plantas, bem como os seguintes parâmetros: longevidade foliar (LF), concentração de N em folhas maduras (N_m), relação C:N de folhas maduras e senescentes, concentração de clorofilas totais (Cl_{total}), proficiência na reabsorção (PRN), eficiência na reabsorção (ERN), eficiência no uso (EUN) e tempo de retenção (TRN) do N. O aumento na disponibilidade de N resultou em maior crescimento das plantas em todas as espécies investigadas. Estes maiores crescimentos estiveram associados a concentrações foliares mais elevadas de N e de clorofilas totais. O acréscimo no fornecimento de N resultou na redução da LF, PRN, EUN e TRN, e no aumento da ERN. Estes resultados confirmam a hipótese de que, com o aumento na disponibilidade de N no solo, as estratégias utilizadas pelas plantas para conservar este nutriente tornam-se menos eficientes.

ABSTRACT

The availability of nitrogen (N) does not meet plant requirements in most natural environments. As a result of the high amounts required by plants, a deficiency of this nutrient can severely affect plant growth. With the aim of evaluating the effects of increasing N availability on growth and N conservation strategies in woody species of contrasting leaf phenologies, two experiments were conducted with potted plants. Saplings of evergreen (*Daphnopsis racemosa*, *Erythroxylum argentinum*, and *Lithrea brasiliensis*) and deciduous (*Eugenia myrcianthes*, *Vitex megapotamica*, and *Randia ferox*) species were grown in sand-filled pots. Saplings from each experiment were fed on a weekly basis with nutrient solutions containing three different levels of inorganic N availability (1, 4 and 16 mM.L⁻¹ of N). At the end of the experimental periods, plant growth, as well as the following parameters were evaluated: leaf longevity (LF), N concentration of mature leaves (N_m), C:N ratio of mature and senescent leaves, total leaf chlorophyll concentration (Cl_{total}), N resorption proficiency (PRN), N resorption efficiency (ERN), N use efficiency (EUN), and mean resident time of N (TRN). The increase in N availability resulted in larger plant growth in all investigated species. This increased growth was associated to higher N and total leaf chlorophyll concentrations. The increase in N offering resulted in reduced LF, PRN, EUN, and TRN, and increased ERN. These results confirm the hypothesis that, with increased availability of soil N, plant strategies for conservation of this nutrient become less efficient.

INTRODUÇÃO

Embora a disponibilidade de nutrientes seja um importante determinante da distribuição das espécies vegetais, pouco se sabe sobre as adaptações que possibilitam as plantas ocuparem ambientes nutricionalmente distintos (Chapin & Kedrowski, 1983). As espécies vegetais diferem muito em relação às suas exigências nutricionais (Marschner, 1997; Larcher, 2000) e costumam apresentar alterações morfofisiológicas para maximizar o ganho de massa seca sob condições nutricionais limitantes (Chapin, 1980). Sabe-se que a disponibilidade de nitrogênio (N) não satisfaz a demanda das plantas na maioria dos ambientes naturais (Yasumura *et al.*, 2002). Por ser absorvido em grandes quantidades pelas plantas, a deficiência neste nutriente pode afetar severamente o crescimento vegetal (Bettmann *et al.*, 2006). Estudos prévios demonstram que, em condições de baixa disponibilidade de N, normalmente o crescimento é reduzido (Pereira *et al.*, 1996; Lajtha & Whitford, 1989, Cabrera, 2003), enquanto a razão de biomassa entre raízes e parte aérea (Chapin, 1980; Marschner, 1997; Cabrera, 2003), bem como, a eficiência na utilização deste nutriente (EUN) são aumentadas (Shaver & Melillo, 1984; Birk & Vitousek, 1986).

As plantas podem se adaptar a ambientes pobres em N através de duas estratégias: maximizando a assimilação ou reduzindo as perdas deste nutriente (Vázquez de Aldana & Berendse, 1997). Estas duas estratégias adaptativas estão sumarizadas no índice de EUN proposto por Berendse & Aerts (1987). Os autores redefiniram a EUN proposta por Vitousek (1982), como sendo a produtividade gerada por este elemento multiplicada pelo tempo de retenção do mesmo na planta, e postularam que as características vegetais que promovem o crescimento rápido estão inversamente relacionadas com as características que reduzem as perdas de N. Geralmente, ambientes com severa deficiência nutricional são dominados por espécies perenifólias que apresentam baixa produtividade e baixa

taxa de perda de N (alto tempo de retenção), enquanto, ambientes férteis favorecem, principalmente, espécies caducifólias com alta produtividade e alta taxa de perda de N (baixo tempo de retenção) (Chapin, 1980; Aerts & De Caluwe, 1994; Aerts, 1996; Vázquez de Aldana & Berendse, 1997). Enquanto uma alta produtividade do N depende de um alto investimento do mesmo em atividade fotossintética foliar e, conseqüentemente, em fixação de carbono (C) pelas folhas, o tempo de retenção do N (TRN) na planta depende da longevidade foliar e da quantidade deste nutriente reabsorvida antes da queda das folhas (Lambers *et al.*, 1998; Covelo & Gallardo, 2002).

As espécies perenifólias são capazes de reduzir as perdas de N, sintetizando tecidos com baixa concentração deste nutriente e/ou aumentando a longevidade de suas folhas (Aerts & Berendse, 1989). Várias hipóteses foram propostas para explicar o significado adaptativo de se aumentar a longevidade foliar (LF). A hipótese mais aceita argumenta que esta seria uma estratégia adotada pelas plantas para maximizar o ganho de C em ambientes com severa deficiência nutricional (Chabot & Hicks, 1982; Kikuzawa, 1991). Uma hipótese alternativa sugere que as folhas mais velhas funcionariam como fonte de nutrientes para a produção de novos tecidos (Shaver, 1981; Chabot & Hicks, 1982) e que a variação na LF refletiria respostas evolucionárias à disponibilidade de nutrientes (Nelson *et al.*, 2002). Dentro de uma mesma espécie, a LF mostra algum grau de plasticidade, geralmente decrescendo em resposta ao aumento na disponibilidade de N (Shaver, 1981).

Durante a reabsorção, o N que é retirado das folhas pode ser reutilizado diretamente na construção de novos tecidos, ou estocado para posterior utilização, tornando a planta menos dependente da absorção do solo (Pugnaire & Chapin, 1993; Aerts, 1997; Wright & Westoby, 2003). Em média, cerca de metade do N investido em folhas maduras é reabsorvido (Chapin & Kedrowski, 1983; Aerts, 1996; Killingbeck,

1996), fazendo com que este processo seja considerado uma importante estratégia de conservação do N, uma vez que reduz as taxas de perda (Chapin, 1980; Chabot & Hicks, 1982) e aumenta a eficiência no uso do mesmo (Vitousek, 1982; Lambers *et al.*, 1998). Um dos paradigmas da ecologia vegetal é que espécies de ambientes pobres em N são mais eficientes em reabsorvê-lo antes da abscisão foliar do que espécies características de ambientes mais férteis (Aerts, 1996). Entretanto, parece não haver um padrão consistente na reabsorção de N com relação à disponibilidade deste elemento (Pugnaire & Chapin, 1993; Lambers *et al.* 1998; Wright & Westoby, 2003). Enquanto em alguns estudos verificou-se que a reabsorção do N aumenta com a fertilidade (Chapin & Kedrowski, 1983; Nambiar & Fife, 1987), em outros foi observada tendência oposta (Boerner, 1984; Rahlan & Singh, 1987). Existem, ainda, estudos onde a reabsorção não foi alterada pela disponibilidade de N (Birk & Vitousek, 1986; Chapin & Moilanen, 1991).

Na planície costeira do Rio Grande do Sul, os solos onde estão localizadas as formações de restinga arenosa caracterizam-se pela baixa disponibilidade de N (Dillenburg *et al.*, 1992). Nestes ambientes, vários autores sugerem a seleção de características vegetais que garantem uma baixa perda de N (Chapin, 1980; Aerts, 1990; Aerts & van der Peijl, 1993). Estudos sugerem que, com o aumento na disponibilidade de N no solo, as estratégias utilizadas pelas plantas para conservar este nutriente tornam-se menos eficientes (Schlesinger *et al.*, 1989; Escudero *et al.*, 1992). Sob condições experimentais, este estudo se propõe a analisar o efeito de três níveis de disponibilidade de N inorgânico sobre o crescimento e as estratégias de conservação deste nutriente em plantas jovens de espécies arbóreas perenifólias e caducifólias características de uma formação de restinga arenosa da planície costeira do Rio Grande do Sul, testando-se as seguintes hipóteses:

1. o aumento na disponibilidade de N resulta em maior crescimento das plantas,

2. o aumento na disponibilidade de N reduz a longevidade foliar,
3. o aumento na disponibilidade de N aumenta a concentração deste elemento em folhas maduras,
4. o aumento na disponibilidade de N provoca reduções nos índices de conservação deste nutriente.

MATERIAL & MÉTODOS

Condições de cultivo

Os experimentos foram conduzidos em área ao ar-livre do Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da Faculdade de Agronomia da UFRGS, localizada no município de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil (coordenadas: 30°15'S e 51°05'W; altitude: 4 m) (Figura 1). Como recipientes de cultivo, foram utilizadas garrafas plásticas com dois litros de capacidade, perfuradas na base. Cada recipiente foi pintado com tinta acrílica preta para evitar a passagem da luz e a conseqüente proliferação de algas nas paredes do recipiente. O substrato utilizado nos experimentos foi areia de textura média previamente lavada com água, para a remoção de resíduos orgânicos. Todos os recipientes foram preenchidos com 2,4 kg de areia seca e, após o plantio das mudas, os mesmos foram colocados sobre pratos plásticos dispostos diretamente sobre o solo, com o intuito de impedir que eventuais raízes crescendo através dos furos de drenagem penetrassem o solo. Durante todo o período experimental, as mudas foram mantidas sob tela de polietileno de cor preta (sombrite) a qual permitia a passagem de 50% da irradiância solar. Foram realizados dois experimentos, os quais diferiram principalmente quanto à idade das mudas utilizadas.



Figura 1: Área ao ar-livre cedida pelo Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da Faculdade de Agronomia da UFRGS para a realização dos experimentos. Verificar a presença da tela de polietileno (sombrite) sobre as plantas.

Espécies estudadas

Nos experimentos, foram utilizadas as mesmas espécies selecionadas para o estudo nas moitas arbóreo-arbustivas da formação de restinga arenosa da Reserva Biológica do Lami (Capítulo 2). Os critérios de escolha das espécies foram os mesmos: a fenologia foliar e a facilidade de aquisição de mudas. Assim, *Daphnopsis racemosa*, *Erythroxylum argentinum* e *Lithrea brasiliensis* foram escolhidas como espécies perenifólias, e *Eugenia myrcianthes*, *Vitex megapotamica* e *Randia ferox*, como espécies caducifólias. No experimento 1, foram utilizadas somente quatro das seis espécies (*D. racemosa*, *E. argentinum*, *E. myrcianthes* e *V. megapotamica*), enquanto no experimento 2, todas as espécies foram testadas.

Obtenção das mudas

As mudas das espécies utilizadas nos experimentos foram compradas no viveiro da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, coletadas diretamente no campo (Fazenda Raizeira, Arroio do Sal, Rio Grande do Sul, coordenadas: 29°28'S e 49°50'W; altitude: 6 m) ou obtidas através da germinação de sementes (experimento 2). Para a realização do experimento 1, as mudas de *D. racemosa*, *E. argentinum*, *E. myrcianthes* e *V. megapotamica* obtidas comercialmente ou coletadas no campo foram transplantadas para os recipientes de cultivo definitivos, onde permaneceram por cerca de um mês para aclimatação antes do início da imposição dos tratamentos de N. Observações prévias mostraram que das seis espécies estudadas no experimento 2, somente três produziam quantidades consideráveis de sementes a campo. Assim, para a realização deste experimento, frutos de *D. racemosa*, *L. brasiliensis* e *V. megapotamica* foram coletados no campo (Fazenda Raizeira, Arroio do Sal, Rio Grande do Sul) e levados para o laboratório. Lá, as sementes foram manualmente separadas dos frutos e colocadas para germinar em

bandejas contendo vermiculita autoclavada e úmida. Somente as sementes de *V. megapotamica* germinaram em laboratório, e logo após a emergência, as plântulas foram individualmente transplantadas para recipientes provisórios contendo areia. As mudas das demais espécies (*D. racemosa*, *E. argentinum*, *L. brasiliensis*, *E. myrcianthes*, *R. ferox* e *V. megapotamica*), obtidas comercialmente ou coletadas no campo, também foram transplantadas para os recipientes provisórios (Figura 2). Periodicamente, as mudas do experimento 2 foram fertilizadas com adubo comercial NPK, até serem transplantadas para os recipientes de cultivo definitivos e ter início a imposição dos tratamentos de N.

Tratamentos

Experimento 1

Neste experimento, foram comparadas as respostas de quatro espécies arbóreas a três diferentes disponibilidades de N inorgânico. Para tanto, utilizaram-se mudas com aproximadamente dois anos de idade das seguintes espécies: *D. racemosa*, *E. argentinum*, *E. myrcianthes* e *V. megapotamica*. As alturas médias iniciais dos indivíduos foram de 28,9 cm para *D. racemosa*, 29,4 cm para *E. argentinum*, 35,8 cm para *E. myrcianthes* e 38,2 cm para *V. megapotamica*. Indivíduos de *L. brasiliensis* e *R. ferox* com alturas semelhantes não estavam disponíveis para a compra ou a coleta no período em que os tratamentos de N começaram a ser impostos e por este motivo estas espécies não foram testadas neste experimento. Os tratamentos foram constituídos pelo arranjo fatorial 4 x 3: quatro espécies e três níveis de N (alto, médio e baixo). Cada tratamento foi repetido oito vezes, resultando em uma amostra total de 96 plantas. Periodicamente, foram alteradas as posições dos recipientes de cultivo sobre o solo, com o objetivo de homogeneizar a ação de fatores não controlados. Como base para a preparação das soluções nutritivas fornecidas às plantas, foi utilizada a solução nutritiva de Hoagland



Figura 2: Recipientes provisórios (copos de água mineral) utilizados para acondicionar as mudinhas do experimento 2, antes destas serem transplantadas para os recipientes de cultivo definitivos e ter início a imposição dos tratamentos de N.

modificada (Taiz & Zaiger, 1998). Os tratamentos de alta disponibilidade de N consistiram em irrigar as mudas com solução nutritiva de Hoagland completa. Os tratamentos de média e baixa disponibilidade de N foram obtidos modificando-se a concentração do elemento na solução. No tratamento intermediário, a disponibilidade de N foi reduzida em 75% e no tratamento de baixa disponibilidade a redução foi de 93,75%. Assim, as concentrações finais de N nas soluções nutritivas utilizadas foram de 16 mM.L⁻¹, 4 mM.L⁻¹ e 1 mM.L⁻¹, para os tratamentos de alta, média e baixa disponibilidade de N, respectivamente (Tabela 1). A proporção de três íons nitrato (NO₃⁻) para cada íon amônia (NH₄⁺) foi mantida nos três tratamentos de N. Para impedir a redução na disponibilidade dos demais macronutrientes em decorrência das alterações na concentração de N, as soluções nutritivas foram balanceadas através da adição de sais que não continham N em sua formulação. Em função disto, houve um desbalanço de cloro entre os três tratamentos de N. Apesar de ser considerado um micronutriente, a maioria das plantas absorve cloro em níveis muito maiores do que os necessários ao funcionamento normal dos tecidos, o que demonstra que o seu excesso não é tóxico (Taiz & Zaiger, 1998). Devido as diferenças na temperatura, a frequência das regas foi semanal durante o verão e quinzenal durante o inverno, sendo o pH da solução ajustado em 5,3. Em cada rega, as mudas foram irrigadas, até percolação (estimada através da capacidade de vaso), com 250 ml de solução nutritiva de seu respectivo tratamento. Devido ao reduzido volume dos recipientes de cultivo, diariamente ou sempre que necessário, as plantas foram irrigadas com água da torneira em abundância para evitar a murcha. A partir da data de imposição dos tratamentos de N (21 de dezembro de 2004) o experimento teve duração de 576 dias.

Experimento 2

Neste experimento, foram comparadas as respostas de seis espécies arbóreas a três

Tabela 1: Concentração dos macronutrientes (mM.L⁻¹) nas soluções nutritivas utilizadas nos experimentos.

¹ Tratamentos de N	Cátions				Ânions		
	Mg ²⁺	K ⁺	Ca ²⁺	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	H ₂ PO ₄ ⁻	SO ₄ ²⁻
alto	1	6	4	2	14	2	1
médio	1	6	4	0,5	3,5	2	1
baixo	1	6	4	0,125	0,875	2	1

¹Concentração final de N na solução para os tratamento de alta, média e baixa disponibilidade: 16 mM.L⁻¹, 4 mM.L⁻¹ e 1 mM.L⁻¹, respectivamente. Sais que forneceram os macronutrientes: MgSO₄ · 7 H₂O, KNO₃, Ca (NO₃)₂ · 4 H₂O, NH₄H₂PO₄, KH₂PO₄, CaCl₂ · 2 H₂O e KCl. Com exceção do ferro, todos os micronutrientes foram fornecidos na concentração indicada na solução de Hoagland modificada (Taiz & Zaiger, 2004), a partir dos sais: H₃BO₃, CuSO₄ · 5 H₂O, MnSO₄ · H₂O, H₂Mo₄O₄ e ZnSO₄ · 7 H₂O. Para evitar a precipitação do ferro (FeSO₄ · 7 H₂O) este foi fornecido juntamente com NaEDTA (agente quelante), na concentração de 65 mg.L⁻¹.

diferentes disponibilidades de N inorgânico. Para tanto, utilizaram-se mudas com cerca de um ano de idade das seguintes espécies: *D. racemosa*, *E. argentinum*, *L. brasiliensis*, *E. myrcianthes*, *V. megapotamica* e *R. ferox*. As alturas médias iniciais dos indivíduos, após transplante para os recipientes de cultivo definitivos, foram de 11 cm para *D. racemosa*, 11 cm para *E. argentinum*, 18,5 cm para *L. brasiliensis*, 13,2 cm para *E. myrcianthes*, 13 cm para *V. megapotamica* e 10,8 cm para *R. ferox*. Os tratamentos foram constituídos pelo arranjo fatorial 6 x 3: seis espécies e três níveis de N (alto, médio e baixo). Cada tratamento foi repetido sete vezes, resultando em uma amostra total de 126 plantas. O experimento teve início no dia 12 de julho de 2005, data em que as mudas começaram a ser irrigadas com solução nutritiva, sendo encerrado após 546 dias. Os demais detalhes metodológicos são idênticos aos do experimento 1.

Parâmetros avaliados

Longevidade foliar (LF)

Nos experimentos, folhas recém emergidas no ápice dos ramos foram marcadas com fio de metal de diferentes cores, em quatro indivíduos de cada tratamento, resultando numa amostra total de 80 folhas por tratamento (20 por indivíduo) (Figura 3). Estas folhas foram semanalmente observadas para determinação da sua sobrevivência e o tempo em dias decorrido entre a emergência e a queda de uma folha individual foi considerado sinônimo de longevidade foliar (Kikuzawa, 1989).

Área foliar e massa foliar por área (MFA)

Para os dois experimentos, em outubro de 2005, foram coletadas folhas maduras totalmente expandidas e sem evidências de danos mecânicos ou alterações bióticas dos indivíduos que não foram utilizados para a determinação da longevidade. No experimento 1, foram coletadas seis folhas de quatro indivíduos e no experimento 2, oito folhas de três



Figura 3: Folhas marcadas para determinação da longevidade em mudas do experimento 2. A) *D. racemosa*, B) *E. argentinum*, C) *L. brasiliensis*, D) *E. myrcianthes*, E) *V. megapotamica* e F) *R. ferox*.

indivíduos, num total de 24 folhas por tratamento por experimento. Na espécie que apresentava folhas compostas (*V. megapotamica*) foi amostrado somente o folíolo central, por este ser maior e geralmente o único a persistir até a folha entrar em senescência. Para impedir a dessecação após coleta, as folhas foram colocadas em sacos plásticos contendo papel filtro úmido e mantidas em caixa refrigerada até a realização das medições. No laboratório, os pecíolos foram retirados e as lâminas foliares foram medidas quanto à área (LI-COR, modelo 3100), colocadas em estufa a 60°C por no mínimo 72h e pesadas para obtenção da massa seca. Através da razão entre a massa seca e a área das lâminas foliares, foi obtida a MFA ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$).

Concentração de N em folhas maduras (N_m) e senescentes (N_s)

Nos dois experimentos, as folhas maduras utilizadas nas medições da MFA foram agrupadas por indivíduo e moídas para determinação da concentração de N (N_m). Quando as folhas remanescentes nos indivíduos começaram a apresentar sintomas de senescência, foi realizada uma segunda coleta, utilizando-se a mesma metodologia descrita para a determinação da MFA. As folhas senescentes foram amostradas em diferentes épocas, dependendo da longevidade foliar apresentada pelas espécies. Foram consideradas senescentes as folhas que exibiam mudanças na coloração padrão, normalmente tornando-se amareladas, e que podiam ser facilmente removidas dos ramos com um simples toque. No laboratório, os pecíolos foram retirados das folhas senescentes e as lâminas foliares foram colocadas em estufa a 60°C por no mínimo 72h. Após, as mesmas foram agrupadas por indivíduo e moídas para a determinação da concentração de N (N_s). Amostras de material nos dois estágios foliares (maduras e senescentes) foram enviadas para a Central Analítica do Instituto de Química da UFRGS. As análises foram realizadas através de um autoanalisador CHN Perkin Elmer, modelo 2400.

Concentração de clorofilas totais

Nos mesmos indivíduos utilizados nas medições da MFA, foram amostradas duas folhas para determinação da concentração de clorofilas totais. No laboratório, cinco discos de área conhecida ($0,278 \text{ cm}^2$) foram retirados de cada uma das folhas com o auxílio de um furador, num total de 10 discos foliares por indivíduo. Posteriormente, os mesmos foram acondicionados em frascos plásticos pretos contendo 20 ml de etanol absoluto, onde permanecerem por cerca de um mês. Após a completa extração das clorofilas, o volume do extrato (V) foi medido em uma pipeta, e as leituras das absorvâncias em 665 nm (A_{665}) e 649 nm (A_{649}) foram feitas em um espectrofotômetro (Biospectro, modelo SP 220). A concentração do extrato (Cl) foi obtida através da equação descrita em Wintermans & DeMots (1965):

$$Cl (\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}) = 6,1 \times A_{665} + 20,04 \times A_{649}$$

Após as leituras espectrofotométricas, os discos foliares (DF) foram mantidos em estufa a 70°C por 24h, pesados e a concentração de clorofilas totais (Cl_{total}), expressa por unidade de massa seca, foi obtida através da equação:

$$Cl_{\text{total}} (\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}) = Cl (\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}) * V * 10^{-3} / \text{massa seca DF}$$

Índices de conservação do N

As concentrações de N em folhas maduras (N_m) e senescentes (N_s) foram utilizadas para a determinação da eficiência na reabsorção deste elemento (ERN) com base na massa, através da equação descrita em Killingbeck (1996):

$$\text{ERN (\%)} = [(N_m - N_s) / N_s] \times 100$$

O teor em porcentagem de N em folhas senescentes (N_s) foi utilizado diretamente como indicador da proficiência na reabsorção de N (PRN) (Killingbeck, 1996). O tempo de retenção do N na biomassa foliar (TRN), o qual depende da longevidade foliar (LF), foi

calculado através da equação descrita em Pensa & Selin (2003):

$$\text{TRN (anos)} = (N_m * \text{LF}) / N_s$$

Já a eficiência no uso de N (EUN), com base na massa, foi avaliada através da equação descrita em Aerts *et al.* (1999), a qual foi derivada do índice proposto por Vitousek (1982):

$$\text{EUN (g.g}^{-1}\text{)} = 1 / [N_m * (1 - \text{ERN})]$$

Crescimento

Foram realizadas medições iniciais e finais do comprimento total da parte aérea (com régua milimetrada) e diâmetro do caule (com paquímetro digital). Ao final dos períodos experimentais (20 de julho de 2006 para o experimento 1, e 9 de janeiro de 2007 para o experimento 2), quatro plantas de cada tratamento foram colhidas, sendo avaliadas as massas secas dos diferentes órgãos (folhas, ramos, raízes e frutos). Ao final do experimento 1, a espécie caducifólia *V. megapotamica* estava sem folhas, de forma que este órgão não foi acrescido no peso total da planta. Para caracterizar padrões de alocação de biomassa entre os órgãos vegetativos foi calculada a razão entre a massa total de raízes e da parte aérea (RT:PA). A partir do comprimento inicial da parte aérea (CI), medido durante o transplante das mudas, e do comprimento final (CF), medido no encerramento dos experimentos, foi possível calcular a taxa de crescimento relativo da parte aérea (TCR) através da equação descrita em Fownes & Harrington (2004):

$$\text{TCR} = \text{CF} - \text{CI} / \text{n}^\circ \text{ total de dias do experimento}$$

Análise estatística

Para todos os dados, foi efetuada análise estatística através dos programas estatísticos MultivMinor versão 2.3.17 (experimento 1) e MultivBeta versão 2.4.b2

(experimento 2) (Pillar, 2004). Utilizou-se a análise de variância fatorial (espécies e níveis de N) via testes de aleatorização (Pillar & Orlóci, 1996), e, no caso de significância estatística ($P \leq 0,05$ e $P \leq 0,10$), aplicou-se a análise comparativa das médias através de contrastes ortogonais. Em todos os dados, foi utilizada a distância euclidiana como medida de similaridade. Nos dois experimentos, os indivíduos foram considerados como unidades experimentais.

RESULTADOS

O aumento na disponibilidade de N alterou significativamente a maioria dos parâmetros avaliados. Não foram verificadas interações significativas ($P > 0,05$) entre espécies e níveis de N para os seguintes parâmetros: diâmetro do caule, N_m , relação C:N, concentração de clorofilas totais e PRN no experimento 1, e diâmetro do caule, área foliar, MFA, relação C:N e PRN no experimento 2. Para os demais parâmetros avaliados nos experimentos, houve interação significativa entre os dois fatores ($P < 0,05$).

A alteração no fornecimento de N provocou mudanças drásticas no crescimento das plantas (Figuras 4-7). Nos dois experimentos, o acréscimo de N resultou em aumentos significativos no diâmetro do caule (Figuras 6a-b), no comprimento da parte aérea (Figuras 6c-d), na TCR (Figuras 6e-f), na biomassa da planta (Figuras 7a-b) e na biomassa de raízes (Figuras 7c-d). Cabe ressaltar que nos dois experimentos, os indivíduos de *E. myrcianthes* responderam de maneira similar aos dois níveis mais elevados de N, apresentando os mesmos padrões de crescimento. No experimento 1, com exceção de *V. megapotamica*, todas as espécies apresentaram redução na alocação de biomassa para a produção de raízes com a adição de N. *Erythroxylum argentinum* foi



Figura 4: Aspecto geral dos indivíduos mais representativos de cada espécie estudada no experimento 1, cultivados sob alto, médio e baixo nível de N (da esquerda para a direita). A) *D. racemosa*, B) *E. argentinum*, C) *E. myrcianthes* e D) *V. megapotamica*. A escala presente ao lado das plantas corresponde a 80 cm.



Figura 5: Aspecto geral dos indivíduos mais representativos de cada espécie estudada no experimento 2, cultivados sob alto, médio e baixo nível de N (da esquerda para a direita). A) *D. racemosa*, B) *E. argentinum*, C) *L. brasiliensis*, D) *E. myrcianthes* e E) *V. megapotamica* e F) *R. ferox*. A escala presente ao lado das plantas corresponde a 80 cm.

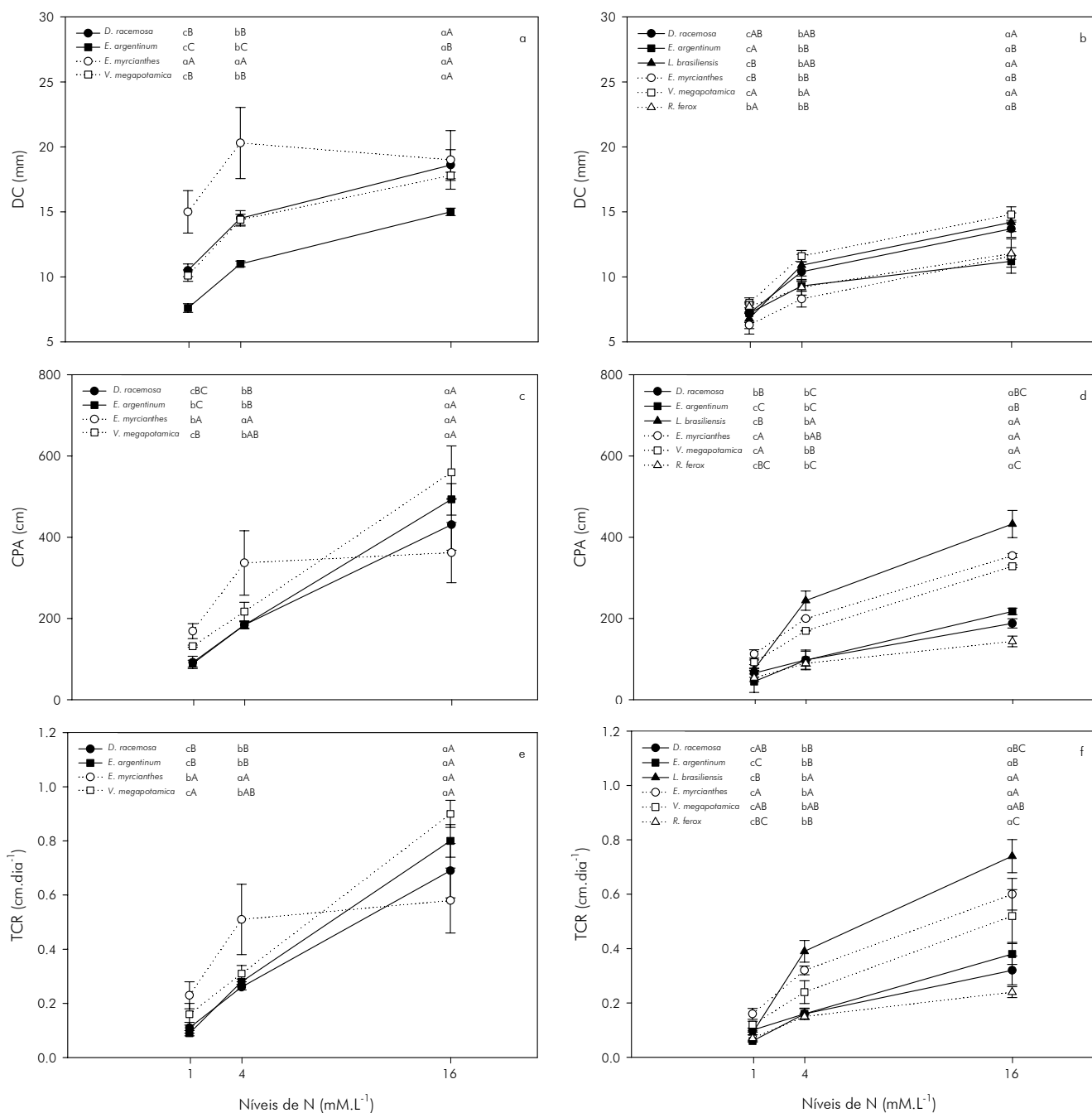


Figura 6: Diâmetro do caule (DC), comprimento da parte aérea (CPA) e taxa de crescimento relativo (TCR) avaliados em resposta aos três níveis de N, ao final dos experimentos 1 (a, c, d) e 2 (b, d, f). Valores apresentados são médias (n = quatro indivíduos por tratamento), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0.05$), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma espécie e maiúsculas comparam as espécies dentro do mesmo tratamento de N.

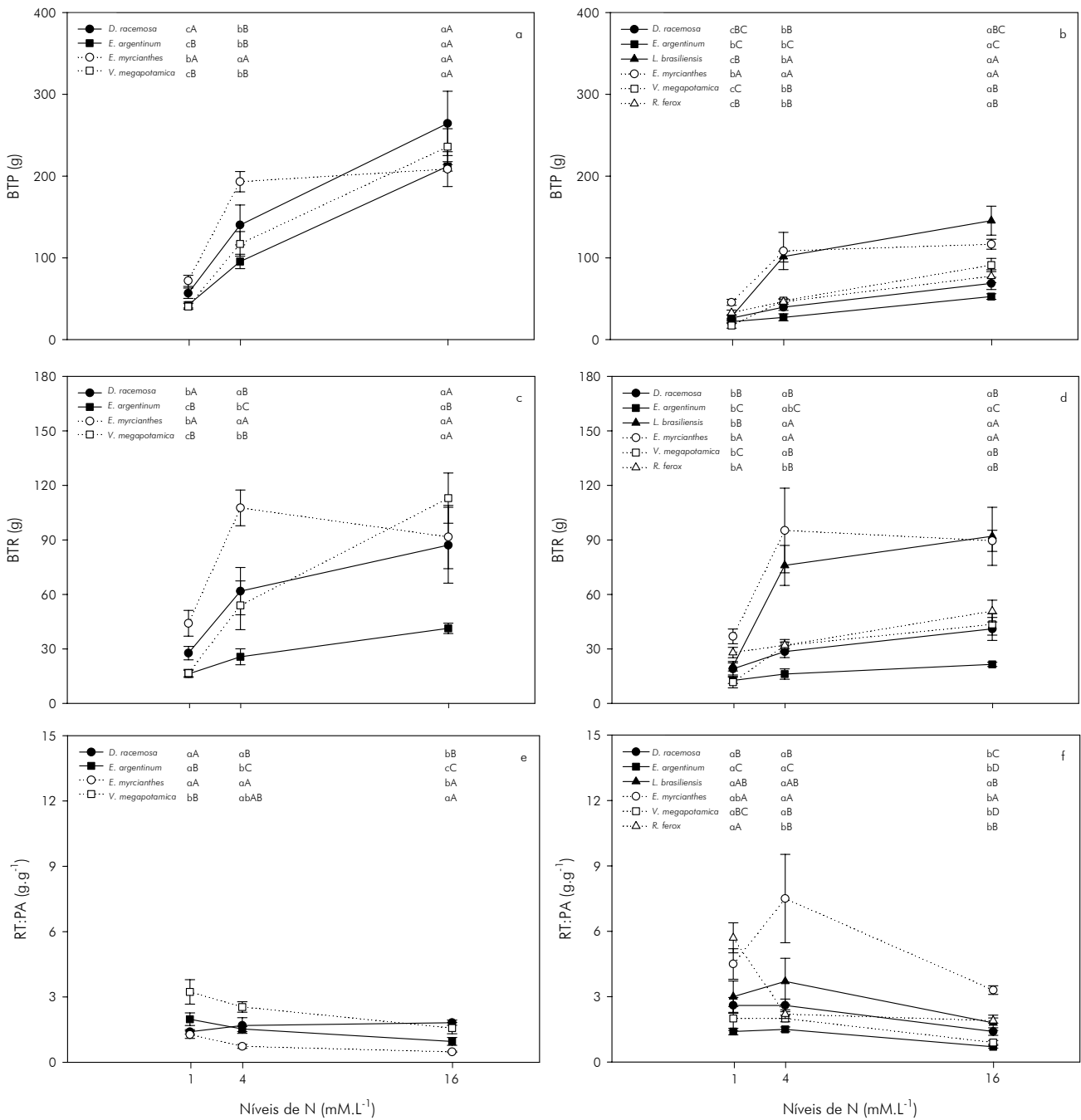


Figura 7: Biomassa total da planta (BP), biomassa total de raízes (BR) e razão de biomassa entre raiz e parte aérea (RT:PA) avaliados em resposta aos três níveis de N, ao final dos experimentos 1 (a, c, e) e 2 (b, d, f). Valores apresentados são médias (n = quatro indivíduos por tratamento), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0.05$), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma espécie e maiúsculas comparam as espécies dentro do mesmo tratamento de N.

a espécie que menos acumulou biomassa radicular, o que resultou em menores valores para a razão RT:PA (Figura 7e). No experimento 2, todas as espécies apresentaram redução neste parâmetro em resposta ao aumento na disponibilidade de N (Figura 7f), com exceção de *L. brasiliensis*, que apresentou resposta contrária.

De uma maneira geral, o aumento na disponibilidade de N reduziu significativamente a LF (Figuras 8a-b). No experimento 1, as folhas mais longevas foram verificadas em *D. racemosa* e *E. myrcianthes* e, no experimento 2, em *R. ferox*. Nos dois experimentos, *V. megapotamica* foi a espécie que apresentou a menor LF. No experimento 1, o acréscimo de N resultou em um pequeno, mas significativo aumento na área foliar de *D. racemosa* (Figura 8c). Em *E. argentinum* verificou-se um padrão contrário e, nas duas espécies caducifólias, este parâmetro não foi afetado. As duas espécies com maior LF apresentaram as menores folhas, independentemente do tratamento de N. No experimento 2, a área foliar de *D. racemosa*, *E. argentinum*, *E. myrcianthes* e *V. megapotamica* aumentou em resposta ao acréscimo no fornecimento de N; no entanto, em *L. brasiliensis* e *R. ferox* este parâmetro não foi afetado (Figura 8d). Em todos os níveis de N, *E. argentinum* apresentou a maior área foliar, enquanto *L. brasiliensis* e *E. myrcianthes* apresentaram as menores.

No experimento 1, o aumento na disponibilidade de N esteve associado a uma redução na MFA nas duas espécies de menor LF (*E. argentinum* e *V. megapotamica*) (Figura 8e). Em *E. myrcianthes*, observou-se um padrão contrário, enquanto em *D. racemosa* este parâmetro não foi afetado. Independentemente do nível de N, *D. racemosa* apresentou a maior MFA e *V. megapotamica* a menor. No experimento 2, em geral, este parâmetro não foi afetado, com exceção de *E. argentinum*, que sofreu redução na MFA em resposta ao acréscimo de N (Figura 8f). Em todos os níveis de N, *L. brasiliensis* apresentou folhas com os maiores valores de MFA e *V. megapotamica*, os

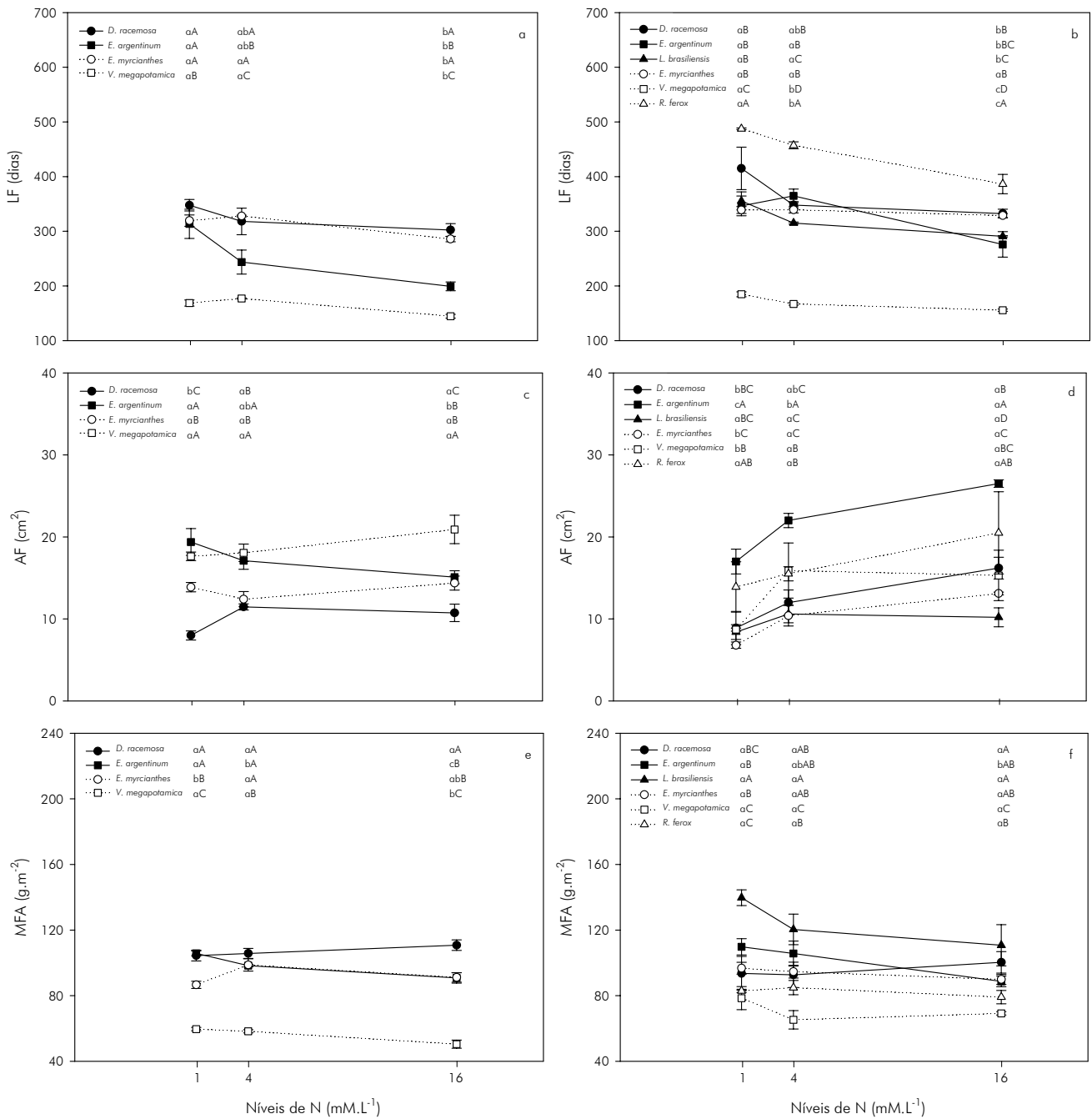


Figura 8: Longevidade foliar (LF), área foliar (AF) e massa foliar por área (MFA) avaliadas em resposta aos três níveis de N, nos experimentos 1 (a, c, d) e 2 (b, d, f). Valores apresentados são médias (n = quatro indivíduos por tratamento), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0,05$), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma espécie e maiúsculas comparam as espécies dentro do mesmo tratamento de N.

menores.

Em geral, a adição de N aumentou significativamente a N_m nas espécies estudadas (Figuras 9a-b). Os menores valores para este parâmetro foram verificados em *E. myrcianthes* no experimento 1 e em *L. brasiliensis* no experimento 2. No experimento 1, o acréscimo de N resultou em reduções significativas na relação C:N em todas as espécies, sendo que *E. myrcianthes* apresentou os maiores valores para este parâmetro em todos os níveis de N (Figura 9c). No experimento 2, o mesmo padrão foi observado em todas as espécies, com exceção de *V. megapotamica* (Figura 9d). *Daphnopsis racemosa* e *R. ferox* apresentaram os menores valores para a relação C:N em todos os níveis de N. Com exceção de *E. myrcianthes* no experimento 2, todas as espécies apresentaram aumentos significativos na concentração de clorofilas totais em resposta à adição de N (Figuras 9e-f). Em ambos os experimentos, *R. ferox* foi a espécie que apresentou os maiores valores para este parâmetro.

De uma maneira geral, o aumento no fornecimento de N aumentou significativamente a PRN (Figura 10a-b). No experimento 1, *D. racemosa* perdeu folhas com as concentrações mais elevadas deste nutriente, sendo considerada a espécie menos proficiente em reabsorver o N. *Eugenia myrcianthes*, por sua vez, apresentou os menores valores para este parâmetro, sendo capaz de reduzir a concentração de N em suas folhas senescentes a níveis mais baixos do que as outras espécies. No experimento 2, *D. racemosa* continuou sendo a espécie menos proficiente em reabsorver o N, enquanto *L. brasiliensis* foi a mais. Com o aumento na disponibilidade de N todas as espécies estudadas mostraram-se mais eficientes em reabsorver o N antes da queda das folhas (Figuras 10c-d). No experimento 1, indivíduos de *E. argentinum* apresentaram os maiores valores de ERN, e *D. racemosa*, os menores. Já no experimento 2, *L. brasiliensis* foi a espécie mais eficiente na reabsorção do N, enquanto *V. megapotamica* foi a menos. O

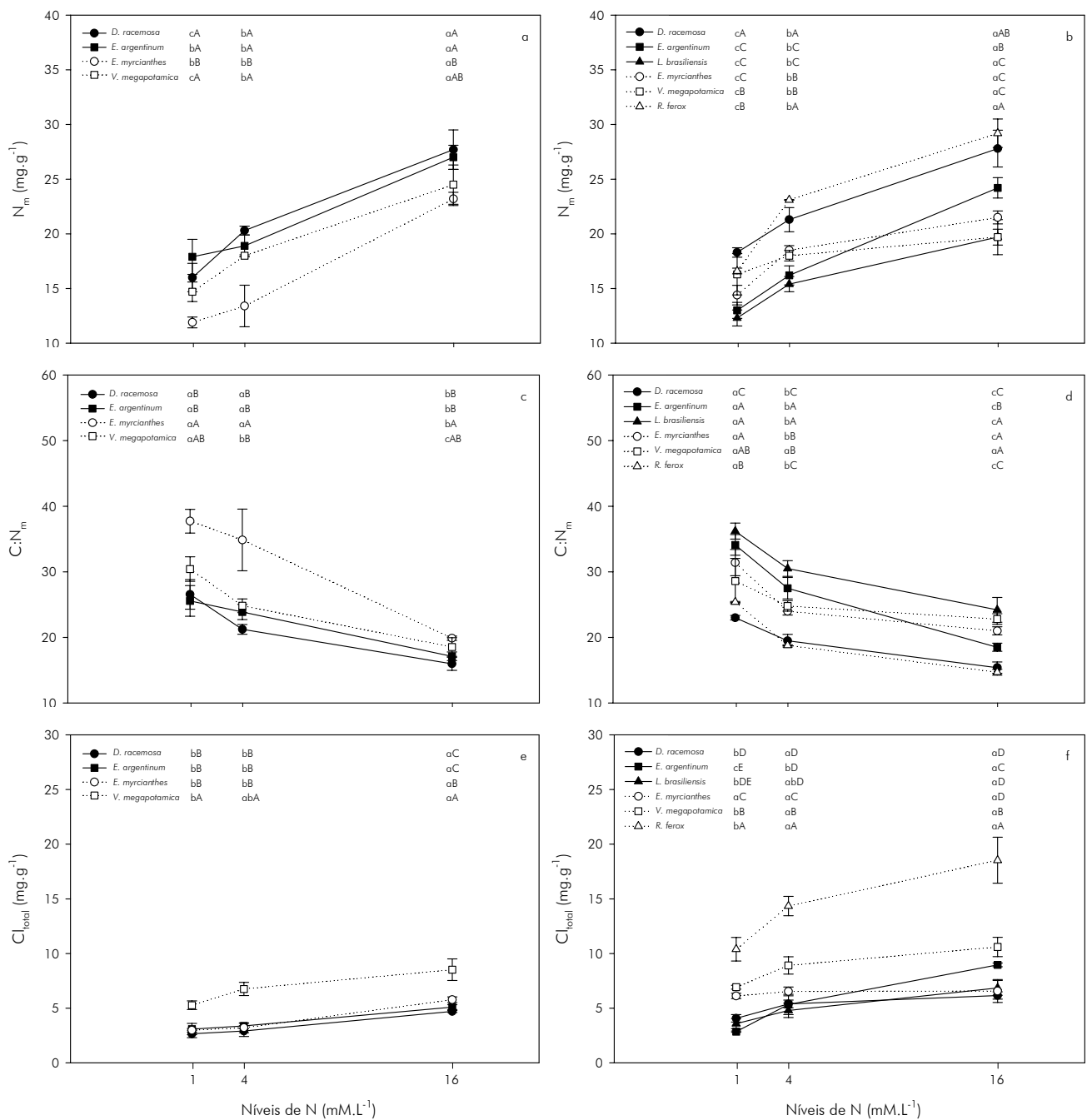


Figura 9: Concentração de N (N_m), relação C:N ($C:N_m$) e concentração de clorofilas totais (Cl_{total}) avaliadas em folhas maduras em resposta aos três níveis de N, nos experimentos 1 (a, c, e) e 2 (b, d, f). Valores apresentados são médias ($n =$ três indivíduos por tratamento), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0,10$), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma espécie e maiúsculas comparam as espécies dentro do mesmo tratamento de N.

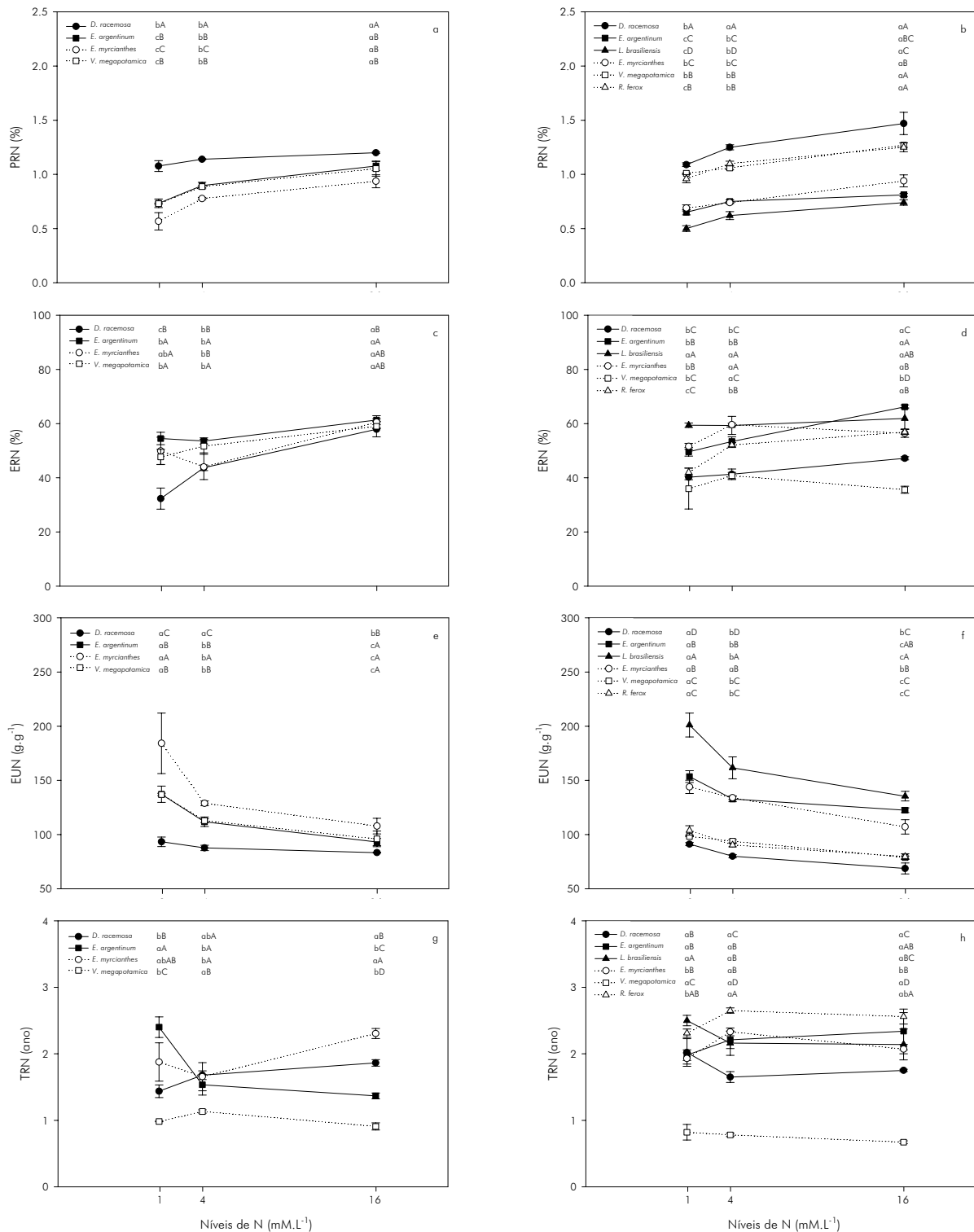


Figura 10: Proficiência na reabsorção de N (PRN), eficiência na reabsorção de N (ERN), eficiência no uso de N (EUN) e tempo de retenção do N (TRN) avaliadas em resposta aos três níveis de N, nos experimentos 1 (a, c, e, g) e 2 (c, d, f, h). Valores apresentados são médias (n = três indivíduos por tratamento), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0.10$), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma espécie e maiúsculas comparam as espécies dentro do mesmo tratamento de N.

aumento no fornecimento de N provocou reduções significativas na EUN (Figuras 10e-f). No experimento 1, *E. myrcianthes* foi mais eficiente em utilizar o N do que as outras espécies. Já no experimento 2, *L. brasiliensis* foi a espécie mais eficiente na utilização do N. Nos dois experimentos, indivíduos de *D. racemosa* apresentaram os menores valores para este parâmetro nos três níveis de N.

Para fins de posterior comparação com o experimento de campo (Capítulo 2), a comparação dos dois hábitos foliares (perenifólias vs caducifólias) neste estudo foi realizada somente para o experimento 2, uma vez que o número de espécies investigadas foi igual nos dois casos (campo e experimento 2). Neste experimento, as espécies perenifólias e caducifólias não se diferenciaram quanto ao diâmetro do caule, biomassa da planta, biomassa de raízes, LF, área foliar, N_m , relação C:N, proficiência PRN e TRN em nenhum dos três níveis de N testados (Figuras 11a, 11d-e, 12a-b, 12d-e, 13a e 13d, respectivamente). As caducifólias apresentaram maiores valores de comprimento da parte aérea e TCR do que as perenifólias somente no baixo nível de N (Figuras 11b-c). De uma maneira geral, as espécies caducifólias apresentaram maior razão RT:PA do que as perenifólias; entretanto, as diferenças entre as duas fenologias foram significativas somente nos dois extremos de disponibilidade de N (Figura 11f). Em todos os tratamentos de N, as espécies perenifólias apresentaram maior MFA do que as caducifólias (Figura 12c) e estas, por sua vez, apresentaram maior concentração de clorofilas totais do que as primeiras (Figura 12f). Em geral, as espécies perenifólias foram mais eficientes do que as caducifólias em reabsorver (Figura 13b) e utilizar o N (Figura 13c); no entanto as diferenças não foram significativas em todos os níveis de N testados.

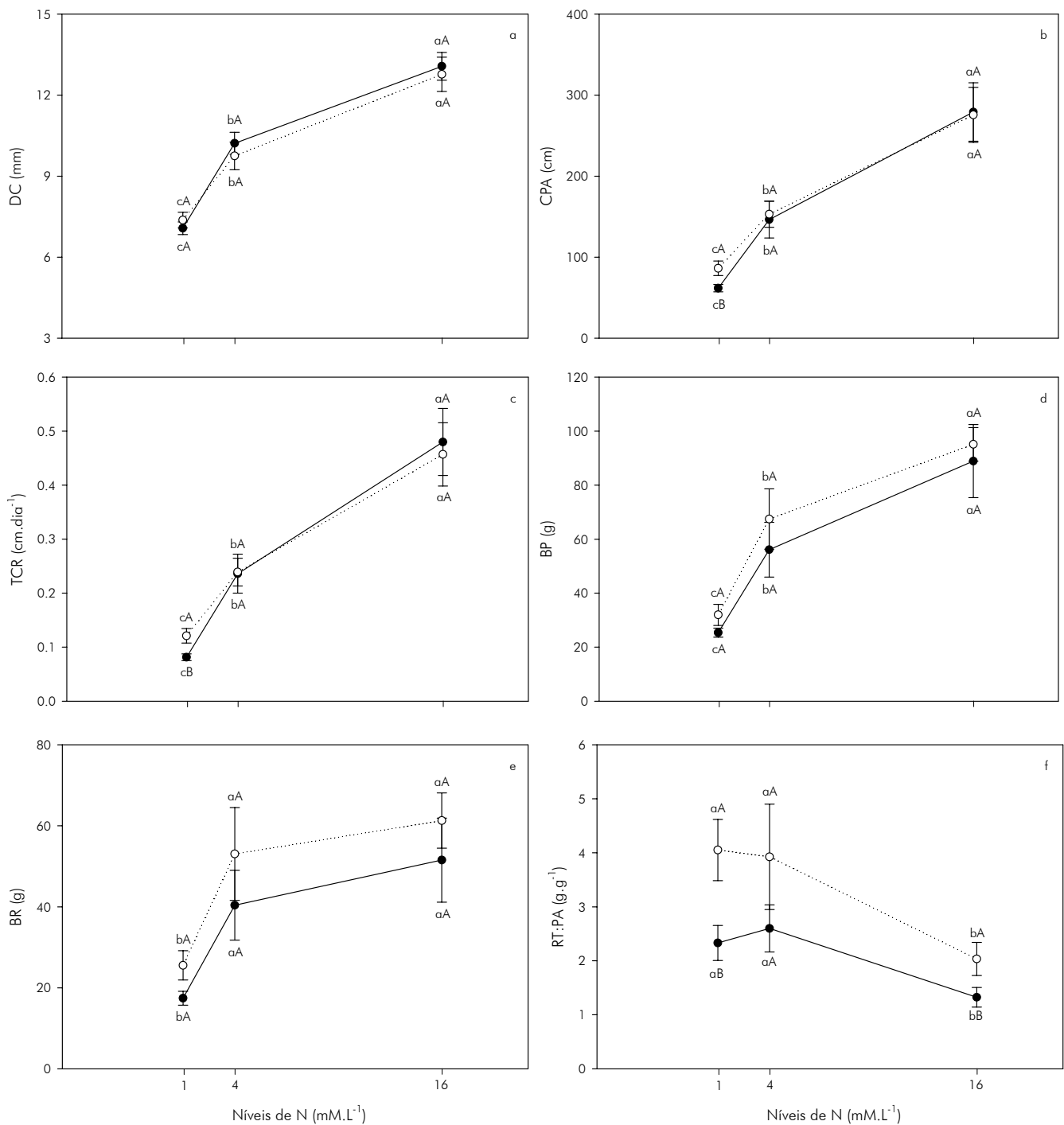


Figura 11: Diâmetro do caule (a), comprimento da parte aérea (b), taxa de crescimento relativo (c), biomassa total da planta (d), biomassa total de raízes (e) e razão de biomassa entre raiz e parte aérea (f) avaliados nas espécies perenifólias e caducifólias ao final do experimento 2, em resposta aos três níveis de N. Valores apresentados são médias (n = doze indivíduos por tratamento), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0,05$), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma fenologia e maiúsculas comparam as fenologias dentro do mesmo tratamento de N. Símbolos: ● perenifólias, ○ caducifólias.

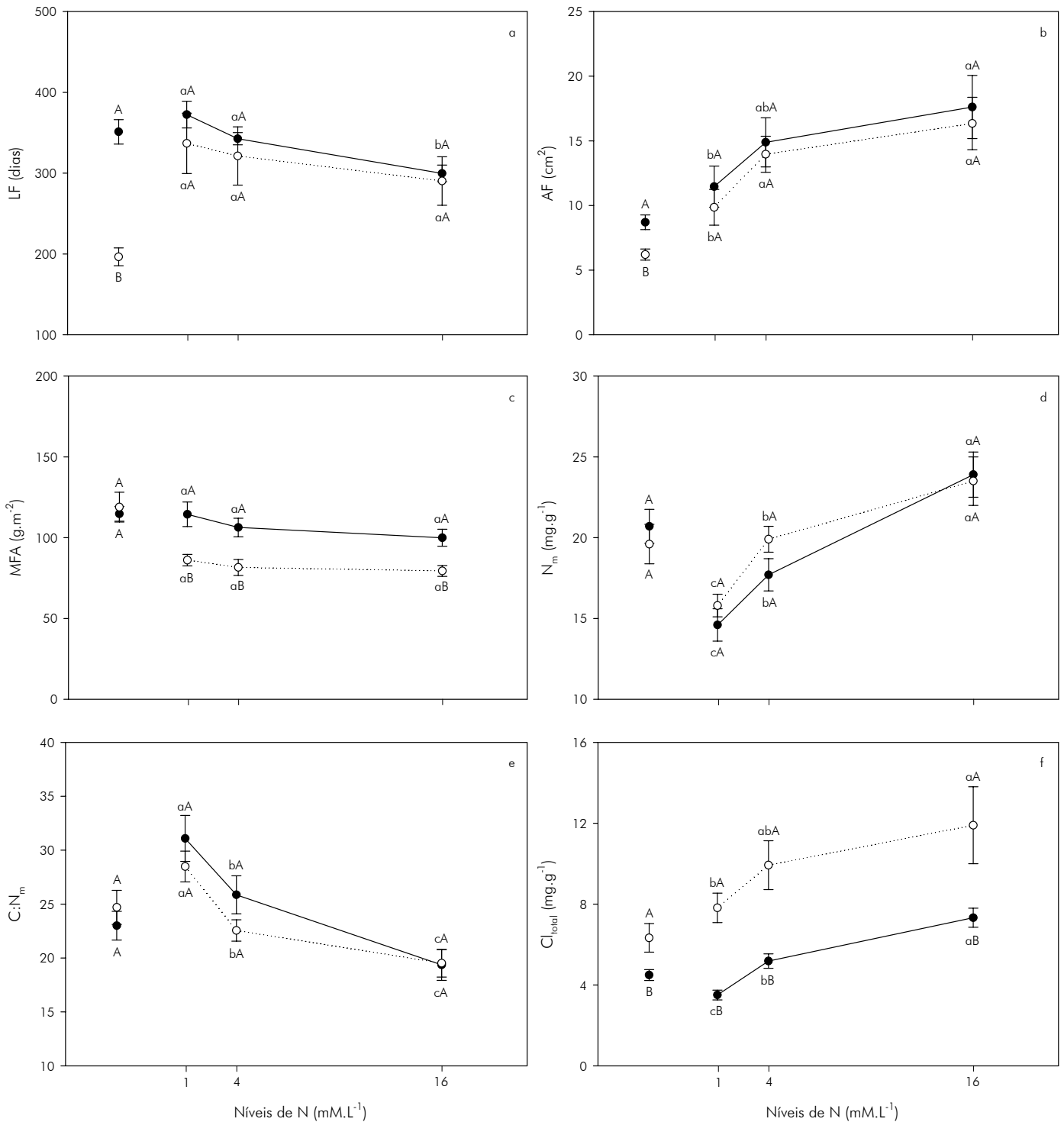


Figura 12: Longevidade foliar (a), área foliar (b), massa foliar por área (c), concentração foliar de N (d), relação C:N_m (e) e concentração de clorofilas totais (f) avaliadas nas espécies perenifólias e caducifólias do experimento 2, em resposta aos três níveis de N. Valores apresentados são médias (n = doze indivíduos por tratamento para LF e nove para os demais parâmetros), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas (P ≤ 0,05), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma fenologia e maiúsculas comparam as fenologias dentro do mesmo tratamento de N. Os pontos à esquerda do gráfico correspondem aos valores médios dos parâmetros obtidos no campo (Tabelas 2 e 3 do capítulo 2). Letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre as fenologias foliares. Símbolos: ● perenifólias, ○ caducifólias.

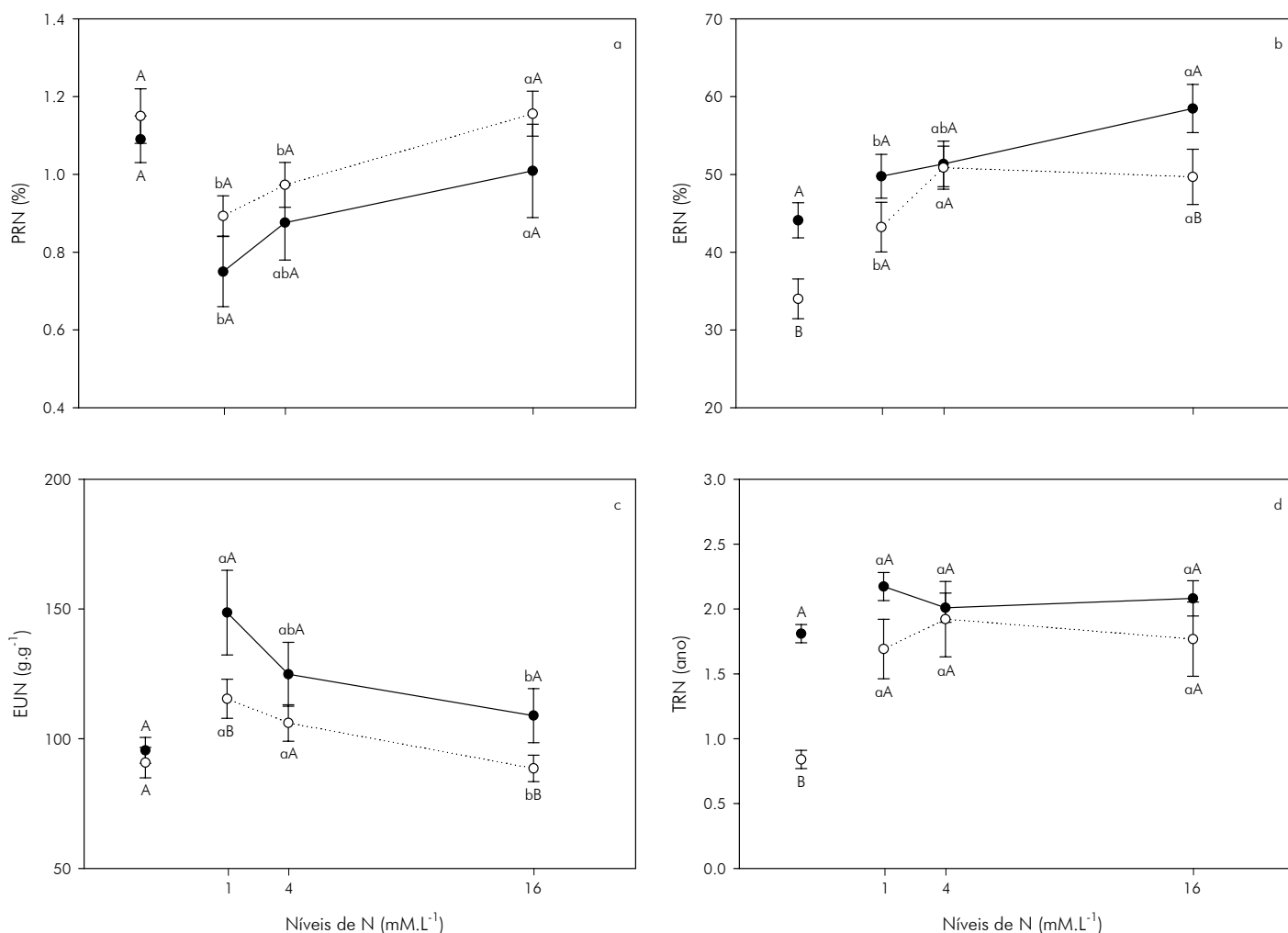


Figura 13: Proficiência na reabsorção de N (a), eficiência na reabsorção de N (b), eficiência no uso de N (c) e tempo de retenção do N (d) avaliadas nas espécies perenifólias e caducifólias do experimento 2, em resposta aos três níveis de N. Valores apresentados são médias ($n =$ nove indivíduos por tratamento), acompanhadas pelo erro padrão da análise de variância. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P \leq 0,05$), onde minúsculas comparam os níveis de N dentro da mesma fenologia e maiúsculas comparam as fenologias dentro do mesmo tratamento de N. Os pontos à esquerda do gráfico correspondem aos valores médios dos parâmetros obtidos no campo (Tabela 4 do capítulo 2). Letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre as fenologias foliares. Símbolos: ● perenifólias, ○ caducifólias.

DISCUSSÃO

Todas as espécies investigadas no presente estudo tiveram seu crescimento positivamente afetado pelo aumento no fornecimento de N; no entanto, os mecanismos utilizados por estas espécies para conservar este nutriente em seus tecidos tornaram-se menos eficientes nestas condições. Tais resultados concordam com os obtidos em estudos anteriores (Chapin, 1980; Denslow *et al.*, 1987; Schlesinger *et al.*, 1989; Aerts, 1990; Aerts & van der Peijl, 1993; Escudero *et al.*, 1992; Cabrera, 2003). No entanto, apesar das necessidades nutricionais de espécies arbóreas cultivadas terem sido exaustivamente estudadas, poucos trabalhos foram realizados com espécies arbóreas nativas brasileiras (Resende *et al.*, 1999; Illenseer & Paulilo, 2002), o que dificulta a comparação dos resultados aqui encontrados com outros estudos.

Como esperado, para a maioria das espécies, os indivíduos submetidos ao nível mais elevado de N cresceram mais rapidamente e acumularam maiores quantidades de biomassa do que os submetidos à condição de severa deficiência de N. Resultados similares foram verificados quando consideramos o diâmetro do caule e o comprimento da parte aérea como medidas de crescimento. Em geral, a adição de N teve efeito positivo sobre o acúmulo de biomassa radicular, entretanto, as diferenças entre os níveis mais elevados deste nutriente não foram significativas para a maioria das espécies. Normalmente, a deficiência de N resulta em aumento na alocação de massa seca para a raiz em detrimento da parte aérea, em condições não limitantes de luz (Chapin, 1980). Nestas condições, as raízes se tornam o principal dreno dos fotossintatos produzidos pelas folhas, o que favorece o seu crescimento em relação à parte aérea, conseqüentemente resultando em aumento na razão RT:PA, para maximizar a absorção do N em baixa concentração no solo (Chapin, 1980; Pereira *et al.*, 1996). De fato, no

presente estudo, a redução no fornecimento de N provocou aumentos significativos na razão RT:PA da maioria das espécies, o que corrobora resultados relatadas por outros autores (Marschner, 1997; Cabrera, 2003).

Espécies adaptadas a ambientes pouco férteis, como as investigadas neste estudo, normalmente exibem pequenos aumentos na capacidade de absorção em resposta ao acréscimo no fornecimento de N (Chapin, 1980). Dentre todas as espécies estudadas, *E. myrcianthes* foi a única que não apresentou aumento significativo no crescimento em resposta ao nível mais elevado de N; inclusive, em alguns casos, o alto fornecimento deste nutriente provocou efeito contrário, sugerindo sua disponibilidade excessiva a esta espécie. No entanto, as concentrações foliares de N foram aumentadas nestas condições, o que pode ser um indicativo de que *E. myrcianthes* é capaz de absorver grandes quantidades de N e estocá-lo para uso posterior (consumo de luxo). Gilson Schlindwein (comunicação pessoal) verificou que esta espécie apresenta xilopódio, o qual pode funcionar como um órgão de estocagem de água e nutrientes, quando em condições de excesso. A existência deste xilopódio também foi verificada neste estudo, mas suas alterações em função da disponibilidade de N não foram monitoradas.

Quando os nutrientes minerais estão disponíveis em grandes quantidades, ocorre a seleção de características vegetais relacionadas ao crescimento rápido; no entanto, quando algum nutriente torna-se limitante para o crescimento, as plantas desenvolvem mecanismos para conservá-lo dentro de seus tecidos (Birk & Vitousek, 1986; Escudero *et al.*, 1992). Estudos prévios sugerem que, com o aumento na disponibilidade de N, as estratégias utilizadas pelas plantas para conservar este nutriente tornam-se menos eficientes (Aerts & De Caluwe, 1989; Schlesinger *et al.*, 1989; Escudero *et al.*, 1992). Dentro de uma mesma espécie, a LF mostra algum grau de plasticidade, dependendo das condições ambientais em que a planta se desenvolve (Chapin, 1980; Shaver, 1981;

Lathja & Whitford, 1989). Uma vez que as folhas são os órgãos responsáveis pela fotossíntese, a LF pode ser ajustada para maximizar o ganho de C sob uma dada disponibilidade de N (Chabot & Hicks, 1982; Kikuzawa, 1991; Kikuzawa & Ackerly, 1999). Geralmente, sob condições nutricionais limitantes, a LF é aumentada para maximizar o ganho de C, já que nestas condições as plantas apresentam baixas taxas fotossintéticas, necessitando longos períodos para compensar o alto investimento inicial de C (Kikuzawa, 1984; Kikuzawa, 1989; Escudero *et al.*, 1992). Conforme esperado, o acréscimo no fornecimento de N reduziu significativamente a LF das espécies investigadas nos dois experimentos, o que concorda com os resultados obtidos por outros autores (Monk, 1966; Shaver, 1981; Shaver & Melillo, 1984; Cordell *et al.*, 2001; Reich *et al.*, 2004). Em condições de baixa disponibilidade de N, aumentar a LF é considerada uma estratégia para conservar este nutriente na biomassa vegetal (Cornelissen *et al.*, 2003). Agrupando as espécies do experimento 2 conforme a fenologia foliar, verificamos que as perenifólias apresentaram folhas levemente mais longevas do que as caducifólias; no entanto, as diferenças não foram significativas como as verificadas no estudo a campo e em trabalhos prévios (Reich *et al.*, 2004; Wright *et al.*, 2005). Esta não diferença deveu-se aos valores inesperadamente elevados de LF em *R. ferox*, que no experimento de campo teve valores muito reduzidos deste parâmetro foliar. A grande diferença observada no comportamento desta espécie em condições de campo e de vaso indica grande plasticidade da LF e aponta para a necessidade de investigações futuras sobre as conseqüências ecofisiológicas deste comportamento na espécie. Um ponto a considerar é o fato de que a intensa predação foliar observada a campo não ocorreu nas plantas cultivadas em vaso, sugerindo que a herbivoria pode ser um importante fator determinante desta resposta plástica. No entanto, outros fatores também distinguiram os indivíduos de campo dos indivíduos em vaso, para todas as espécies: a menor idade das

plantas, as menores taxas de irradiância e a restrição física imposta pelos recipientes.

Folhas longevas devem ser estruturalmente rígidas (altos valores de MFA) para resistirem à herbivoria (Coley, 1985). No estudo, a MFA mostrou ser um parâmetro pouco responsivo ao aumento na disponibilidade de N, em todas as espécies estudadas nos experimentos, o que concorda com os resultados encontrados por Vitousek (1998). No entanto, conforme esperado, os valores médios obtidos dentro de cada fenologia foliar indicaram que as espécies perenifólias apresentaram MFA mais elevada do que as caducifólias, em todos os tratamentos de N (Figura 12c). Os valores médios obtidos para este parâmetro ficaram dentro do limite esperado tanto em espécies perenifólias ($> 100 \text{ g.m}^{-2}$) quanto em caducifólias ($< 100 \text{ g.m}^{-2}$) (Kikuzawa & Ackerly, 1999; Castro-Díez *et al.*, 2000; Yasumura *et al.*, 2002; Prior *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2005), contrariando os resultados obtidos a campo, onde as caducifólias apresentaram valores de MFA tão elevados quanto as perenifólias. O fato das plantas a campos serem mais velhas e estarem expostas a maiores irradiâncias e herbivoria pode igualmente explicar estas diferenças.

Geralmente a concentração foliar de N aumenta em resposta à fertilização (Lajtha & Whitford, 1989; Chapin & Moilanen, 1991; Pugnaire & Chapin, 1993; Van Heerwaarden *et al.*, 2003; Singh *et al.*, 2005). Concordando com estes estudos prévios, as espécies investigadas nos dois experimentos sofreram aumentos significativos neste parâmetro com o aumento na disponibilidade de N. A maior concentração de N nas folhas maduras, provavelmente, resultou em maior taxa fotossintética e, conseqüentemente, em maior crescimento das plantas. Folhas com altas taxas fotossintéticas investem grande parte do seu N em enzimas de carboxilação (e.g. rubisco), enquanto folhas com baixa taxa fotossintética investem seu N em compostos necessários para prolongar a LF (e.g. lignina) (Field & Mooney, 1986). No presente estudo, a concentração de clorofilas totais foi

aumentada em resposta ao acréscimo de N, provavelmente, em decorrência das elevadas concentrações foliares de N. Os valores médios obtidos dentro de cada fenologia mostram que as espécies caducifólias investiram grande parte do seu N foliar em pigmentos fotossintéticos, independentemente da disponibilidade deste nutriente no solo. Onoda *et al.* (2004) e Takashima *et al.* (2004) verificaram que a maior alocação de N para a produção de proteínas e pigmentos fotossintéticos é o fator responsável pela variação na taxa fotossintética entre espécies com diferentes fenologias foliares. Como as respostas de crescimento dos dois grupos ao acréscimo de N pouco diferiram entre si, é possível que o maior investimento em produtividade foliar das caducifólias não tenha compensado a menor longevidade destas.

A reabsorção do N geralmente é quantificada através da proporção de N removida das folhas durante a senescência (ERN) (Aerts, 1996; Killingbeck, 1996). As espécies estudadas em ambos os experimentos mostraram ser altamente eficientes em reabsorver o N antes da abscisão das folhas. Em média, as espécies do experimento 1 reabsorveram entre 49 e 59% do N investido nas folhas, enquanto as espécies do experimento 2 reabsorveram entre 46 e 54%, nos dois extremos de disponibilidade de N. Estes valores estão dentro dos limites verificados em estudos prévios, onde a proporção de N reabsorvido variou entre 40 e 70% (e.g. Chapin & Kedrowski, 1983; Escudero *et al.*, 1992; Aerts, 1996; Killingbeck, 1996; Killingbeck & Whitford, 2001; Yuan *et al.*, 2005). O esperado é que plantas adaptadas à baixa fertilidade do solo reduzam as perdas de N através de uma elevada ERN (Del Arco *et al.* 1991; Pugnaire & Chapin, 1993; Aerts, 1996). No entanto, os resultados aqui obtidos não sustentam esta alegação. De uma maneira geral, o aumento na disponibilidade de N resultou em maiores valores de ERN nos dois experimentos. Este resultado concorda com os obtidos em alguns trabalhos prévios (Chapin & Kedrowski, 1983; Nambiar & Fife, 1987; Enoki & Kawaguchi, 1999),

mas contraria outros (Boerner, 1984; Pugnaire & Chapin, 1993; Van Heerwaarden *et al.*, 2003; Singh *et al.*, 2005). Existem, ainda, estudos onde a reabsorção de N não foi afetada pela disponibilidade de N (Birk & Vitousek, 1986; Lajtha & Whitford, 1989; Chapin & Moilanen, 1991). A falta de resultados consistentes em relação às respostas da ERN à disponibilidade de N demonstra que, embora este parâmetro seja considerado um importante mecanismo de conservação do N, ele não explica a distribuição das espécies em ambientes com distintas disponibilidades nutricionais. Semelhantemente ao que foi obtido no estudo a campo, as espécies perenifólias do estudo em casa de vegetação apresentaram maiores valores de ERN do que as caducifólias.

A reabsorção do N também é quantificada através da PRN, a qual descreve o nível em que o N é reduzido nas folhas senescentes (Killingbeck, 1996). Estudos experimentais prévios relataram que o acréscimo no fornecimento de N resultou em aumentos na concentração deste nutriente em folhas senescentes, o que conseqüentemente conduziu a elevados valores de PRN (Shaver & Mellilo, 1984; Vitousek, 1998). Neste estudo, de uma maneira geral, o acréscimo no fornecimento de N aumentou os valores de PRN das espécies. Isto significa que os indivíduos submetidos à maior disponibilidade de N foram menos proficientes em reabsorver o N do que os indivíduos submetidos à deficiência de N, perdendo folhas com concentrações elevadas deste nutriente. Compilando dados da literatura, Killingbeck (1996) sugeriu que plantas com concentrações foliares finais de N superiores a 1% apresentam reabsorção incompleta deste nutriente, sendo consideradas pouco proficientes em reabsorvê-lo. Segundo o autor, a reabsorção é considerada como sendo bioquimicamente completa, quando a concentração foliar de N é reduzida a níveis mais baixos do que 0.7%. O N pode ser adquirido diretamente do solo, através da absorção radicular, ou reciclado internamente, através da reabsorção deste nutriente, sendo que ambos os processos envolvem gasto de energia (Singh *et al.*, 2005). Segundo

estes autores, os custos para a absorção de N diminuem com o aumento na disponibilidade deste elemento, de forma que, em solos mais férteis, a reciclagem interna do N torna-se menos importante. De fato, usando os valores de referência propostos por Killingbeck (1996), verificamos que, quando submetidas à baixa disponibilidade de N, a maioria das espécies apresentou reabsorção completa do N, provavelmente, para reduzir as perdas deste nutriente (Van Heerwaarden *et al.*, 2003). Com o acréscimo no fornecimento de N, a grande maioria das espécies passou a apresentar reabsorção incompleta de N, devido aos custos energéticos envolvidos no processo de reabsorção (Chapin & Kedrowski, 1983).

A relação entre a PRN e a disponibilidade deste nutriente também foi verificada ao longo de gradientes de fertilidade natural (Pugnaire & Chapin, 1993; Eckstein *et al.*, 1999). A PRN parece ser mais responsiva à disponibilidade de N no solo do que a ERN (Pensa & Sellin, 2003). Aerts (1996) verificou que espécies crescendo sob severa deficiência nutricional reduzem as perdas de N, diminuindo a concentração deste nutriente em seus tecidos e mantendo suas folhas por mais tempo, e não sendo altamente eficientes em reabsorvê-lo. Os resultados aqui obtidos concordam com estes autores: sob condições de severa deficiência de N, as espécies investigadas foram pouco eficientes, mas altamente proficientes em reabsorver o N, sugerindo que a PRN teve maior papel para reduzir as perdas de N nestas condições.

A EUN é um índice comumente utilizado em estudos sobre a adaptação das plantas a diferentes níveis de disponibilidade deste nutriente (e.g. Vitousek, 1982; Lajtha & Whitford, 1989; Escudero *et al.*, 1992; Aerts & De Caluwe, 1994; Bridgham *et al.*, 1995; Aerts *et al.*, 1999; Covelo & Gallardo, 2002). De uma maneira geral, a EUN é reduzida em resposta ao aumento na fertilidade do solo (Vitousek, 1982; Boerner, 1984; Shaver & Melillo, 1984; Birk & Vitousek, 1986; Illenseer & Paulilo, 2002; Singh *et al.*, 2005), mas

nem sempre (Aerts, 1990; Aerts & De Caluwe, 1994). De fato, como verificado neste estudo, a EUN da maioria das espécies investigadas foi reduzida em resposta ao aumento na disponibilidade de N. Os valores médios obtidos para a EUN nas duas fenologias foliares estão dentro do limite verificado em estudos anteriores (Son & Gower, 1991; Aerts, 1996; Aerts *et al.*, 1999, Hiremath *et al.*, 2002). Os resultados aqui obtidos mostram que as espécies perenifólias foram mais eficientes em utilizar o N para produzir biomassa do que as espécies caducifólias, o que concorda com resultados prévios (Aerts, 1996). No entanto, no estudo a campo, tais diferenças não foram observadas.

O TRN avalia o período de tempo em que este nutriente permanece na planta antes de ser perdido em decorrência da queda das folhas, herbivoria ou morte radicular (Aerts, 1990, Lambers *et al.*, 1998). Segundo Aerts (1995), aumentar o TRN parece ser o mecanismo mais importante para a conservação do N em ambientes com baixa disponibilidade deste nutriente. Existem duas maneiras de se aumentar o TRN: prolongando a LF ou reabsorvendo eficientemente o N das folhas senescentes (Escudero *et al.*, 1992; Eckstein *et al.*, 1999). Neste estudo, em geral, o TRN foi pouco responsivo ao aumento na disponibilidade de N, em todas as espécies. Além disto, os valores médios obtidos para este parâmetro, dentro de cada fenologia, contrariam os resultados obtidos a campo. Em condições de vaso, as espécies perenifólias e caducifólias apresentaram o mesmo TRN, provavelmente em decorrência de seus similares valores de LF e ERN.

CONCLUSÕES

Em baixos níveis de disponibilidade de N, este nutriente ficou retido por mais tempo

na planta, como indicam as baixas porcentagens de perda (PRN) e os valores mais elevados de TRN. Com o acréscimo no fornecimento de N, a produtividade mostrou um grande aumento, mas a retenção deste nutriente na biomassa da planta foi reduzida (altos valores de PRN e baixos de TRN). Além de seus efeitos sobre o TRN, os menores valores de LF verificadas no alto nível de disponibilidade de N podem ter exercido impacto sobre o ganho de C das folhas, devido aos valores reduzidos de MFA e às maiores concentrações foliares de N verificados nestas condições. Como consequência, o tempo requerido pelas plantas para pagar os custos iniciais de construção de suas folhas foi reduzido, resultando em baixa LF.

Todas as espécies investigadas, apesar de ocorrerem em ambientes muito pobres em nutrientes, responderam positivamente ao aumento no fornecimento de N, o que é um forte indicativo de que estas espécies são nutricionalmente limitadas em condições naturais. Estudos futuros avaliando uma maior gama de disponibilidades de N, bem como de outros nutrientes, ajudarão a elucidar as reais exigências nutricionais destas espécies. A esperada interação entre níveis de disponibilidade de água e de N também precisa ser investigada e parâmetros fotossintéticos necessitam ser incluídos dentre as respostas avaliadas. Tais estudos fornecerão informações mais concretas para o entendimento dos padrões de distribuição das espécies estudadas nas formações vegetais da planície costeira do Rio Grande do Sul, bem como, do predomínio de espécies perenifólias nestes ambientes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aerts, R. & Berendse, F. (1989) Above-ground nutrient turnover and net primary production of an evergreen and a deciduous species in a heathland ecosystem. *Journal of Ecology*, 77:

343-356.

- Aerts, R. (1990) Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 84: 391-397.
- Aerts, R. & van der Peijl, M.J. (1993) A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos*, 66: 144-147.
- Aerts, R. & De Caluwe, H. (1994) Nitrogen use efficiency of *Carex* species in relation to nitrogen supply. *Ecology*, 75: 2362-2372.
- Aerts, R. (1995) The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 402-407.
- Aerts, R. (1996) Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84: 597-608.
- Aerts, R. (1997) Nitrogen partitioning between resorption and decomposition pathways: a trade-off between nitrogen use efficiency and litter decomposability? *Oikos*, 80: 603-606.
- Aerts, R., Verhoeven, J.T.A. & Whigham, D.F. (1999) Plant-mediated controls on nutrient cycling in temperate fens and bogs. *Ecology*, 80: 2170-2181.
- Berendse, F. & Aerts, R. (1987) Nitrogen-use efficiency: a biologically meaningful definition? *Functional Ecology*, 1: 293-296.
- Bettmann, G.T.; Harish Ratnayaka, H.; Molin, W.T. & Sterling, T.M (2006) Physiological and antioxidant responses of cotton and spurred anoda (*Anoda cristata*) under nitrogen deficiency. *Weed Science*, 54:641–650
- Birk, E.M. & Vitousek, P.M. (1986) Nitrogen availability and nitrogen use efficiency in loblolly pine stands. *Ecology*, 67: 69-79.
- Boerner, R.E.J. (1984) Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. *Journal of Applied Ecology*, 21: 1029-1040.
- Bridgham, S.D., Pastor, J., Mcclaugherty, C.A. & Richardson, C.J. (1995) Nutrient-use efficiency: a litterfall index, a model, and a test along a nutrient-availability gradient in North Carolina peatlands. *The American Naturalist*, 145: 1-21.
- Cabrera, R.I. (2003) Nitrogen balance for two container-grown woody ornamental plants. *Scientia Horticulturae*, 97: 297-308.
- Castro-Díez, P., Puyravaud, J. P. & Cornelissen, J. H. C. (2000) Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, 124: 476-486.
- Chabot, B.F. & Hicks, D. J. (1982) The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 229-259.
- Chapin III, F.S. (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 233-260.

- Chapin III, F. S. & Kedrowski, R. A. (1983) Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology*, 64: 376-391.
- Chapin III, F.S. & Moilanen, L. (1991) Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves. *Ecology*, 72: 709-715.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. & Chapin III, F.S. (1985) Resource availability and plant antiherbivore defence. *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.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. and Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335-380.
- Covelo, F. & Gallardo, A. (2002) Effect of pine harvesting on leaf nutrient dynamics in young oak trees at NW Spain. *Forest, Ecology and Management*, 167: 161-172.
- Del Arco, J.M., Escudero, A. & Garrido, M.V. (1991) Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology*, 72: 701-708.
- Denslow, J.S., Vitousek, P.M. & Schultz, J.C. (1987) Bioassays of nutrient limitation in a tropical rain forest soil. *Oecologia*, 74: 370-376.
- Dillenburg, L.R., Waechter, J.L. & Porto, M.L. (1992) Species composition and structure of a sandy coastal plain forest in northern Rio Grande do Sul, Brazil. *Coastal plant communities in Latin America* (ed. U. SEELIGER), pp. 349-366. Academic Press, San Diego.
- Eckstein, R.L., Karlsson, P.S. & Weih, M. (1999) Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-artic regions. *New Phytologist*, 143: 177-189.
- Enoki, T. & Kawaguchi, H. (1999) Nitrogen resorption from needles of *Pinus thunbergii* Parl. growing along a topographic gradient of soil nutrient availability. *Ecological Research*, 14: 1-8.
- Escudero A., del Arco J.M, Sanz I.C. & Ayala J. (1992) Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia*, 90: 80–87.
- Field, C. & Mooney, H.A. (1986) The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: *On the Economy of Plant Form and Function* (ed. Givnish, T.J.). pp. 25 55. Cambridge University Press.
- Fownes, J.H. & Harrington, R.A. (2004) Seedling response to gaps: separating effects of light

- and nitrogen. *Forest Ecology and Management*, 203: 297-310.
- Hiremath, A.J., Ewel, J.J. & Cole, T. (2002) Nutrient use efficiency in three fast-growing tropical trees. *Forest Science*, 48: 662-672.
- Illenseer, R. Paulilo, M.T.S. (2002) Crescimento e eficiência na utilização de nutrientes em plantas jovens de *Euterpe edulis* Mart. Sob dois níveis de irradiância, nitrogênio e fósforo. *Acta Botânica Brasileira*, 16: 385-394.
- Kikuzawa, K. (1984) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forest. 2. Small trees and shrubs. *Canadian Journal of Botany*, 62: 2551-2556.
- Kikuzawa, K. (1989) Ecology and evolution of phenological pattern, leaf longevity and leaf habit. *Evolutionary Trends in Plants*, 3: 105-110.
- Kikuzawa, K. (1991) A cost-benefit analysis of leaf habits and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *The American Naturalist*, 138: 1250-1263.
- Kikuzawa, K. & Ackerly, D. (1999) Significance of leaf longevity in plants. *Plant Species Biology*, 14: 39-45.
- Killingbeck, K.T. (1996) Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77: 1716-1727.
- Killingbeck, K.T. & Whitford, W.G. (2001) Nutrient resorption in shrubs growing by design, and by default in Chihuahuan desert arroyos. *Oecologia*, 128: 351-359.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. & Pons, T.L. (1998) *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Larcher, W. (2000) *Ecofisiologia vegetal*. Rima, São Paulo.
- Lajtha, K. & Whitford, W.G. (1989) The effect of water and nitrogen amendments on photosynthesis, leaf demography, and resource-use efficiency in *Larrea tridentata*, a desert evergreen shrub. *Oecologia*, 80: 341-348.
- Marschner, H. (1997) *Mineral nutrition of higher plants*. 2ed. Academic Press, San Diego.
- Monk, C.D. An ecological significance of evergreenness. *Ecology*, 47: 504-505.
- Nambiar, E.K.S. & Fife, D.N. (1987) Growth and nutrient retranslocation in needle of radiata pine in relation to nitrogen supply. *Annals of Botany*, 60: 147-156.
- Nelson, J.A., Barnes, P.W. & Archer, S. (2002) Leaf demography and growth responses to altered resource availability in woody plants of contrasting leaf habit in a subtropical savanna. *Plant Ecology*, 160: 193-205.
- Onoda, Y., Hikosaka, K. & Hirose, T. (2004) Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology*, 18: 419-425.
- Pensa, M. & Sellin, A. (2003) Soil type affects nitrogen conservation in foliage of small *Pinus sylvestris* L. trees. *Plant and Soil*, 253: 321-329.
- Pereira, E.G., Siqueira, J.O., Vale, F.R. & Moreira, F.M.S. (1996) Influência do nitrogênio

- mineral no crescimento e colonização micorrízica de mudas de árvores. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 31: 653-662.
- Pillar, V.P. & Orlóci, L. (1996) On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. *Journal of Vegetation Science*, 7: 585-592.
- Pillar, V.P. (2004) *Multivariate exploratory analysis, randomization testing and bootstrap resampling*. User's Guide. v. 2.3.10.
- Prior, L.D., Eamus, D. & Bowman, D.M.J.S. (2003) Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. *Functional Ecology*, 17: 504-515.
- Pugnaire, F.I. & Chapin III, F.S. (1993) Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen mediterranean species. *Ecology*, 74: 124-129.
- Ralhan, P.K. & Singh, S.P. (1987) Dynamics of nutrient and leaf mass in Central Himalayan forest trees and shrubs. *Ecology*, 68: 1974-1983.
- Reich, P.B., Tilman, D., Naeem, S., Ellsworth, D.S., Knops, J., Craine, J., Wedin, D. & Trost, J. (2004) Species and functional group diversity independently influence biomass accumulation and its response to CO₂ and N. *PNAS*, 101: 10101–10106.
- Resende, A.V., Furtini Neto, A.E., Muniz, J.A., Curi, N. & Faquin, V. (1999) Crescimento inicial de espécies florestais de diferentes grupos sucessionais em resposta a doses de fósforo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 34: 2071-2081.
- Schlesinger, W.H., DeLucia, E.H. & Billings, W.D. (1989) Nutrient use efficiency of woody plants on contrasting soils in the Western Great Basin, Nevada. *Ecology*, 70: 105-113.
- Shaver, G.R. (1981) Mineral nutrition and leaf longevity in an evergreen shrub, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*. *Oecologia*, 49: 362-365.
- Shaver, G.R. & Melillo, J.M. (1984) Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability. *Ecology*, 65: 1491-1510. Shaver, G.R. & Melillo, J.M. (1984) Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability. *Ecology*, 65: 1491-1510.
- Singh, S.P., Bargali, K., Joshi, A. & Chaudhry, S. (2005) Nitrogen resorption in leaves of tree and shrub seedlings in response to increasing soil fertility. *Current Science*, 89: 389-396.
- Son, Y. & Gower, S.T. (1991) Aboveground nitrogen and phosphorus use by five plantation-grown trees with different leaf longevities. *Biogeochemistry*, 14: 167-191.
- Taiz, L. & Zeiger, E. *Plant Physiology*. 2ed. Sinauer Associates, 1998.
- Takashima, T., Hikosaka, K. & Hirose, T. (2004) Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant, Cell and Environment*, 27: 1047–1054
- van Heerwaarden, L.M., Toet, S. & Aerts, R. (2003) Current measures of nutrient resorption efficiency lead to a substantial underestimation of real resorption efficiency: facts and

- solutions. *Oikos*, 101: 664-669.
- Vázquez De Aldana, B.R. & Berendse F. (1997) Nitrogen-use efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats. *Functional Ecology*, 11: 619-626.
- Vitousek, P. (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 119: 553-572.
- Vitousek, P.M. (1998) Foliar and litter nutrients, nutrient resorption, and decomposition in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*. *Ecosystems*, 1: 401-407.
- Wintermans, J.F.G.M. & De Mots, A. (1965) Spectrofotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol. *Biochemistry and Biophysics Acta*, 109: 448-453.
- Wright, I.J. & Westoby, M. (2003) Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology*, 17: 10-19.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S.; Garnier, E., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, W., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Villar, R.; Warton, D.I. & Westoby, M. (2005) Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 166: 485-496.
- Yasamura, Y., Hikosaka, K., Matsui, K. & Hirose, T. (2002) Leaf-level nitrogen-use efficiency of canopy and understorey species in a beech forest. *Functional Ecology*, 16: 826-834.
- Yuan, Z.Y., Li, L.H., Han, X.G. Huang, J.H., Jiang, G.M., Wan, S.Q., Zhang, W.H. & Chen, Q.S. (2005) Nitrogen resorption from senescing leaves in 28 plant species in a semi-arid region of northern China. *Journal of Arid Environments*, 63: 191-202.

DISCUSSÃO GERAL

Em ambientes naturais, geralmente a quantidade de nutrientes disponível para o crescimento é limitada e as adições externas são escassas, o que reduz a produtividade (Escudero & Mediavilla, 2003). As formações vegetais da planície costeira do Rio Grande do Sul não são uma exceção a esta regra, uma vez que estão assentadas sobre solos ácidos muito pobres em nutrientes, principalmente N (Dillenburg *et al.*, 1992). A deficiência neste nutriente pode afetar severamente o crescimento vegetal (Bettmann *et al.*, 2006), de forma que as plantas devem ser capazes de reciclar, reduzir as perdas e maximizar a eficiência no seu uso para adquirir uma máxima produção de biomassa com uma dada quantidade de N.

Os três fragmentos florestais selecionados para o estudo em nível de comunidade, apresentaram diferentes taxas de produção de serrapilheira. Segundo Facelli & Pickett (1991), variações na produtividade em florestas localizadas na mesma zona climática podem estar associadas às diferenças na composição de espécies e na fertilidade do solo. Estudos prévios, indicaram que a composição florística nas matas aqui investigadas é bastante distinta (Nunes, 2001; Rossoni; 1993; Brum, 1995). Além disto, resultados obtidos no presente estudo indicaram que os teores de N são mais elevados na mata pluvial ($1,1 \text{ mg.g}^{-1}$), o que poderia oferecer melhores condições de crescimento para as plantas, e ajudaria a explicar os altos valores de produção de serrapilheira encontrados nesta mata. No entanto, a mata arenosa mostrou ser tão produtiva quanto a mata pluvial, apesar da disponibilidade de N no solo ser menor ($0,4 \text{ mg.g}^{-1}$). Assim, pode-se concluir que a disponibilidade deste nutriente nos fragmentos florestais aqui estudados parece não ser o fator responsável pelas diferentes produtividades obtidas. Sobre solos pobres, as plantas são capazes de manter sua produtividade restringindo a perda de

nutrientes através de estratégias de conservação, onde apenas pequenas quantidades de nutrientes são perdidas do sistema (Jordan & Herrera, 1981; Bruijnzeel, 1991). Nestes ambientes, os nutrientes podem ser conservados aumentando-se a longevidade dos tecidos vegetais (Van Schaik *et al.*, 1993), ou minimizando a quantidade de nutrientes nas partes que serão abscisadas (Chapin, 1980; Aerts, 1996).

A formação de restinga arenosa selecionada para a realização do estudo em nível de espécie também está localizada sobre solos com baixas disponibilidades de N (0,4 mg.g⁻¹). Geralmente, solos deficientes neste nutriente são dominados por espécies perenifólias (Monk, 1966; Chapin, 1980; Goldberg, 1982; Aerts, 1996). Nas moitas arbóreo-arbustivas da RBL, espécies com as duas fenologias foliares convivem juntas; no entanto, a quantidade de espécies perenifólias é maior. Os resultados mostraram que o predomínio de espécies perenifólias na RBL está associado as maiores LF, ERN e TRN apresentadas por estas espécies, corroborando resultados obtidos na literatura (Eckstein *et al.*, 1999; Mediavilla & Escudero, 2003). Neste ambiente, grande parte do N parece estar armazenado na própria vegetação, pois tanto espécies perenifólias quanto caducifólias apresentaram valores elevados de N em suas folhas, contrariando resultados prévios (Aerts & Berendse, 1989; Aerts, 1996; Killingbeck, 1996; Knops & Koenig, 1997; Aerts *et al.*, 1999; Diehl *et al.*, 2003; Prior *et al.*, 2003). A manutenção de elevadas concentrações foliares de N em ambientes pobres parece estar associada a diferentes mecanismos: redução no crescimento (Larcher, 2000), aumento na produção de raízes (Chapin, 1980) e transpiração noturna (Caird *et al.*, 2007; Dawson *et al.*, 2007).

Embora a disponibilidade de nutrientes seja um importante determinante da distribuição das espécies vegetais, pouco se sabe sobre as adaptações que possibilitam as plantas ocuparem ambientes nutricionalmente distintos (Chapin & Kedrowski, 1983). Estudos prévios sugerem que, com o aumento na disponibilidade de N no solo, as

estratégias utilizadas pelas plantas para conservar este nutriente tornam-se menos eficientes (Schlesinger *et al.*, 1989; Escudero *et al.*, 1992). No presente estudo, os experimentos realizados em casa de vegetação testaram e confirmaram esta hipótese. Todas as espécies investigadas tiveram seu crescimento aumentado em resposta ao acréscimo no fornecimento de N; no entanto, os mecanismos utilizados para conservar este nutriente tornaram-se menos eficientes. Nestas condições, a PRN, a EUN e o TRN foram reduzidos, enquanto ERN foi aumentada.

Os resultados obtidos neste estudo mostraram que, sobre os solos arenosos e pobres da planície costeira do Rio Grande do Sul, as comunidades vegetais e suas espécies componentes dependem de mecanismos de conservação de N para se manterem produtivas. O predomínio de espécies perenifólias nestas formações vegetais pode ser atribuído à maior habilidade competitiva destas espécies, provavelmente, em decorrência do elevado tempo de retenção do N na biomassa vegetal viva, o que torna as plantas o principal reservatório de N nestes ambientes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aerts, R. & Berendse, F. (1989) Above-ground nutrient turnover and net primary production of an evergreen and a deciduous species in a heathland ecosystem. *Journal of Ecology*, 77: 343-356.
- Aerts, R. (1996) Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84: 597-608.
- Aerts, R., Verhoeven, J.T.A. & Whigham, D.F. (1999) Plant-mediated controls on nutrient cycling in temperate fens and bogs. *Ecology*, 80: 2170-2181.
- Bettmann, G.T; Harish Ratnayaka, H.; Molin, W.T. & Sterling, T.M (2006) Physiological and antioxidant responses of cotton and spurred anoda (*Anoda cristata*) under nitrogen deficiency. *Weed Science*, 54:641-650
- Brum, L.P. (1995) *Levantamento fitossociológico do estrato arbóreo de uma mata de restinga na*

Reserva Biológica do Lami, RS. Monografia de Bacharelado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

- Bruijnzeel, L.A. (1991) Nutrient input-output budgets of tropical forest ecosystems: a review. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 1-21.
- Caird, M.A., Richards, J.H. & Donovan, L.A. (2007) Nighttime stomatal conductance and transpiration in C3 and C4 plants. *Plant Physiology*, 143: 4–10.
- Chapin III, F.S. (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 233-260.
- Chapin III, F. S. & Kedrowski, R. A. (1983) Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology*, 64: 376-391.
- Dawson, T.E., Burgess, S.S.O., Tu, K.P., Oliveira, R.S., Santiago, L.S., Fisher, J.B., Simonin, K.A. & Ambrose, A.R. (2007) Nighttime transpiration in woody plants from contrasting ecosystems. *Tree Physiology*, 27: 561–575.
- Diehl, P., Mazzarino, M.J., Funes, F., Fontenla, S., Gobbi, M. & Ferrari, J. (2003) Nutrient conservation strategies in native Andean-Patagonian forests. *Journal of Vegetation Science*, 14: 63-70.
- Dillenburg, L.R., Waechter, J.L. & Porto, M.L. (1992) Species composition and structure of a sandy coastal plain forest in northern Rio Grande do Sul, Brazil. *Coastal plant communities in Latin America* (ed. U. SEELIGER), pp. 349-366. Academic Press, San Diego.
- Eckstein, R.L., Karlsson, P.S. & Weih, M. (1999) Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-artic regions. *New Phytologist*, 143: 177-189.
- Escudero A., del Arco J.M, Sanz I.C. & Ayala J. (1992) Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia*, 90: 80–87.
- Escudero A. & Mediavilla, S. (2003) Dinámica interna de los nutrientes. *Ecosistemas*, año XII, nº1.
- Facelli, J.M. & Pickett, S.T.A. (1991) Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, 57: 1-32.
- Goldberg, D.E. (1982) The distribution of evergreen and deciduous trees relative to soil type: an example from the Sierra Madre, Mexico, and a general model. *Ecology*, 63: 942-951.
- Jordan, C.F. & Herrera, R. 1981 Tropical rain forest: are nutrients really critical? *The American Naturalist*, 117: 167-180.
- Killingbeck, K.T. (1996) Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77: 1716-1727.
- Knops, J.M.H. & Koenig, W.D. (1997) Site fertility and leaf nutrients of sympatric evergreen and

- deciduous species of *Quercus* in central coastal California. *Plant Ecology*, 130: 121–131.
- Larcher, W. (2000) *Ecofisiologia vegetal*. Rima, São Paulo.
- Mediavilla, S. & Escudero, A. (2003) Leaf life span differs from retention time of biomass and nutrients in the crowns of evergreen species. *Functional Ecology*, 17: 541–548.
- Monk, C.D. An ecological significance of evergreenness. *Ecology*, 47: 504-505.
- Nunes, C.C. (2001) *Estudo fitossociológico e análise foliar de um remanescente de mata atlântica em Dom Pedro de Alcântara, RS*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Prior, L.D., Eamus, D. & Bowman, D.M.J.S. (2003) Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. *Functional Ecology*, 17: 504-515.
- Rossoni, M.G. (1993) *Estudo fitossociológico da mata de restinga no balneário Rondinha Velha, Arroio do Sal, RS*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Schlesinger, W.H., DeLucia, E.H. & Billings, W.D. (1989) Nutrient use efficiency of woody plants on contrasting soils in the Western Great Basin, Nevada. *Ecology*, 70: 105-113.
- Van Schaik, C.P., Terborgh, J.W. & Eright, J. (1993) The phenology of tropical forest: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 353-377.