

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

**Ecologia da produção e da competição intra-específica do
Eucalyptus grandis ao longo de um gradiente de produtividade
no Estado de São Paulo**

Otávio Camargo Campoe

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

**Piracicaba
2012**

Otávio Camargo Campoe
Engenheiro Florestal

**Ecologia da produção e da competição intra-específica do *Eucalyptus grandis*
ao longo de um gradiente de produtividade no Estado de São Paulo**

versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

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

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

**Piracicaba
2012**

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

Campoe, Otávio Camargo

Ecologia da produção e da competição intra-específica *do Eucalyptus grandis* ao longo de um gradiente de produtividade no Estado de São Paulo / Otávio Camargo Campoe. - - versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011. -- Piracicaba, 2012.

123 p. : il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 2012.

1. Carbono 2. Crescimento vegetal 3. Ecofisiologia - Modelos 4. Ecologia florestal
5. Eucalipto 6. Luz - Eficiência I. Título

CDD 634.9734
C198e

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

À minha amada esposa **Marcela**, pelo amor, dedicação, paciência e incentivo que não faltaram em nenhum momento;

Aos meus pais **Reginaldo** e **Carmen**, e a minha irmã **Mônica** pelo amor, incentivo e por sempre acreditarem em minhas decisões;

Essas pessoas nunca me deixaram perder a Fé. Elas desistiram de muitos de seus sonhos pessoais para que eu pudesse realizar os meus. Serei eternamente grato.

Ao meu grande amigo **Murilo Vitti Stenico** (1983-2009), que foi levado cedo demais de nossas vidas. Uma ferida que nunca se fechará. Esteja em PAZ!

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Ao professor José Luiz Stape, pela orientação, paciência, confiança e grandes oportunidades. A pessoa mais ativa, dinâmica e empolgada com novos desafios que conheci em toda minha vida.

Aos pesquisadores do CIRAD, Dr. Jean Paul Laclau e Dr. Yann Nouvellon pela grande paciência, inestimáveis discussões e ensinamentos.

Ao professor Dan Binkley da Colorado State University, por sua calorosa recepção em Fort Collins-CO e ensinamentos sobre ecologia florestal. Realmente uma pessoa brilhante!

Ao pesquisador Michael Ryan USDA-Forest Service, pelas grandes discussões sobre o balanço de carbono em florestas e por mudar completamente a minha visão sobre o que é ser um cientista de verdade. Um grande profissional e uma excelente pessoa.

Aos amigos da Forest Productivity Cooperative-NCSU, Tim Albaugh, Leandra Blevins, Ruth Lanni, José Alvarez, Omar Carrero e Rachel Cook, pela valiosa ajuda durante meu período em Raleigh.

Aos engenheiros Rildo Moreira² e João Carlos Mendes por todo o apoio e confiança durante os trabalhos realizados na Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga-ESALQ/USP.

Ao professor Antônio Natal Gonçalves pela grande ajuda com a FAPESP.

Ao Eder Araújo da Silva e a equipe da Floragro, pela grande ajuda nos trabalhos de campo e laboratório.

Ao Raul Chaves e Ângelo Padovan pela disponibilidade em ajudar nos trabalhos de campo.

Ao meu amigo Dr. Clayton Alvares pelas entusiasmadas discussões sobre planos futuros pela grande ajuda com o processamento dos mapas.

Aos meus amigos do Laboratório de Ecofisiologia Florestal e Silvicultura da ESALQ/USP, Ana Heloísa Marrichi, Ana Paula Ferez, Cristiane Lemos, Gabriel Prata, Guilherme Stucchi, José Henrique Bazani, Juliana Munhoz, Marina Gentil, Rafaela Carneiro e Renato Meulman, pelo incentivo, amizade e aprendizado.

Ao grande amigo José Martins e aos alunos do Grupo Florestal Monte Olimpo, em especial a Estela Covre Foltran e Eduardo Moré de Mattos, pela valiosa ajuda nos trabalhos de campo e laboratório.

Ao IPEF e a todos os membros do projeto Eucflux pela grande oportunidade.
À FAPESP pela bolsa de doutorado concedida.

SUMÁRIO

RESUMO.....	9
ABSTRACT	11
LISTA DE FIGURAS	13
LISTA DE TABELAS	17
1 INTRODUÇÃO	19
2 DESENVOLVIMENTO.....	23
2.1 Terminologia e métodos para estudos do balanço de carbono	23
2.2 Balanço de carbono em plantios de eucalipto	25
2.3 Ecologia da produção	27
2.4 Dominância do crescimento em plantios florestais	28
2.5 Uniformidade do plantio e o efeito sobre a produtividade	30
3 MATERIAL E MÉTODOS	33
3.1 Área experimental.....	33
3.2 Dados climáticos.....	36
3.3 Água no solo.....	37
3.4 Parcelas experimentais e crescimento da floresta.....	37
3.5 Amostragem destrutiva e modelos de biomassa	39
3.6 Balanço de Carbono	40
3.6.1 Fluxo de carbono para o solo	40
3.6.2 Produtividade primária líquida acima do solo	42
3.6.3 Respiração autotrófica acima do solo	43
3.7 Absorção da radiação e eficiência do uso da luz na escala do povoamento	43
3.8 Espacialização do balanço de carbono.....	44
3.9 Padrões de dominância do crescimento	46
3.9.1 Dominância e eficiência de crescimento	46
3.9.2 Parâmetros fotossintéticos.....	46
3.9.3 Propriedades fisiológicas, morfológicas e químicas das folhas.....	48
3.10 Absorção da radiação e eficiência do uso da luz na escala da árvore	48
3.11 Análises estatísticas	53
4 RESULTADOS	55
4.1 Caracterização climática.....	55
4.2 Variabilidade da disponibilidade hídrica do solo	58
4.3 Ecologia da produção na escala do povoamento	61

4.3.1	Alometria	61
4.3.2	Crescimento da floresta e estoque de carbono	63
4.3.3	Fluxos e partição de carbono.....	66
4.3.4	Absorção da radiação e eficiência do uso da luz na escala do povoamento.....	70
4.4	Espacialização dos fluxos e partição de carbono.....	72
4.5	Padrões de dominância do crescimento	77
4.5.1	Produtividade e dominância do crescimento.....	77
4.5.2	Diferenças fisiológicas, morfológicas e químicas entre árvores.....	83
4.6	Ecologia da produção na escala da árvore	88
5	DISCUSSÃO.....	99
5.1	Estoque, fluxos e partição de carbono	99
5.2	Ecologia da produção na escala do povoamento.....	102
5.3	Padrões de dominância do crescimento	103
5.4	Diferenças fisiológicas, morfológicas e químicas entre árvores	105
5.5	Ecologia da produção na escala da árvore	106
6	CONCLUSÃO	111
	REFERÊNCIAS	115

RESUMO

Ecologia da produção e da competição intra-específica do *Eucalyptus grandis* ao longo de um gradiente de produtividade no Estado de São Paulo

A produtividade dos plantios de eucalipto no Brasil apresentou ganhos significativos nas últimas décadas devido a avanços em melhoramento genético e silvicultura. Contudo, a produção de madeira representa apenas uma fração da produtividade primária bruta (GPP). Avaliar fluxos e partição de carbono (C) entre os diferentes componentes da floresta, e estudar o uso e a eficiência de uso dos recursos disponíveis é essencial para compreender os mecanismos que controlam a produtividade de plantios intensivamente manejados. O estudo quantificou os fluxos e partição de C e a eficiência de uso da luz para a produção de lenho (LUE) em 12 parcelas em um gradiente natural de produtividade, durante o sétimo ano de um plantio comercial de *Eucalyptus grandis*. Nessas mesmas parcelas, na escala da árvore, foram avaliadas a dominância do crescimento, produção de lenho e LUE, identificando a representatividade de árvores dominantes e suprimidas na produtividade do povoamento. O estudo do balanço de C e a aplicação da teoria da ecologia da produção em diferentes escalas objetivaram ampliar o conhecimento sobre os processos que governam a produtividade florestal. A heterogeneidade espacial dos atributos do solo e a topografia da área experimental influenciaram fortemente os fluxos componentes da GPP e sua partição, gerando um gradiente de produtividade. A produtividade de lenho variou de 554 gC m⁻² ano⁻¹ na parcela com menor GPP a 923 gC m⁻² ano⁻¹ na parcela com maior GPP. O fluxo de C para o solo variou de 497 gC m⁻² ano⁻¹ a 1235 gC m⁻² ano⁻¹ sem relação significativa com GPP. A partição do GPP para produção de lenho aumentou de 0,19 a 0,23, com tendência de aumento com o GPP ($R^2=0,30$, $p=0,07$). A LUE aumentou em 66% (de 0,25 gC MJ⁻¹ para 0,42 gC MJ⁻¹) com a GPP, como resultado da elevação do fluxo e partição de C para produção de lenho. Ao longo do gradiente de produtividade, parcelas com alta eficiência quântica do dossel também mostraram alta LUE. A dominância do crescimento entre árvores teve forte impacto sobre a produtividade do povoamento. As 20% maiores árvores apresentaram em média 38% da biomassa de lenho e representaram 47% da produção de lenho. Características das folhas sugeriram que a maior produtividade de árvores dominantes, em relação às suprimidas, pode resultar de diferenças no controle estomático e não na capacidade fotossintética. A ecologia da produção na escala da árvore mostrou que os indivíduos dominantes produziram mais madeira por terem absorvido mais radiação e pela maior eficiência do uso da luz, comparativamente às árvores suprimidas. Em média, uma árvore suprimida cresceu 1,2 kg ano⁻¹ de lenho, absorveu 2,9 GJ ano⁻¹ de radiação e teve uma LUE de 0,4 g MJ⁻¹. Já uma dominante cresceu 37 kg ano⁻¹, absorveu 38 GJ ano⁻¹ com mais que o dobro da eficiência (1,01 g MJ⁻¹). Estudos sobre o balanço de carbono e ecologia da produção em diferentes escalas são essenciais para aperfeiçoar o conhecimento sobre os processos que controlam a produtividade de madeira e a fixação de carbono, e aprimorar os modelos ecofisiológicos.

Palavras-chave: *Eucalyptus*; Balanço de carbono; Partição de carbono; Eficiência do uso da luz; Dominância do crescimento; Ecologia da produção; Modelo Maestra

ABSTRACT

Production ecology and intra-specific competition of *Eucalyptus grandis* across a gradient of productivity in São Paulo State

The productivity of the eucalypt plantations in Brazil showed significant increase over the last decades, due to improvement in breeding and silviculture. However, wood production represents only a fraction of the gross primary production (GPP). Assessing carbon (C) fluxes and partitioning among forest components, and evaluate use and use efficiency of the available resources is essential to understand mechanisms driving productivity of intensively managed plantations. The study quantified fluxes and partitioning of C and light use efficiency for stem production (LUE) in 12 plots across a natural gradient of productivity during the seventh year of a commercial *Eucalyptus grandis*. Within these plots, at tree level, were evaluated growth dominance, stem production and LUE, identifying representativeness of dominant and suppressed trees to stand productivity. The study of C budget and the application of the production ecology theory at different levels aimed increase the knowledge about the processes driving forest productivity. The spatial heterogeneity of soil attributes and topography across the experimental site strongly influenced the component fluxes of GPP and partitioning, generating a gradient of productivity. Stem production ranged from 554 gC m⁻² year⁻¹ at the lowest GPP plot to 923 gC m⁻² year⁻¹ at the highest GPP plot. Total below ground carbon flux (TBCF) ranged from 497 g C m⁻² year⁻¹ to 1235 g C m⁻² year⁻¹, with no relationship to ANPP or GPP. Stem NPP:GPP partitioning ratio increased from 0.19 to 0.23 showing a trend of increase with GPP ($R^2=0.30$, $p=0.07$). LUE increased by 66% (from 0.25 gC MJ⁻¹ to 0.42 gC MJ⁻¹) with GPP, as a result of the increased C partitioned and flux to stem NPP. Across the gradient of productivity, plots with the highest canopy quantum efficiency also showed the highest LUE. Growth dominance between trees showed a strong impact on stand productivity. The 20% larger trees accounted for 38% of stem biomass and represented 47% stem production. Leaf characteristics suggested that dominant trees were more productive, in relation to suppressed, may result in differences on stomatal control and not on photosynthetic capacity. The production ecology at tree level showed that dominant trees produced more wood by absorbing more radiation and due to higher light use efficiency, comparing to suppressed trees. On average, a suppressed tree grew 1,2 kg year⁻¹ of stem, absorbed 2,9 GJ year⁻¹ of radiation with a LUE of 0.4 g MJ⁻¹. Although, a dominant grew 37 kg year⁻¹ of stem, absorbed 38 GJ year⁻¹ of radiation with the double of efficiency (1.01 g MJ⁻¹). Studies regarding carbon balance and production ecology at different levels are essential to improve the knowledge on processes controlling wood production and carbon uptake, and develop ecophysiological models.

Keywords: *Eucalyptus*; Carbon balance; Carbon partitioning; Light use efficiency; Growth dominance; Production ecology; Maestra model

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 –Mapa de solo e curvas de nível da área experimental, localizada no município de Itatinga - SP. O LVd2 representa o Latossolo Vermelho distrófico típico, textura argilosa, horizonte A moderado, álico, caulínítico-oxídico e mesoférrico, o LVd4 representa o Latossolo Vermelho distrófico típico, textura média arenosa, horizonte A moderado, álico, caulínítico e hipoférrico..... 34
- Figura 2 –Localização das 12 parcelas amostrais na área experimental. As parcelas de 1 a 8 foram instaladas aos 4,8 anos de idade do plantio, e de 9 a 12 foram instaladas posteriormente aos 5,2 anos..... 38
- Figura 3 –Representação esquemática das posições de amostragem de emissão de CO₂ do solo, serapilheira acumulada sobre o solo e deposição de folhedo. Os pontos de amostragem foram posicionados em diferentes árvores dentro de cada parcela..... 41
- Figura 4 –Mapa da área experimental dividida em polígonos de 1 ha para realização da espacialização dos fluxos e partição de carbono 45
- Figura 5 –Medições de altura total, altura até a base da copa e dos raios da base da copa (paralelo e perpendicular às linhas de plantio) realizadas em 40 árvores durante amostragem destrutiva 49
- Figura 6 –Representação esquemática do método de medição do ângulo de inclinação foliar. Uma folha perfeitamente vertical apresenta ângulo de inclinação de 0°, já uma folha perfeitamente horizontal apresenta ângulo de inclinação de 90° 51
- Figura 7 –Representação esquemática em escala do posicionamento e tamanho das árvores presentes na parcela 1. As copas vermelhas representam as árvores da parcela útil e as copas verdes representam as cinco linhas de bordadura, inseridas visando contabilizar o efeito do sombreamento entre árvores na absorção da radiação ao longo do período de estudo. A figura foi gerada utilizando o programa Maeswrap, escrito em R por Remko Duursma..... 52

- Figura 8 –Temperatura (a), umidade relativa do ar (b), déficit de pressão de vapor (c), precipitação diária e acumulada (d), e PAR (e), em valores diários para o período de outubro de 2008 a outubro de 2009. As variáveis climáticas apresentadas foram medidas na estação meteorológica localizada na área experimental 57
- Figura 9 –Relação da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) incidente diária com temperatura (a), umidade relativa (b) e déficit de pressão de vapor (VPD, c) médios diários..... 58
- Figura 10 –Água no solo, para as profundidades de 0,5m, 1m, 3m, 5m, e 10m para os solos LVd2 (acima) e LVd4 (abaixo) 59
- Figura 11 –Água no solo média das profundidades 0,5m, 1m e 3m para os tipos de solo da área experimental (acima) e a precipitação diária ao longo do período de estudo (abaixo) 60
- Figura 12 –Biomassa seca em função de D^2Ht para componentes vivos, ou em função da circunferência ao nível do solo para tocos. Símbolos representam campanhas de amostragem destrutiva ao redor de parcelas experimentais combinadas para gerar modelos finais ponderados de biomassa seca (ver Figura 2 para localização das parcelas)..... 62
- Figura 13 –Relação linear negativa entre altitude e índice de sítio (a) e altitude e área basal (b) para as 12 parcelas experimentais. Os números representam a localização das parcelas na área experimental (ver Figura 2)..... 65
- Figura 14 –Elevação linear de lenho NPP (a) e partição para lenho NPP (b) em função do aumento de GPP. Os números representam a localização das parcelas na área experimental (ver Figura 2). 68
- Figura 15 –Redução linear da partição TBCF:GPP com o aumento da produtividade primária líquida acima do solo (ANPP). Os números representam a localização das parcelas na área experimental (ver Figura 2). 69
- Figura 16 –Correlação linear positiva entre GPP e eficiência do uso da luz (lenho NPP por unidade de APAR, a), e eficiência quântica do dossel (GPP por unidade de APAR) e eficiência do uso da luz (b). Os números

- representam a localização das parcelas na área experimental (ver Figura 2) 71
- Figura 17 –Mapas espacializados de altitude (a), índice de sítio (b) e área basal (c) da área experimental, baseados nos dados do censo. Os valores das legendas foram determinados como quantis da amplitude máxima observada..... 73
- Figura 18 –Mapas espacializados dos fluxos ($\text{g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$) GPP (a), ANPP (b) e lenho NPP (d), e partições ANPP:GPP (c) e lenho NPP:GPP (e) para a área experimental. Os valores das legendas foram determinados como quantis da amplitude máxima observada 75
- Figura 19 –Mapas espacializados dos fluxos ($\text{g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$) de emissão de CO_2 do solo (a), TBCF (b) e partição TBCF:GPP (c). Os valores das legendas foram determinados como quantis da amplitude máxima observada..... 76
- Figura 20 –Classificação crescente das árvores por biomassa de lenho, em relação ao estoque (linha contínua) e ao incremento de lenho (linha pontilhada) mostrando que árvores maiores contribuíram proporcionalmente mais, tanto para o estoque quanto para o incremento de lenho. A reta tracejada representa a linha 1:1 79
- Figura 21 –O estoque acumulativo de lenho aumenta mais rápido do que o incremento acumulativo de lenho, indicando dominância de crescimento positiva. A reta tracejada representa a linha 1:1..... 80
- Figura 22 –Incremento de lenho por árvore (significância $p < 0,0001$) (a) e eficiência de crescimento (produção de lenho por área foliar por árvore por ano, significância $p < 0,01$) (b) ambos em função da biomassa de lenho por árvore, das 12 parcelas experimentais..... 81
- Figura 23 –Estoque de lenho em função da porcentagem de árvores dominantes (maiores que 100 kg de lenho) 83
- Figura 24 –Resposta da fotossíntese (A) à elevação de CO_2 no interior da folha (C_i) na posição superior (a), média (b) e inferior (c) da copa. As barras representam o desvio padrão da média ($n=4$)..... 86

- Figura 25 –Relação linear positiva entre a taxa máxima de carboxilação da enzima Rubisco (V_{cmax}) e a taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}). A reta representa o ajuste feito conjuntamente para árvores suprimidas, intermediárias e dominantes 87
- Figura 26 –Relação linear positiva entre a taxa fotossintética (A), umidade relativa (UR) e concentração de CO_2 (C_a) com a condutância estomática (g_s). A reta representa o ajuste feito conjuntamente para árvores suprimidas, intermediárias e dominantes 88
- Figura 27 –Radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR) em função da área foliar para as árvores de todas as parcelas da área experimental 92
- Figura 28 –Incremento de lenho (a), radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR, b) e eficiência do uso da luz (LUE, razão da produção de lenho por APAR, c) em função da biomassa de lenho, para árvores individuais de todas as parcelas. Os valores e a linha contínua representam o ajuste global 93
- Figura 29 –Incremento de lenho (a), radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR, b) e eficiência do uso da luz (LUE, razão entre incremento de lenho e APAR, c) em função da classificação crescente de biomassa de lenho, para as árvores individuais de todas as parcelas. A linha contínua e os valores representam o ajuste global 94
- Figura 30 –Relação linear positiva do incremento de lenho com APAR (a) e LUE (b). Em média, parcelas com maiores taxas de incremento de lenho apresentaram maior absorção da radiação (a) e também mostraram elevada eficiência de uso da luz (b) 96
- Figura 31 –Contribuição relativa das 20% menores (suprimidas) e 20% maiores (dominantes) árvores para estoque de lenho, incremento de lenho, área foliar (AF), radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR)..... 97

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –Principais atributos físicos e químicos do solo nas duas regiões da área experimental, até 300 cm de profundidade.	34
Tabela 2 –Características das árvores amostradas para a realização das curvas <i>A/Ci</i>	47
Tabela 3 –Modelos ponderados finais das variáveis estruturais das copas. Números da coluna “local de amostragem” representam campanhas de amostragem destrutiva combinadas para gerar os modelos ponderados finais. Todos os modelos apresentaram significância <0,001	50
Tabela 4 –Modelos ponderados finais de biomassa seca (BS) por componente. Números da coluna “Amostragem” representam campanhas de amostragem destrutiva combinadas para gerar os modelos ponderados finais de biomassa seca	63
Tabela 5 –Características biométricas e estoque de carbono para os diferentes componentes da floresta para as 12 parcelas experimentais. Ver Figura 1, Figura 2 e Tabela 1 para a distribuição do tipo de solo, localização das parcelas e atributos físicos e químicos do solo da área experimental....	64
Tabela 6 –Fluxos e partição de carbono e eficiência do uso da luz para as 12 parcelas distribuídas ao longo da área experimental.Ver Figura 1, Figura 2 e Tabela 1 para a distribuição do tipo de solo, localização das parcelas e atributos físicos e químicos do solo da área experimental	67
Tabela 7 –Modelos selecionados para a espacialização dos fluxos e partição de carbono utilizando variáveis de fácil acesso (altitude (alt), índice de sítio (IS) e área basal (AB)) extraídas do banco de dados do censo da área experimental.....	74
Tabela 8 –Estoque e incremento de lenho, coeficiente de dominância do crescimento (CDC), média da eficiência de crescimento (mínimo-máximo) e sobrevivência para as parcelas com diferentes níveis de produtividade	77
Tabela 9 –Frequência das árvores nas classes de biomassa de lenho para as 12 parcelas experimentais.....	82
Tabela 10 –Frequência das árvores nas classes de incremento de biomassa de lenho para as 12 parcelas experimentais.	82

- Tabela 11 –Variáveis morfológicas, químicas e parâmetros fotossintéticos de árvores dominantes, intermediárias e suprimidas, para os três terços da copa. Valores acompanhados de letras minúsculas iguais ou sem letras não apresentam diferença estatística para comparações entre árvores suprimidas, intermediárias e dominantes para a mesma posição da copa. Valores acompanhados de letras maiúsculas iguais ou sem letras não apresentam diferença estatística para comparações entre as posições da copa na mesma árvore 84
- Tabela 12 –Variáveis biométricas médias das 20% menores, média geral e média das 20% maiores árvores para cada parcela, aos 6 anos de idade..... 89
- Tabela 13 –Biomassa de lenho (Le), incremento de lenho (Le_i), área foliar (AF), radiação incidente absorvida (APAR) e eficiência de uso da luz (LUE), para as 20% menores, média geral e 20% maiores árvores de cada parcela, aos 7 anos de idade 91

1 INTRODUÇÃO

O *Eucalyptus* é o gênero mais produtivo e também o mais plantado no Brasil, cobrindo cerca de 4,5 milhões de hectares, intensivamente manejados para a produção de carvão, celulose, peças de madeira sólida e outros produtos derivados de madeira (compensados, aglomerados, chapas de fibra) (ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE PRODUTORES DE FLORESTAS PLANTADAS - ABRAF, 2010).

Na segunda metade dos anos 60, início do estabelecimento dos grandes plantios florestais de *Eucalyptus*, a produtividade era de aproximadamente $15 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$. Com o passar dos anos, devido ao grande investimento em pesquisa e tecnologia, foi observado um aumento na qualidade genética dos indivíduos, elevando sua adaptabilidade às condições ambientais locais, e um aprimoramento nas práticas silviculturais, disponibilizando mais recursos às florestas. Os investimentos resultaram na elevação da produtividade média atual para $40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (GONÇALVES et al., 2008; STAPE et al., 2010).

A produtividade de plantios florestais monoespecíficos intensivamente manejados vem sendo continuamente estudada (ALMEIDA et al., 2004; STAPE et al., 2004; RYAN et al., 2010), mostrando que a produção de madeira representa apenas uma fração de todo o ciclo do carbono (C) existente nessas florestas. Dessa forma, estudos de monitoramento do balanço de carbono completo resultam em ganhos significativos e necessários para aprimorar o conhecimento sobre os processos que controlam o crescimento da floresta, padrões de alocação de C para diferentes componentes da floresta, estimativa de uso dos recursos, calibração e validação de modelos ecofisiológicos e aperfeiçoamento das atividades silviculturais (STAPE et al., 2004; ALMEIDA et al., 2007; RYAN et al. 2010).

Aliado a pesquisas sobre a produtividade e balanço de C na escala do povoamento, é importante estudar o crescimento de árvores individuais e o efeito da competição entre indivíduos, visando melhor entender o desenvolvimento da floresta e sua produção de madeira. Fatores como variabilidade genética intra-específica, qualidade das mudas, uniformidade das atividades silviculturais e distribuição dos resíduos da colheita da rotação anterior podem resultar no surgimento de dominância do crescimento entre árvores, com impactos significativos sobre a produtividade do povoamento. Estudos têm mostrado que plantios heterogêneos, onde a diferença (em termos de biomassa aérea) entre árvores dominantes e

suprimidas é elevada, apresentaram menor produtividade, quando comparados com plantios mais uniformes (RYAN et al., 2010; STAPE et al., 2010). Tal comportamento ocorre pois apesar das árvores dominantes crescerem mais por serem mais eficientes no uso dos recursos, em plantios heterogêneos, o baixo crescimento e ineficiência de uso dos recursos das árvores suprimidas tem efeito negativo, reduzindo a produtividade do talhão como um todo (BINKLEY et al., 2002; BINKLEY et al., 2010).

Uma forma poderosa de entender como a produtividade florestal é influenciada pelos recursos disponíveis, tanto da escala do povoamento quanto na escala das árvores, é utilizar a abordagem da ecologia da produção (MONTEITH, 1977; CANNELL, 1989; BINKLEY et al., 2004). Tal teoria afirma que a produtividade de uma floresta ou árvore é função dos recursos de crescimento disponíveis, proporção do recurso que é utilizado e a eficiência com que o recurso é utilizado para produção efetivamente.

Dessa forma, para que haja avanço no entendimento sobre a produtividade de florestas plantadas de eucalipto intensivamente manejadas, faz-se necessário uma visão global, ligação de estudos em diferentes escalas espaciais (de árvore até povoamento) do ecossistema. Assim será possível aprimorar o conhecimento sobre a ecologia de produção e modelagem ecofisiológica dos plantios florestais.

Assim, visando caracterizar a ecologia da produção do *E. grandis* em nível de povoamento e da árvore, estudaram-se os fluxos de C e a absorção e uso da luz ao longo de um gradiente de produtividade no Estado de São Paulo, no sétimo ano da rotação, testando-se as seguintes hipóteses:

Na escala do povoamento:

- I. Os mesmos padrões observados nos estudos de larga escala (LITTON et al., 2007) ou nos estudos onde a disponibilidade de nutrientes e água foi experimentalmente manipulada (RYAN et al., 2010; EPRON et al., 2011) serão também observados ao longo do gradiente de produtividade do sítio experimental estudado, onde a elevada produção de lenho estará associada com maiores valores de produtividade primária bruta (GPP), maior partição para produção de lenho e alta eficiência do uso da luz (LUE);

- II. Em valores absolutos, o fluxo de carbono para o solo (TBCF) será proporcional à produtividade (STAPE, 2002);
- III. A partição de carbono para o solo (TBCF:GPP) será inversamente proporcional à produtividade (GIARDINA et al., 2002).

Na escala da árvore:

- IV. Árvores dominantes (alta biomassa de lenho e copa na parte superior do dossel) contribuem proporcionalmente mais para o estoque e produtividade de lenho do povoamento, quando comparada à contribuição das árvores suprimidas (baixa biomassa de lenho e copa abaixo do dossel superior) (BINKLEY, 2004);
- V. Árvores dominantes apresentam maior capacidade fotossintética, melhor controle estomático e maior status nutricional da copa do que árvores suprimidas (FERNÁNDEZ et al., 2011);
- VI. As árvores dominantes do povoamento são mais produtivas por absorverem mais radiação e também pela maior eficiência do uso da luz para produção de lenho, quando comparadas a árvores suprimidas (BINKLEY et al., 2010).

Baseados nas hipóteses apresentadas acima, os objetivos do presente estudo na escala do povoamento foram:

- I. Caracterizar o balanço e a partição de carbono (C) ao longo de um gradiente de produtividade em um plantio comercial de *Eucalyptus grandis* (origem seminal) no estado de São Paulo, Brasil, visando ampliar o conhecimento sobre os processos que governam a GPP, partição de C, produção de lenho (lenho NPP), e seus efeitos sobre a LUE;
- II. Espacializar os fluxos e a partição de C para toda a área experimental (90 ha), utilizando variáveis de fácil acesso, visando entender a comportamento de balanço de carbono ao longo da paisagem.

Na escala da árvore:

- III. Identificar se existe dominância do crescimento e avaliar a representatividade de árvores dominantes e suprimidas no estoque e produtividade de lenho em parcelas distribuídas ao longo do gradiente de produtividade da área experimental. Havendo diferenças no comportamento entre árvores com classes de tamanho diferentes, avaliar quais variáveis fisiológicas e morfológicas podem fornecer indícios de diferenças de produtividade entre árvores dominantes e suprimidas;

- IV. Aplicar a abordagem teórica da ecologia da produção para determinar a produtividade de lenho, radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR) e LUE em árvores individuais, visando entender a competição de árvores de diferentes tamanhos pela absorção da radiação e o efeito sobre a produtividade.

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Terminologia e métodos para estudos do balanço de carbono

Ao longo dos últimos anos surgiram diversos trabalhos estudando o ciclo do carbono em ecossistemas florestais pelo mundo (GIARDINA et al., 2003; MAIER et al., 2004; LUYSSAERT et al., 2007). Nesses trabalhos os autores têm utilizado diferentes termos, principalmente relacionados a alocação de carbono, para se referirem a diferentes componentes, fluxos e processos das florestas estudadas. A inconsistência da terminologia utilizada pode resultar em erros de entendimento e interpretações equivocadas dos resultados apresentados. Visando padronizar os termos utilizados em estudos de balanço de carbono em florestas, Litton et al. (2007) propuseram a utilização de nomenclatura específica, que foi adotada para o presente trabalho.

Para Litton et al. (2007) alocação de carbono, amplamente utilizado, é um termo geral e abrangente e que não deve ser utilizado especificamente como sinônimo para biomassa, fluxo ou partição em estudos relacionados a balanço de C. O termo Biomassa deve ser utilizado para expressar a massa de um determinado componente ou um conjunto de componentes orgânicos do sistema florestal, seja ele vivo ou morto (ex. biomassa viva aérea ou serapilheira depositada sobre o solo, em g m^{-2} ou Mg ha^{-1}).

O termo Fluxo deve se referir à taxa com que o carbono se movimenta de ou para um determinado componente do sistema florestal, por unidade de área e tempo (ex. emissão de CO_2 do solo ou produtividade primária líquida de lenho, em $\text{g m}^{-2} \text{ano}^{-1}$). No presente trabalho foram determinados fluxos anuais, no entanto, estes podem ser expressos em qualquer unidade de tempo que seja necessária.

O termo partição é um fluxo para um determinado componente, em razão à fotossíntese bruta (produtividade primária bruta, GPP) e pode ser expresso na forma de porcentagem ou como uma simples proporção, variando de 0 a 1.

Existem diferentes abordagens para determinação do balanço de carbono em ecossistemas florestais (BALDOCCHI et al., 1988; RYAN, 1991; LANDSBERG, 2003), cada uma com suas especificidades e limitações (RYAN et al., 2010). Os modelos ecofisiológicos calculam a taxa fotossintética a partir da radiação solar incidente e a condutância estomática, condicionada pelas variáveis climáticas locais.

Em seguida o carbono fixado pelas árvores é direcionado para fluxos de respiração autotrófica e produção de diferentes componentes, em escalas de árvore e horas ou povoamento e meses (LANDSBERG; WARING, 1997; BATTAGLIA et al., 2004; MEDLYN, 2004). Na silvicultura brasileira esta técnica ainda tem uso limitado devido a dificuldade de parametrização e falta de conhecimento sobre modelagem ecofisiológica.

A metodologia das torres de fluxo utiliza a teoria micrometeorológica denominada *eddy covariance*, que permite a determinação de fluxos de carbono na escala do povoamento, medindo continuamente ao longo do tempo, trocas de CO₂ entre a floresta e a atmosfera (BALDOCCHI, 2003). Este método baseia-se na turbulência da camada limite atmosférica e a variabilidade da concentração de CO₂ no ar. Contudo, a falta de turbulência atmosférica durante a noite e relevos irregulares podem comprometer a qualidade dos dados, sendo uma significativa fonte de erro (LOESCHER et al., 2006; AUBINET, 2008). Custo elevado dos equipamentos e alta complexidade no processamento de dados são outros fatores que limitam seu uso.

O terceiro método contabiliza todas as entradas e saídas de C da floresta por meio de amostragens destrutivas, alometria, coleta de material em campo e equipamentos de medição de fluxos de CO₂. O balanço então é determinado contabilizando os principais fluxos envolvidos, a saber: produção de biomassa aérea e abaixo do solo, por meio do crescimento da floresta e modelos alométricos de biomassa; respiração de crescimento e manutenção, usando câmaras de respiração ou como uma fração fixa da produtividade primária líquida; e o carbono particionado para o solo, medindo a emissão de CO₂ e a variação do carbono no sistema solo-serapilheira (GIARDINA; RYAN, 2002; LITTON et al., 2007). Este terceiro método tem sido aplicado com sucesso em plantios de eucalipto em regiões tropicais (GIARDINA et al., 2003; FORRESTER et al., 2006; STAPE et al., 2008; RYAN et al., 2010, EPRON et al., 2011) e foi o método adotado no presente trabalho.

2.2 Balanço de carbono em plantios de eucalipto

O *Eucalyptus* é o gênero mais plantado em regiões tropicais, cobrindo mais de 20 milhões de hectares e fornecendo significativo suprimento de madeira e produtos não-madeireiros para a crescente demanda mundial (FAO, 2010). No Brasil, as plantações de eucalipto aumentaram de 3,5 milhões de hectares em 2005 para mais de 4,5 milhões de hectares em 2010 (ABRAF, 2010).

Espécies de eucalipto foram introduzidas no Brasil há um século, e contínuos investimentos em pesquisa aprimoraram as práticas de manejo (preparo de solo, regimes de fertilização e controle de plantas invasoras, pragas e doenças) e os métodos de melhoramento genético (GONÇALVES et al., 2004, 2008). A produtividade média de madeira dos plantios brasileiros aumentou de aproximadamente $15 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ na década de 1960 para em média $40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ atualmente, com alguns povoamentos comerciais intensivamente manejados atingindo mais de $60 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (STAPE et al., 2010). Manter ou elevar a produtividade de madeira nessas florestas de eucalipto intensivamente manejadas requer um melhor entendimento dos processos ecofisiológicos que controlam o seu desenvolvimento.

Os plantios de eucalipto têm potencial de absorver e acumular grandes quantidades de CO_2 da atmosfera em sua biomassa (FORRESTER et al., 2006; STAPE et al., 2006; DU TOIT, 2008). Em apenas seis anos, os estoques de carbono (C) na biomassa aérea de plantios clonais de *E. grandis* x *E. urophylla* alcançam tipicamente $5,8 \text{ kg de C m}^{-2}$ na região nordeste do Brasil (RYAN et al., 2010). A manipulação de recursos (água e nutrientes) em experimentos estabelecidos sob uma grande amplitude de regiões climáticas ampliou o conhecimento sobre os efeitos do ambiente no balanço de carbono e conseqüentemente na produtividade de madeira nesses ecossistemas florestais intensivamente manejados (GIARDINA et al., 2003; STAPE et al., 2008; FORRESTER et al., 2006; LACLAU et al., 2010; RYAN et al., 2010). Padrões empíricos de crescimento têm sido documentados para diversos sítios experimentais e comerciais pelo Brasil, contudo o entendimento ecofisiológico que possa ser utilizado em modelos baseados em processos ainda é pouco estudado e compreendido, sendo disponível para uma pequena fração das áreas plantadas (ALMEIDA et al., 2004; LITTON et al., 2007; MIEHLE et al., 2009). A variabilidade espacial e temporal dos atributos do solo, balanço hídrico e até mesmo

práticas silviculturais ao longo da paisagem adicionam incertezas à estimativas de balanço de carbono, o que reduz o poder preditivo dos modelos ecofisiológicos atuais (LANDSBERG, 2003; LANDSBERG et al., 2003).

Fluxos e partição de carbono em ecossistemas florestais têm sido estudados por décadas, baseando-se metodologias propostas por Raich e Nadelhoffer (1989), Ryan (1991) e Giardina e Ryan (2002), onde a produtividade primária bruta (GPP) é estimada por meio da soma da produtividade primária líquida acima do solo (ANPP: soma da produção de folhas, galhos, casca e lenho), do fluxo total de carbono para o solo (TBCF: soma dos fluxos de carbono correspondentes à produção e respiração de raízes grossas e finas, exsudação das raízes e produção de substratos utilizados por micorrizas), e respiração autotrófica acima do solo (R_p).

Ryan et al. (2010), estudando plantios clonais de eucalipto em locais com climas contrastantes observaram elevação média da GPP de 18% por meio da elevação da disponibilidade de água por irrigação, sendo que a produção de madeira aumentou em média 27%. Tais ganhos em produtividade foram consequência de mudanças nos padrões de partição de C e ganhos em eficiência de uso da luz.

Litton et al. (2007), analisando uma grande amplitude de florestas plantadas e naturais, de regiões climáticas tropicais a temperadas, mostraram um padrão geral de mais C sendo alocado para a produção de madeira e menos para o TBCF com a elevação do suprimento de água e nutrientes. A aplicação de fertilizantes não influenciou o TBCF em plantações de eucalipto, mas reduziu a fração do GPP particionado para processos no solo em experimentos no Hawaii (RYAN et al., 2004) e no Brasil (EPRON et al., 2011). Tendências similares foram observadas em plantações brasileiras de eucalipto submetidas a tratamentos com e sem irrigação (RYAN et al., 2010). No entanto, em outra plantação tropical de eucalipto, a irrigação aumentou tanto a produção de madeira quanto o TBCF em aproximadamente 12% em relação ao tratamento sem irrigação (STAPE et al. 2008), e reduzindo a fração do GPP particionado para processos no solo. Litton e Giardina (2008) revisaram fluxos e partição de carbono no solo em diferentes espécies, tipos de florestas, idades do povoamento e disponibilidade de recursos e encontraram uma relação linear positiva geral entre TBCF e temperatura média anual. No entanto, a grande variabilidade entre os ecossistemas florestais limita a capacidade de predição de resposta das florestas às mudanças edáficas e climáticas.

2.3 Ecologia da produção

A absorção de CO₂ atmosférico por árvores e florestas é fortemente afetada pelas taxas de utilização de luz, nutrientes e água disponíveis no ambiente. Os recursos são utilizados pela fotossíntese para gerar carboidratos que serão utilizados para a produção de diferentes componentes (folhas, galhos, tronco, raízes etc.), sendo que a eficiência com que os recursos são utilizados é um dos fatores determinantes nas diferenças de produtividade entre árvores ou florestas.

A abordagem da ecologia da produção permite avaliar como a produtividade florestal é influenciada pelos recursos disponíveis em diferentes escalas, tanto na escala do povoamento quanto na escala das árvores (MONTEITH, 1977; CANNELL, 1989; BINKLEY et al., 2004). A ecologia da produção afirma que a produtividade de uma floresta ou árvore é função dos recursos de crescimento disponíveis, proporção dos recursos que é utilizada e a eficiência com que o recurso é utilizado para produção efetivamente. Quando o foco do estudo é um determinado componente (e.g. lenho), a partição para outros tecidos e respiração autotrófica devem ser consideradas.

Diversos autores utilizaram com sucesso a abordagem da ecologia da produção, em diferentes escalas, visando entender a produtividade de ecossistemas florestais e suas respostas à variação da disponibilidade de recursos (BINKLEY et al., 2002, 2010; GIARDINA et al., 2003; STAPE et al., 2008; RYAN et al., 2010). Especificamente, no presente estudo foi utilizada a ecologia da produção para avaliar o efeito da absorção e eficiência de uso da radiação no crescimento de lenho.

O conceito de eficiência do uso da luz (LUE) foi originalmente proposto por Monteith (1977), e pela primeira vez aplicado a um ecossistema florestal por Cannell (1989). A simplicidade teórica da razão entre a biomassa produzida (e.g. biomassa aérea de madeira ou total) e a quantidade de radiação fotossinteticamente ativa absorvida pelo dossel (APAR) durante um determinado período de tempo resultou em uma ampla utilização da LUE em modelos de crescimento florestal (LANDSBERG; WARING, 1997; STAPE et al., 2004; DU TOIT, 2008). Contudo, deve-se considerar que a partição de carbono entre os compartimentos das árvores acima e abaixo do solo tem importante impacto direto na eficiência de uso dos recursos pelas árvores (BINKLEY et al., 2004).

Estudos recentes observaram que plantações de eucalipto intensivamente manejadas sob condições de grande disponibilidade de água e nutrientes apresentaram maiores valores de APAR do que plantios menos produtivos (devido a maior índice de área foliar), e maiores LUE, principalmente como resultado de elevada partição do fluxo de C para a produção de lenho (DU TOIT, 2008; STAPE et al., 2008; RYAN et al., 2010). Nesses estudos, a disponibilidade de água e nutrientes foi manipulada experimentalmente, no entanto, não conhecemos nenhum trabalho que tenha examinado os padrões dos fluxos e partição de C ao longo de um gradiente natural de disponibilidade de água e nutrientes em plantações de eucalipto, como o avaliado no presente trabalho. Dentro do mesmo povoamento, gradientes naturais de produtividade são comumente observados devido a talhões com extensas áreas (LE MAIRE et al., 2011), topografia irregular, variabilidade espacial da textura do solo, conteúdo de nutrientes e disponibilidade de água no solo (e.g. capacidade de retenção de água e profundidade do lençol freático), apesar do manejo silvicultural homogêneo (espécie, preparo de solo, regime de fertilização, etc.). Tais variáveis afetam diretamente a eficiência com que a floresta utiliza a radiação para a produção de madeira (BINKLEY et al., 2004; STAPE et al., 2008).

2.4 Dominância do crescimento em plantios florestais

Dominância do crescimento, quando árvores grandes em um determinado povoamento contribuem proporcionalmente mais para o estoque e crescimento de biomassa do que árvores menores, é comumente observada em florestas plantadas e naturais (BINKLEY et al., 2002, 2006; DOI et al., 2011). Contudo, são raros os estudos que investigaram as causas que levaram uma determinada árvore apresentar maior crescimento, uso e eficiência de uso dos recursos do que suas vizinhas, tornando-a dominante no povoamento.

Uma das prováveis causas é a expressão gênica de cada indivíduo dentro do povoamento. Em plantios clonais, supondo que o manejo aplicado tenha sido homogêneo em toda a área, teoricamente todas as árvores têm a mesma genética e, portanto não deveriam apresentar grande variabilidade em seu crescimento e produtividade. Contudo, em plantios seminiais esse fator pode ter grande influência sobre a dominância entre árvores (BINKLEY et al., 2004; BOYDEN et al., 2008). Outro fator que pode afetar o desenvolvimento das árvores em um plantio

intensivamente manejado é a heterogeneidade das atividades silviculturais realizadas. A variabilidade espacial da profundidade do preparo de solo, da distribuição dos fertilizantes e do controle de plantas daninhas pode afetar a distribuição dos recursos para as árvores e resultar em maior disponibilidade para uma determinada árvore, em detrimento a sua vizinha (GONÇALVES et al., 2004, 2008).

Os resíduos da colheita da rotação anterior têm forte impacto sobre a produtividade dos plantios florestais (DU TOIT, 2008; LACLAU et al., 2010). A distribuição irregular dos resíduos pode gerar diferenças na disponibilidade de nutrientes às plantas, resultando heterogeneidade do povoamento.

O quarto fator que pode contribuir para o surgimento de dominância do crescimento entre árvores são as diferenças morfológicas, bioquímicas e fisiológicas entre árvores dominantes e suprimidas (fator que está relacionado com a expressão gênica). Após um levantamento bibliográfico, Fernández et al. (2011) afirmaram que árvores do gênero *Eucalyptus* possuem uma significativa plasticidade fisiológica, que poderia explicar as diferentes eficiências de uso dos recursos disponíveis, resultando no surgimento de dominância do crescimento. O'Grady et al. (2008, 2010), estudando um plantio de *E. globulus* de 4 anos de idade, observaram que a taxa fotossintética máxima atingida tanto por árvores dominantes quanto suprimidas dentro do povoamento mostraram-se iguais. No entanto, a respiração das folhas foi mais elevada em árvores suprimidas. Já Reid et al. (2004), avaliando povoamentos homogêneos de *Pinus contorta*, observaram que árvores dominantes crescem mais e apresentam maior capacidade de suprir água para as acículas (condutividade hidráulica multiplicada pela área de alburno), comparativamente a árvores suprimidas. Contudo, a eficiência de crescimento de ambas as classes de tamanho mostrou-se similar.

Diferenças nas características bioquímicas, morfológicas e fisiológicas entre árvores dominantes e suprimidas parecem ser significativas e determinantes nas diferenças de crescimento entre elas, porém, existem poucos estudos investigando tais variáveis e seus efeitos sobre árvores de diferentes classes de tamanho.

2.5 Uniformidade do plantio e o efeito sobre a produtividade

Ao longo dos anos, a silvicultura brasileira buscou, por meio de técnicas de melhoramento genético, selecionar e produzir materiais seminais e clonais do gênero *Eucalyptus* com alta produtividade e bom desempenho em processos fabris. Atualmente, os 4,5 milhões de hectares plantados estão localizados nas regiões nordeste e sudeste do Brasil, e são utilizados para a produção de carvão, celulose, madeira processada (chapas de fibra, compensados e aglomerados) e sólida (móveis e construção civil). Os genótipos mais utilizados pelas empresas florestais apresentam produtividade média de 40-50 m³ ha⁻¹ ano⁻¹ e grande uniformidade (ABRAF, 2010). Com o alto nível dos programas de melhoramento existentes, plantios de origem seminal podem apresentar uniformidade em sua estrutura e crescimento similares a plantios de origem clonal (BOYDEN et al., 2008).

Os avanços em melhoramento genético, com o desenvolvimento de materiais específicos para determinados tipos de clima e solo, e práticas silviculturais, com aprimoradas técnicas de preparo de solo, controle de matocompetição e aplicação de fertilizantes, visaram garantir o comportamento mais uniforme possível ao longo do desenvolvimento do povoamento (GONÇALVES et al., 2004; SMETHURST, 2010). Contudo, a variabilidade espacial da disponibilidade de recursos (água, nutrientes e luz) pode resultar em significativa heterogeneidade no crescimento das árvores, penalizando a produtividade de plantios florestais na escala da paisagem (RYAN et al., 2010; STAPE et al., 2010; ASPINWALL et al., 2011). Binkley (2004) hipotetizou que ao longo de seu crescimento, florestas plantadas ou naturais, apresentam quatro estágios de desenvolvimento, ocorrendo dominância de crescimento de árvores grandes sobre árvores pequenas. Em plantios florestais monoespecíficos intensivamente manejados, até momento do fechamento de copas (de 1 a 3 anos de idade para o gênero *Eucalyptus*, dependendo do regime de fertilização, nível tecnológico da silvicultura e nível de melhoramento genético do material plantado), as árvores têm acesso aos recursos sem que haja competição com a vizinhança. Após o fechamento do dossel, inicia-se a competição por recursos, ocorrendo estratificação do povoamento em classes de dominância, resultando em árvores dominantes (alta biomassa e copa na parte superior do dossel) e não dominantes (pouca biomassa e copa abaixo do dossel superior) (BINKLEY, 2004).

O surgimento de padrões de dominância após o fechamento do dossel tem um impacto negativo sobre a produtividade do povoamento. Stape et al. (2010) estudando a estrutura de plantios clonais de eucalipto em cinco regiões do Brasil, observaram que plantios heterogêneos apresentam queda de produtividade de 5% a 22%, em relação a plantios mais uniformes. Tal redução da produtividade foi atribuída a um padrão de dominância elevado em povoamentos heterogêneos. Boyden et al. (2008) avaliaram o efeito de padrões de dominância em plantios clonais e seminais de eucalipto. Eles mostraram que quanto maior a árvore, maior será sua produtividade de madeira, e que árvores dominantes de um povoamento não são afetadas pela competição com árvores vizinhas menores, já árvores pequenas (suprimidas) tem seu crescimento fortemente reduzido pela competição com árvores vizinhas maiores. Apesar da maior produtividade de árvores dominantes, a reduzida produtividade de árvores suprimidas impacta negativamente a produtividade do talhão como um todo, reduzindo a produtividade na escala da paisagem (BINKLEY et al., 2002).

A produtividade de uma floresta pode ser representada quantitativamente em função da disponibilidade de recursos (notadamente água, nutrientes e radiação solar), taxa de uso dos recursos disponíveis e eficiência com que as árvores utilizam tais recursos (CANNELL, 1989; BINKLEY et al., 2004). Após o fechamento do dossel, deve ser considerada também a competição entre os indivíduos (BINKLEY, 2004). Dessa forma, ao longo do desenvolvimento da floresta, oscilações nessas variáveis resultam em padrões de crescimento diferenciado entre as árvores, moldando a estrutura do povoamento, resultando classes de dominância que podem se intensificar com o passar dos anos (DOI et al., 2010).

O tamanho de uma árvore afeta sua capacidade de absorver recursos disponíveis e usar esses recursos para produção. Binkley (2004) afirma que árvores com grande biomassa aérea, ou “dominantes” em um povoamento, não só absorvem mais radiação e produzem mais madeira do que árvores com menor biomassa, ou “suprimidas”, mas também são mais eficientes no uso do recurso para a produção de madeira. Como mostrado por Christina et al. (2011), o crescimento de raízes representa 85% do crescimento em altura de uma árvore. Dessa forma árvores pequenas têm pouca capacidade de explorar o ambiente, devido tanto a reduzida área foliar (acesso limitado a radiação) quanto pequena biomassa de raízes (acesso

limitado a água e nutrientes), quando comparadas a árvores grandes, resultando em desvantagem competitiva por recursos.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área experimental

O estudo foi conduzido na área experimental do projeto EUCFLUX (Quantificação dos balanços de carbono, água e nutrientes, na escala do ecossistema, para uma rotação de *Eucalyptus* spp. usando torre de fluxo, STAPE et al., 2006), parceria entre o Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais - IPEF, a Universidade de São Paulo - USP e o Centro de Cooperação Internacional em Pesquisa Agrônômica para o Desenvolvimento - CIRAD (França), localizado na Fazenda Americana (22°58'04" S, 48°43'40" O), pertencente a empresa Duratex S.A.

A área possui relevo plano a suave ondulado, a aproximadamente 750 m de altitude (Figura 1), na região central do estado de São Paulo (20 km da Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga – Esalq/USP). O histórico climático dos últimos 15 anos apresentou temperatura média anual de 19,2°C, variando de 13,3°C a 27,2°C para as médias dos meses mais frios (maio a julho) e mais quentes (outubro a março), precipitação média anual de 1391 mm (74% ocorrendo entre outubro e março) e umidade relativa média anual do ar de 77%.

O solo da área experimental é o Latossolo Vermelho distrófico típico (EMBRAPA, 2006), apresentando aproximadamente 7% da área com textura argilosa, horizonte A moderado, álico, caulínítico-oxídico e mesoférrico (LVd2) e 93% da área com textura média arenosa, horizonte A moderado, álico, caulínítico e hipoférrico (LVd4) (Figura 1, Tabela 1).

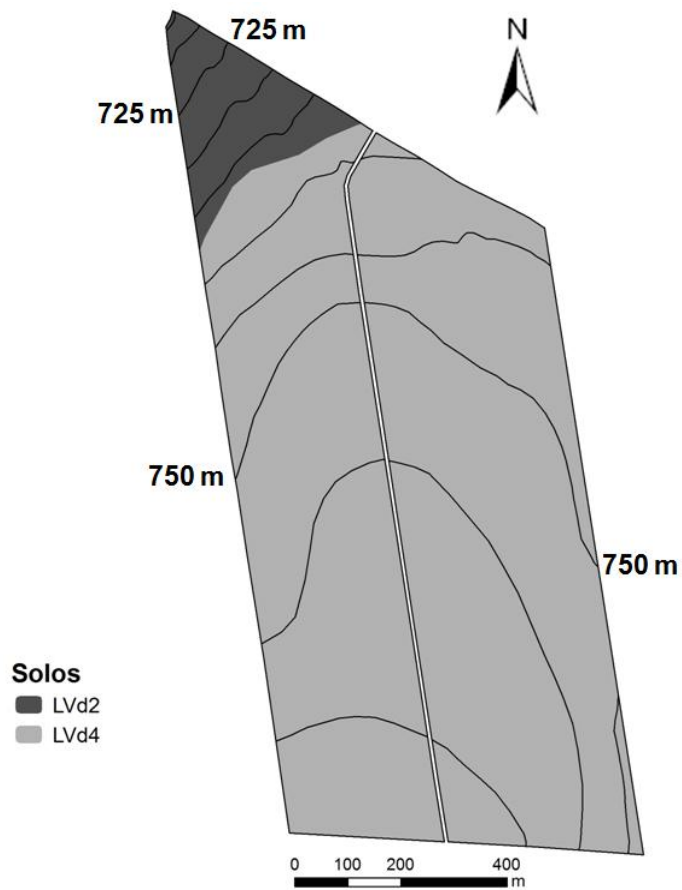


Figura 1 – Mapa de solo e curvas de nível da área experimental, localizada no município de Itatinga - SP. O LVd2 representa o Latossolo Vermelho distrófico típico, textura argilosa, horizonte A moderado, álico, caulínico-oxídico e mesoférrico, o LVd4 representa o Latossolo Vermelho distrófico típico, textura média arenosa, horizonte A moderado, álico, caulínico e hipoférrico

Tabela 1 – Principais atributos físicos e químicos do solo nas duas regiões da área experimental, até 300 cm de profundidade

Prof. cm	Argila ----- %	Silte ----- %	Areia ----- %	pH H ₂ O	P mg kg ⁻¹	C total %	N total %	K	Na	Ca	Mg	H mmolc kg ⁻¹	Al	SB1 -----	CTC -----	SB2 %
LVd2																
0-5	35,2	7,8	57,1	4,9	2,9	1,32	0,07	0,9	0,4	7,0	2,9	38,5	6,0	11,2	55,7	20,1
5-15	34,4	9,7	55,9	4,7	1,8	0,73	0,04	0,5	0,2	1,8	1,8	25,5	6,5	4,3	36,3	11,7
15-50	39,0	10,0	51,0	4,7	1,4	0,70	0,04	0,7	0,2	1,0	1,4	22,0	5,5	3,3	30,8	10,8
50-100	41,5	9,8	48,7	4,8	1,1	0,51	0,03	0,3	0,2	1,0	1,1	16,3	2,3	2,6	21,1	12,4
100-200	42,2	12,1	45,7	5,3	1,0	0,34	0,02	0,1	0,2	1,0	1,0	10,8	0,0	2,2	13,0	17,1
200-300	43,5	12,5	44,0	5,5	0,9	0,22	0,01	0,2	0,2	1,0	0,9	8,5	0,0	2,3	10,8	20,9
LVd4																
0-5	17,4	5,5	77,0	4,7	3,2	1,61	0,07	0,6	0,4	6,7	6,3	48,3	6,7	14,0	69,0	20,3
5-15	16,2	1,3	82,5	4,3	2,0	0,54	0,03	0,2	0,2	1,8	1,5	26,0	8,8	3,7	38,4	9,5
15-50	18,2	2,1	79,7	4,5	1,5	0,40	0,02	0,1	0,1	1,0	1,0	14,3	5,8	2,2	22,2	10,0
50-100	20,2	1,4	78,4	4,5	1,1	0,38	0,02	0,1	0,1	1,0	1,0	13,3	5,0	2,2	20,5	10,8
100-200	22,9	3,6	73,6	4,5	1,1	0,27	0,01	0,1	0,1	1,0	1,0	8,3	2,5	2,2	12,9	16,8
200-300	23,4	4,0	72,6	5,0	0,9	0,18	0,01	0,1	0,1	1,0	1,0	4,3	1,0	2,2	7,4	29,3

A amostragem de solo foi realizada nas parcelas de 1-4 para o solo LVd2 e nas parcelas de 5-8 para o solo LVd4 (Silva et al. 2011). SB1: soma de bases, CTC: capacidade de troca catiônica, SB2: saturação por bases. C total e N total foram determinados pelo analisador elementar Carlo Erba (CHN-1110, Rodano, Itália). P, K, Na, Ca e Mg foram determinados por extração em resina e elementos trocáveis por extração de KCl e determinação ICP. A localização das parcelas está indicada na Figura 2.

Os 90 ha da área experimental foram implantados seguindo os métodos do cultivo mínimo (GONÇALVES et al., 2004), com *Eucalyptus grandis* de origem seminal (procedência Coff's Harbour) em dezembro de 2002. A área, que era previamente manejada com eucalipto, atualmente possui aproximadamente 900 tocos por hectare. O preparo de solo foi realizado por meio de subsolagem nas entrelinhas dos tocos do ciclo anterior. No campo, as mudas foram fertilizadas na data do plantio, em cobertura aos 6 meses, 1 e 2 anos de idade, finalizando com uma complementar com cloreto de potássio aos 4 anos. Ao final da rotação, a quantidade total de nutrientes aplicada foi de 62 kg ha⁻¹ de nitrogênio, 26 kg ha⁻¹ fósforo, 97 kg ha⁻¹ potássio, 300 kg ha⁻¹ de cálcio, 144 kg ha⁻¹ de magnésio, 11 kg ha⁻¹ de enxofre, 2,4 kg ha⁻¹ de boro, 1,6 kg ha⁻¹ de zinco e 1,3 kg ha⁻¹ de cobre. O arranjo de implantação foi de 1,60 m entre as plantas na linha por 3,75 m entre as linhas. O alinhamento do plantio é perpendicular ao eixo norte-sul da área. O controle de matocompetição, químico (glyphosate) ou mecânico, foi realizado semestralmente até os dois anos. Para o controle de formigas cortadeiras aplicou-se iscas a base de sulfluramida.

3.2 Dados climáticos

Os dados climáticos ao longo do período de estudo foram medidos em intervalos de 30 minutos, com uma estação completa presente na área experimental. Foram medidos: radiação fotossinteticamente ativa (PAR, MJ m²), temperatura média (°C), umidade relativa do ar (%) e precipitação pluviométrica (mm). Os equipamentos foram ligados a um sistema de aquisição de dados (datalogger CR1000, Campbell Scientific, Logan, Utah, EUA).

O déficit de pressão de vapor atmosférico (DPV, kPa) foi calculado com base na temperatura e umidade relativa do ar (LANDSBERG; GOWER, 1997), como mostram as equações 1, 2 e 3:

$$DPV = e_s - e_a \quad (\text{eq. 1})$$

onde DPV é a pressão de vapor atmosférico (kPa), e_s é a pressão de saturação de vapor a temperatura do ambiente (kPa), e e_a é a pressão parcial de vapor (kPa).

Sendo a pressão de saturação de vapor a temperatura do ambiente:

$$e_s = 0,6108 \times 10^{\left(\frac{7,5 \times t}{237,3 + t}\right)} \quad (\text{eq. 2})$$

onde e_s é a pressão de saturação de vapor a temperatura do ambiente (kPa), e t é a temperatura atual do ar ($^{\circ}\text{C}$).

E a pressão parcial de vapor:

$$e_a = \frac{\text{UR} \times e_s}{100} \quad (\text{eq. 3})$$

onde UR é a umidade relativa do ar (%) e e_s é a pressão de saturação de vapor a temperatura do ambiente (kPa).

3.3 Água no solo

A porcentagem de água no solo foi monitorada ao longo do período de estudo com sensores CS-616 (Campbell Scientific, Logan, UT, EUA), instalados nos dois tipos de solo, nas regiões das parcelas 1-4 e 5-8 (Figura 2). Os sensores foram posicionados a 15, 50, 100, 200, 300, 400 cm em ambos os tipos de solo, e abaixo disso, em intervalos de 200 cm para o solo LVd2 e 100cm para o solo LVd4, até atingirem 1000 cm. Foram utilizadas 3 repetições para cada profundidade por local. Os dados foram coletados em intervalos de 30 minutos, processados em médias diárias e estão apresentados em porcentagem (Jean Paul Laclau, comunicação pessoal).

3.4 Parcelas experimentais e crescimento da floresta

A instalação das parcelas amostrais ocorreu em datas distintas. Inicialmente, aos 4,8 anos de idade do plantio, com base em inventários de diâmetro à altura do peito (D , 1,30m acima do nível do solo) nas áreas de solo LVd2 e LVd4 (Figura 1) foram instaladas 8 parcelas amostrais de 6 linhas por 14 plantas ($\approx 504\text{m}^2$). Posteriormente, após a realização do censo dos D da área experimental (90 ha, totalizando aproximadamente 145.000 árvores) aos 5,5 anos, foram instaladas 4 novas parcelas amostrais (Figura 2) com as mesmas dimensões, compreendendo a amplitude de D existentes em cada localização.

O crescimento das árvores das 12 parcelas experimentais foi determinado por meio de medições de D e altura total (Ht) de todas as árvores no início (setembro de 2008) e no final (setembro de 2009) do período de estudo.

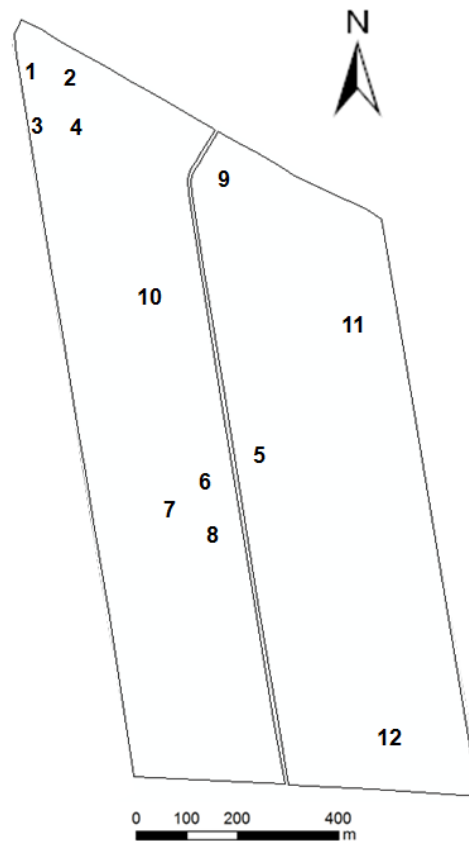


Figura 2 – Localização das 12 parcelas amostrais na área experimental. As parcelas de 1 a 8 foram instaladas aos 4,8 anos de idade do plantio, e de 9 a 12 foram instaladas posteriormente aos 5,2 anos

As árvores medidas no censo tiveram sua Ht estimada aplicando uma equação geral para toda a área experimental ($R^2 = 0,96$, $p < 0,0001$, erro = 0,08 m), ajustada utilizando dados da relação D - Ht durante a amostragem de biomassa aérea destrutiva (mais detalhes da amostragem destrutiva no item 3.5).

$$\ln Ht = 1,725 + 0,542 \times \ln D \quad (\text{eq. 4})$$

onde Ht é altura total (m) e D é o diâmetro a altura do peito (1,3 m acima do solo, cm).

3.5 Amostragem destrutiva e modelos de biomassa

Foram abatidas 40 árvores representando a amplitude da área seccional das árvores observada nas parcelas, baseando-se em medições atualizadas. As amostragens de biomassa aérea ocorreram em junho de 2008 (20 árvores, região das parcelas 1-8) e janeiro de 2009 (20 árvores, região das parcelas 9 e 10). As árvores foram separadas nos componentes lenho, casca, galhos e folhas. Para biomassa abaixo do solo, realizada em junho de 2008, 20 raízes grossas na região das parcelas 1-8 foram escavadas da base do tronco até 10 mm de diâmetro.

Após o corte, foram realizadas medições de D e Ht , determinação do peso verde por componente em campo e coleta de amostras representativas para determinação do teor de umidade. As amostras foram secas a 65° C até peso constante, visando determinar os teores de umidade para posterior cálculo da biomassa seca total de lenho, casca, galhos, folhas e raízes grossas.

Os modelos alométricos entre D e Ht e a biomassa seca de cada componente foram ajustadas utilizando o procedimento NLP do SAS (SAS Institute, Cary, NC, USA), com base na teoria da máxima verossimilhança (MV). Com base no índice de sítio ($IS > 30$ m para parcelas 1 a 4 e 9; $IS \leq 30$ m para parcelas 5 a 8 e 10), as parcelas foram agrupadas visando avaliar a necessidade de equações específicas para os grupos de IC. Foram utilizados os critérios de informação de Akaike ($AIC = -2MV + 2p$) e Bayesiano ($BIC = -2MV + p \log(n)$), onde p é o número de parâmetros e n o número de observações (SAINT-ANDRÉ et al., 2005; SINCARD et al., 2006). Modelos de biomassa com os menores valores de AIC e BIC foram escolhidos. Quando as diferenças de AIC e BIC eram menores que 1%, foram selecionados modelos com menor número de parâmetros. Tal metodologia visa identificar os efeitos da heterogeneidade da área experimental sobre as relações entre as dimensões da árvore e a biomassa seca de cada componente, e gerar estimativas mais precisas da biomassa seca dos componentes das árvores de cada parcela.

Os modelos alométricos foram desenvolvidos para cada componente utilizando o modelo:

$$B_i = a_i + b_i \times (D^2 Ht)^{c_i} \quad (\text{eq. 5})$$

onde B_i é o massa seca do compartimento i , D o diâmetro do tronco a 1,3m de altura

do solo, Ht é a altura total e a , b e c são parâmetros estimados.

3.6 Balanço de Carbono

A produtividade primária bruta (GPP) foi determinada pela soma da produtividade primária líquida acima do solo (ANPP), respiração heterotrófica das árvores acima do solo (R_P) e o fluxo do carbono para o solo (TBCF), como descrito em Giardina et al. (2003), Stape et al. (2008) e Ryan et al. (2010). Os procedimentos de amostragem de campo foram desenvolvidos visando capturar a variabilidade espacial dos fluxos de carbono da ANPP e TBCF para as 12 parcelas. Todos os fluxos calculados anualmente para o período de avaliação desse estudo, de 6 a 7 anos de idade do plantio de *E. grandis*, foram determinados em nível de parcela e estão apresentados em g de carbono (C) $m^{-2} \text{ ano}^{-1}$. A concentração de carbono nas folhas foi de 507 g kg^{-1} , na casca de 424 g kg^{-1} , e no lenho, galhos, raízes grossas e tocos de 452 g kg^{-1} . Estes valores foram determinados em sub-amostras moídas e secas de cada componente analisadas no LECO 1000 CN (Leco Corp., St. Joseph, MI, EUA) na North Carolina State University, e foram utilizados para a conversão de todos os fluxos de massa seca para carbono.

3.6.1 Fluxo de carbono para o solo

O fluxo de carbono para o solo (TBCF) foi estimado determinando as entradas e saídas (fluxos) de carbono no sistema solo-serapilheira, seguindo metodologia descrita em Giardina e Ryan (2002):

$$\text{TBCF} = F_S - F_A + \Delta(C_R + C_L + C_T) \quad (\text{eq. 6})$$

onde F_S é a emissão de acumulada anual de CO_2 do solo e F_A é a deposição acumulada anual de folheto (flores, frutos, folhas, galhos e casca), sendo Δ (delta) a representação da variação anual do carbono nas raízes grossas (C_R), serapilheira acumulada sobre o solo (C_L) e tocos de rotações anteriores (C_T). Variações no teor de carbono no solo, perdas por lixiviação, erosão ou estoque em camadas profundas foram consideradas negligenciáveis e não foram quantificadas durante o período de

estudo (GIARDINA; RYAN, 2002; SMITH, 2004).

Os pontos de amostragem de respiração do solo, serapilheira acumulada sobre o solo e deposição de folheto foram distribuídos em campo de modo a capturar a variabilidade espacial dos fluxos. A localização dos pontos compreendia tanto posições entre plantas na linha, como entre as linhas de plantio (Figura 3).

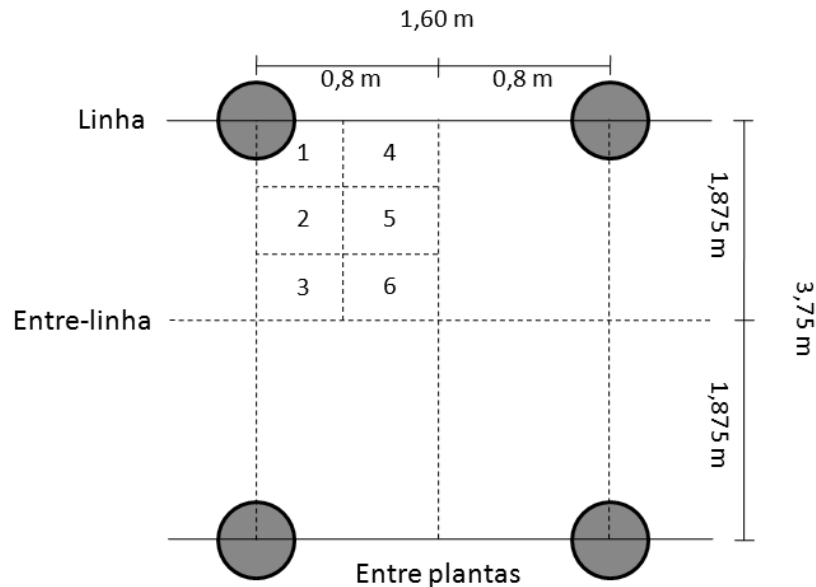


Figura 3 – Representação esquemática das posições de amostragem de emissão de CO₂ do solo, serapilheira acumulada sobre o solo e deposição de folheto. Os pontos de amostragem foram posicionados em diferentes árvores dentro de cada parcela

O fluxo de CO₂ proveniente do solo foi medido em intervalos de 2 semanas ao longo de 1 ano (26 medições durante o período de estudo), em 18 pontos por parcela (6 posições com 3 repetições), utilizando o LI-8100 (LI-COR, Lincoln, NE, EUA). Para a realização das medições, o equipamento era acoplado a anéis de PVC posicionados na camada de serapilheira e inseridos no solo até aproximadamente 5 cm de profundidade para assegurar estabilidade e evitar difusão lateral do CO₂ (DAVIDSON et al., 2002). Os anéis foram instalados no campo uma semana antes do início das medições e mantidos nas mesmas posições ao longo do período de avaliação. As medições eram realizadas sempre no período da manhã, entre 8 e 11 horas. Quantidade de água volumétrica no solo foi medida sistematicamente, adjacente aos colares de PVC usando um sensor acoplado ao LI-8100 (Type ML2X, Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK).

A serapilheira acumulada sobre o solo (horizonte O do solo) foi amostrada em 12 pontos por parcela (6 posições com 2 repetições) utilizando armação de metal de

0,25m². O material era combinado por parcela, separado em componentes (folha, galho, casca e húmus) e seco a 65°C até peso constante. Após a secagem e antes da pesagem o material era peneirado (2 mm) reduzindo a contaminação por solo mineral. Posteriormente realizou-se uma análise de teor de cinzas para avaliar a quantidade de solo mineral presente nas amostras, mesmo depois de terem sido peneiradas. Foram detectados teores de solo mineral variando de 1,7% a 5,5%, que foram desconsiderados para os cálculos finais de variação do carbono na camada de serapilheira acumulada.

Os componentes da deposição de folheto foram coletados separadamente a cada quinze dias, evitando decomposição do material nos coletores em campo. Para a fração folhas e frutos utilizou-se 12 coletores por parcela (0,25m² cada), para galhos e casca, 1 coletor por parcela correspondente a área entre 4 árvores (aproximadamente 6 m²). O material era coletado separadamente, seco a 65°C até peso constante e combinado por parcela.

A biomassa de raízes grossas por parcela (maiores que 10 mm de diâmetro) foi estimada com modelos alométricos proveniente de amostragem destrutiva de 20 árvores (metodologia descrita no item 3.5). Por ser uma área com histórico de uso do solo com plantação florestal, foi realizado o inventário (circunferência) de tocos provenientes do ciclo de eucalipto anterior (aproximadamente 900 tocos por hectare). Baseado na distribuição encontrada no inventário, 20 tocos foram completamente escavados, lavados e pesados em campo. As sub-amostras coletadas foram secas a 65°C visando a determinação do teor de umidade do material. Para determinar a decomposição dos tocos ao longo do período deste estudo, calculamos sua biomassa no momento do corte da floresta, utilizando a equação de raízes grossas (7 anos antes da amostragem dos tocos) e a sua biomassa atual, utilizando a equação de tocos. Assumindo um modelo de decomposição exponencial (em média $k = -0,2 \text{ ano}^{-1}$), foi calculada a variação de carbono nos tocos das parcelas ao longo do período de estudo (ΔC_T , eq. 6).

3.6.2 Produtividade primária líquida acima do solo

A produtividade primária líquida acima do solo (ANPP) foi estimada para o período de estudo como a somatória do acúmulo de carbono em cada componente das árvores (lenho, casca, galho e folha) mais a deposição de folheto:

$$ANPP_i = F_i + \Delta C_i \quad (\text{eq. 7})$$

onde F_i é o fluxo de carbono na deposição de folheto do compartimento i e ΔC_i é o acúmulo de carbono no componente i . A herbivoria de folhas foi considerada como nula durante o período de avaliação, devido à inexistência do ataque de pragas.

3.6.3 Respiração autotrófica acima do solo

A respiração autotrófica das árvores acima do solo (R_p) foi estimada com base na ANPP, assumindo um valor constante de eficiência de uso do carbono (CUE) de 0,53, como aplicado por Epron et al. (2011).

$$R_p = ANPP \times \frac{(1-CUE)}{CUE} \quad (\text{eq. 8})$$

Este valor foi determinado por Giardina et al. (2003) estudando respiração de crescimento e manutenção de lenho, galhos e folhas em plantações fertilizadas *Eucalyptus saligna* no Hawaii. *E. saligna* é uma espécie relacionada com o *E. grandis* estudado neste trabalho, e valores de CUE de aproximadamente 0,5 tem sido encontrado por diversas espécies arbóreas e tipos de florestas (MAIER et al., 2004; DELUCIA et al., 2007; LITTON et al., 2007; STAPE et al., 2008).

3.7 Absorção da radiação e eficiência do uso da luz na escala do povoamento

O índice de área foliar (IAF) foi estimado mensalmente de setembro de 2008 a setembro de 2009 para as 12 parcelas (18 pontos por parcela, nas mesmas posições dos anéis de PVC utilizados para medição de emissão de CO_2 do solo, Figura 3) com o equipamento LAI-2000 (LI-COR, Lincoln, NE, EUA). Foi utilizada a metodologia de dois sensores (COOPS et al., 2004). Um instalado 10 m acima do dossel, em uma torre na área experimental, medindo continuamente a radiação incidente em intervalos de 15 segundos; outro no interior das parcelas medido a radiação transmitida através do dossel (60 cm acima do solo). No início e final de cada dia de medições, os sensores foram intercalibrados para posterior correção de possíveis diferenças entre sensores. As medições foram realizadas entre 6 e 8 horas

da manhã, em dias sem vento. Posteriormente os valores de IAF medidos foram calibrados utilizando valores destrutivos de IAF (dados não apresentados).

A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) incidente foi medida na estação meteorológica presente na área experimental, utilizando o sensor BF3 (Delta-T Devices, Burwell, Cambridge, UK). A radiação fotossinteticamente ativa interceptada (APAR) pelo dossel foi calculada, em nível de parcela, utilizando o modelo de Beer-Lambert (CANNELL, 1989):

$$APAR = PAR (1 - e^{-k \cdot IAF}) \quad (\text{eq. 9})$$

onde k representa o coeficiente de extinção da radiação ao atravessar o dossel, sendo 0,5 para este estudo (SANDS; LANDSBERG, 2002; ALMEIDA et al., 2004).

Binkley et al. (2004) descreveram a produtividade das florestas em função do suprimento de recursos, capacidade de absorção e eficiência do uso dos recursos. Tal abordagem foi utilizada para caracterizar a produtividade na área experimental em nível de parcela, utilizando a eficiência de uso da radiação absorvida (LUE, g MJ⁻¹) e eficiência quântica do dossel (α , mol C mol photon⁻¹), seguindo Landsberg e Waring (1997):

$$LUE = \frac{\text{lenho NPP}}{APAR} \quad (\text{eq. 10})$$

$$\alpha = \frac{GPP}{APAR} \quad (\text{eq. 11})$$

Com as estimativas de eficiência de uso da luz e produtividade da floresta, foi determinando quanto dos ganhos em GPP e lenho NPP estavam associados à variação do índice de área foliar (IAF), radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR) e eficiência do uso da radiação (LUE).

3.8 Espacialização do balanço de carbono

Os fluxos e partição de carbono, determinados para as 12 parcelas (Figura 2), foram espacializados para toda a área experimental utilizando variáveis obtidas a partir do censo e altitude acima do nível do mar.

Os 90 hectares da área experimental foram divididos em polígonos de 1 ha (Figura 4). Com base nos dados do censo, para cada polígono foram determinados a

altitude (m), área basal (AB, $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) e índice de sítio (IS, m, média das 100 maiores árvores). As mesmas variáveis foram determinadas para as 12 parcelas experimentais. Tais variáveis foram relacionadas com os fluxos e partição de carbono, e os modelos foram aplicados a base de dados de cada polígono da área experimental, estimando assim os fluxos e partição de carbono. Foram gerados modelos utilizando altitude, AB e IS sozinhos e combinados, sendo selecionados os modelos com maiores R^2 e significância e menor erro (Tabela 7). Após a determinação dos valores para cada polígono, foram geradas superfícies utilizando krigagem, seguindo modelo esférico. Os modelos foram gerados no programa R 2.9.1 (The R Project - <http://www.r-project.org/>) e os mapas foram processados no programa ArcGIS 9.3 (ESRI, Redlands, CA, EUA).

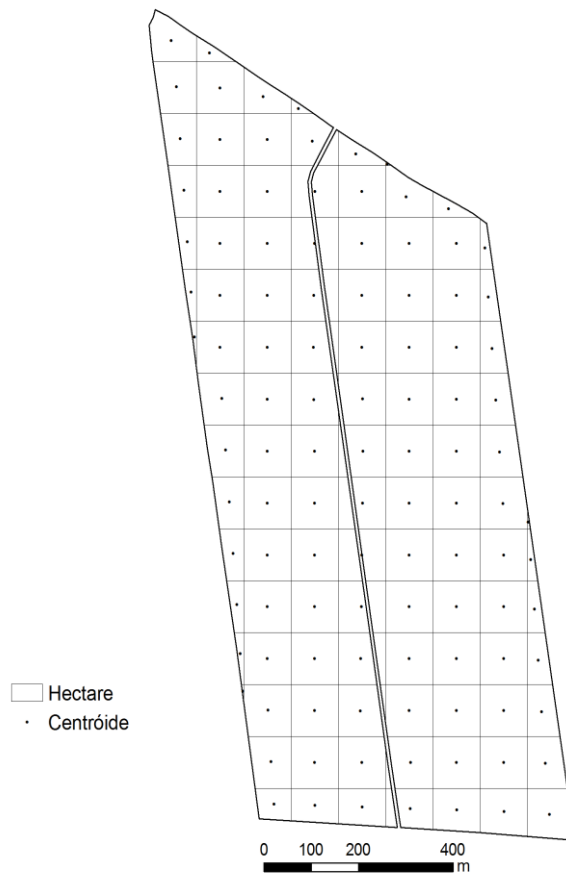


Figura 4 – Mapa da área experimental dividida em polígonos de 1 ha para realização da espacialização dos fluxos e partição de carbono

3.9 Padrões de dominância do crescimento

3.9.1 Dominância e eficiência de crescimento

Dominância de crescimento foi determinada pela classificação das árvores em ordem crescente de biomassa, avaliando o incremento acumulado de biomassa de lenho em função do estoque acumulado de biomassa de lenho.

Padrões de dominância de crescimento podem ser calculados como um único coeficiente, similar ao coeficiente de Gini, que representa a área abaixo da linha 1:1 menos a área abaixo da curva acumulada, em proporção a área total abaixo da linha 1:1 (BINKLEY et al., 2006). Quando os valores acumulativos de estoque e crescimento aumentam proporcionalmente, as observações apresentam-se exatamente sobre a linha 1:1 e o coeficiente vai à zero. Padrões de dominância positivos ocorrem quando as árvores dominantes contribuem proporcionalmente mais para o crescimento de madeira de um povoamento do que para o seu estoque de biomassa (DOI et al., 2010).

A eficiência de crescimento para cada árvore foi calculada como a razão entre o crescimento em biomassa de lenho durante o ano (kg) e a área foliar (m^2). Tal metodologia foi inicialmente proposta por Waring et al. (1980) e posteriormente utilizada em outros estudos (BINKLEY et al., 2002; FERNÁNDEZ et al., 2011).

As descrições detalhadas sobre o crescimento das árvores e os modelos alométricos de biomassa seca estão nos itens 3.4 e 3.5.

3.9.2 Parâmetros fotossintéticos

As curvas de resposta da fotossíntese (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) à concentração intercelular de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$) na folha (curvas A/C_i) foram realizadas em duas árvores dominantes, duas intermediárias e duas árvores suprimidas, em três posições da copa (terço superior, médio e inferior), em duas folhas por posição, totalizando seis curvas por árvore. Características das árvores amostradas estão apresentadas na Tabela 2. As árvores amostradas foram acessadas utilizando uma torre de 35m presente na área experimental. As medições foram realizadas em folhas totalmente desenvolvidas durante junho de 2009.

As curvas foram realizadas com um sistema portátil de medição de

fotossíntese (LI-6400, LI-COR, Lincoln, NE, EUA). Diariamente era realizada uma série de procedimentos para verificar o perfeito funcionamento do equipamento, a saber: fonte de luz interna da câmara, fluxos de ar, temperatura da câmara, precisão nas medições de concentração de CO₂ e H₂O e vazamentos da câmara. As concentrações de CO₂ utilizadas para gerar as curvas A/C_i foram 400, 300, 150, 110, 80, 50, 50, 400, 600, 800 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. A cada concentração de CO₂ intercelular, houve tempo necessário para que o coeficiente de estabilidade da fotossíntese reduzisse a menos de 0,5%. O tempo de estabilização variou de 3 a 4 minutos. Durante o período de medições, a temperatura da folha foi de $18,7 \pm 2,8$ °C e a umidade relativa no interior da câmara sempre superior a 55%. A radiação fotossinteticamente ativa no interior da câmara foi de $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, constante ao longo do processo.

A partir dos dados das curvas A/C_i foram estimadas a utilização da triose fosfato (V_{TPO} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e a taxa máxima de carboxilação da enzima Ribulose-1,5bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) (V_{cmax} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), utilizando o programa Photosyn Assitant 1.1 (PARSONS et al., 1997). Os parâmetros fotossintéticos foram estimados por meio de equações não-lineares, utilizando o modelos descrito inicialmente por Farquhar et al. (1980), posteriormente aprimorado por diversos autores.

Tabela 2 – Características das árvores dominantes (Dom), intermediárias (Interm) e suprimidas (Sup) amostradas para a realização das curvas A/C_i

Variável	Unidade	Dom 1	Dom 2	Interm 1	Interm 2	Sup 1	Sup 2
DAP (cm)	cm	19,89	18,94	13,46	14,83	10,22	11,30
Altura total (m)	m	27,03	26,40	22,41	23,48	19,64	20,61
Lenho	kg	156,81	138,74	59,21	75,43	29,59	38,14
Casca	kg	13,26	11,88	5,55	6,88	2,99	3,75
Galho Total	kg	10,02	8,47	2,66	3,68	1,09	1,50
Folha Total	kg	7,11	6,05	2,01	2,74	0,87	1,17
Biomassa aérea total	kg	187,20	165,14	69,44	88,74	34,54	44,56
Raio médio da copa	m	2,02	1,87	1,24	1,37	1,00	1,07
Altura da copa	m	6,83	6,52	4,65	5,14	3,42	3,85
Área foliar	m ²	48,03	41,53	15,47	20,37	7,30	9,53

3.9.3 Propriedades fisiológicas, morfológicas e químicas das folhas

Após as medições das curvas A/C_i as folhas medidas foram coletadas, para determinação de área foliar específica (AFE, $m^2 kg^{-1}$), massa foliar por área (MFA, $g m^{-2}$) e concentração de nitrogênio ($g m^{-2}$). Ainda verdes, conservadas em gelo, cada folha foi escaneada e teve sua área determinada individualmente por um algoritmo escrito em MATLAB 7 (Yann Nouvellon, comunicação pessoal). As folhas foram secas a $60\text{ }^\circ C$ até peso constante para medições do peso seco. Os teores de nitrogênio ([N]) e foram analisados no Laboratório de Ecologia Isotópica, CENA, USP.

3.10 Absorção da radiação e eficiência do uso da luz na escala da árvore

Para calcular a radiação absorvida pelas árvores foi utilizado o MAESTRA (WANG; JARVIS, 1990; MEDLYN, 2004), um detalhado modelo ecofisiológico de absorção da radiação, fotossíntese e transpiração, em escala individual (da árvore). O MAESTRA foi escolhido, pois representa tridimensionalmente cada copa que constitui o dossel da floresta, permitindo assim o estudo de absorção da radiação e eficiência do uso da luz absorvida para cada árvore individualmente, considerando o sombreamento pelas copas vizinhas. O MAESTRA já foi aplicado com sucesso tanto para espécies coníferas quanto folhosas (WANG; JARVIS, 1990; BAUERLE et al., 2004; BOWDEN; BAUERLE, 2008), incluindo o *Eucalyptus* (LEUNING et al., 1991; BINKLEY et al., 2010).

A parametrização das características estruturais das copas das árvores das 12 parcelas experimentais foi realizada com base nos dados coletados durante as amostragens destrutivas de biomassa em 40 árvores (ver item 3.5 Amostragem destrutiva e modelos de biomassa). A partir de medições de altura total, altura até a base da copa e dos raios da base da copa (paralelo e perpendicular às linhas de plantio) foram geradas equações baseadas nas variáveis independentes D e Ht , para determinar suas dimensões (Figura 5). As equações foram ajustadas utilizando o procedimento NLP do SAS (SAS Institute, Cary, NC, USA), com base na teoria da máxima verossimilhança. Esse procedimento foi aplicado visando avaliar a necessidade de equações específicas para duas classes de IS determinadas para a área experimental (as mesmas utilizadas para os modelos alométricos) ou uma

equação geral para toda a área. A comparação entre modelos específicos ou globais para cada variável foi feita utilizando os critérios de informação de Akaike e Bayesiano (SAINT-ANDRÉ et al., 2005). Houve a necessidade de equações específicas para cada classe de IS (Tabela 3).

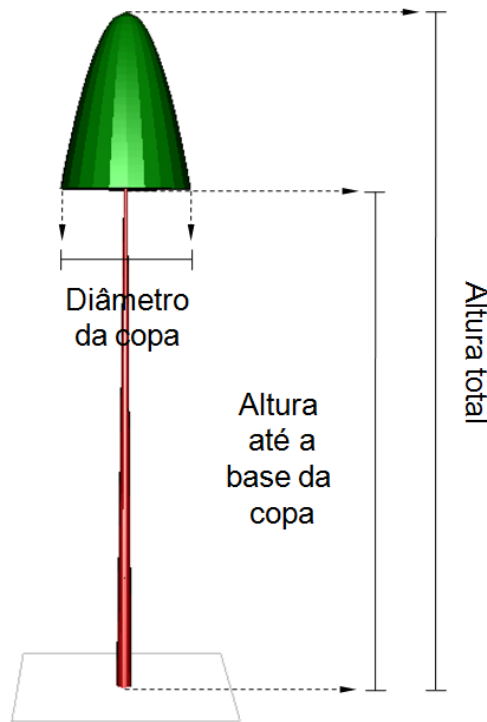


Figura 5 – Medições de altura total, altura até a base da copa e dos raios da base da copa (paralelo e perpendicular às linhas de plantio) realizadas em 40 árvores durante amostragem destrutiva

A área foliar individual ($\text{m}^2 \text{ árvore}^{-1}$) de cada árvore das 12 parcelas foi calculada utilizando equações alométricas, baseadas em D e Ht , específicas para cada classe de IS (Tabela 3), ajustadas pelo procedimento NLP do SAS (SAS Institute, Cary, NC, USA). Para ajustar as equações, a área foliar por árvore foi determinada pela multiplicação da biomassa de folhas quantificada durante campanhas de amostragem destrutiva (ver item 3.5 Amostragem destrutiva e modelos de biomassa), pela área foliar específica média de cada terço da copa (AFE, g cm^{-2}). A AFE foi determinada pela divisão da área verde (calculada por meio de imagens escaneadas das amostras de folhas e um programa desenvolvido em Matlab 7 por Yann Nouvellon) pelo peso seco da amostra (seco em estufa até peso constante a 65°C). Foram medidas 60 folhas totalmente desenvolvidas por árvore, 20 folhas por terço da copa.

Tabela 3 – Modelos ponderados finais das variáveis estruturais das copas. Números da coluna “Amostragem” representam campanhas de amostragem destrutiva combinadas para gerar os modelos ponderados finais. Todos os modelos apresentaram significância $<0,001$

Variável	Amostragem Parcela #	Modelo	<i>n</i>	<i>R</i> ²	Erro	Valor médio
Altura total (m)	1, 2, 3, 4, 9	$\ln Ht = 1,59 + 0,60 \ln D$	20	0,97	1,10	21,31
	5, 6, 7, 8, 10	$\ln Ht = 1,86 + 0,48 \ln D$	20	0,94	1,07	19,09
Altura do início da copa (m)	1, 2, 3, 4, 9	$\ln Ht = 1,69 + 0,49 \ln D$	20	0,90	1,13	17,59
	5, 6, 7, 8, 10	$\ln Ht = 2,02 + 0,33 \ln D$	20	0,83	1,16	15,58
Raio da copa paralelo à linha (m)	1, 2, 3, 4, 9	$Rpa = 0,75 + 0,71 D^2 Ht$	20	0,61	0,34	1,19
	5, 6, 7, 8, 10	$Rpa = 0,74 + 1,35 D^2 Ht$	20	0,77	0,29	2,61
Raio da copa perpendicular à linha (m)	1, 2, 3, 4, 9	$Rpe = 0,83 + 0,45 D^2 Ht$	20	0,43	0,31	1,12
	5, 6, 7, 8, 10	$Rpe = 0,77 + 1,01 D^2 Ht$	20	0,62	0,31	1,21
Área foliar (m ² árvore ⁻¹)	1, 2, 3, 4, 9	$AF = 2,29 + 27,14 D^2 Ht$	20	0,94	4,77	20,16
	5, 6, 7, 8, 10	$AF = 1,05 + 43,28 D^2 Ht$	20	0,91	5,97	20,49

A sazonalidade da área foliar por árvore em cada parcela ao longo do ano foi determinada baseando-se nos valores de índice de área foliar (IAF) medidos mensalmente em cada parcela ao longo do período de estudo (para descrição detalhada das medições de IAF ver item 3.7 Absorção da radiação e eficiência do dossel na escala do povoamento).

Os ângulos de inclinação foliar foram medidos em 20 folhas para cada terço da copa, nas 40 árvores amostradas destrutivamente, utilizando um transferidor de ângulos (Figura 6). Considerou-se formato de copa elipsoidal (CAMPBELL; NORMAN, 1998).

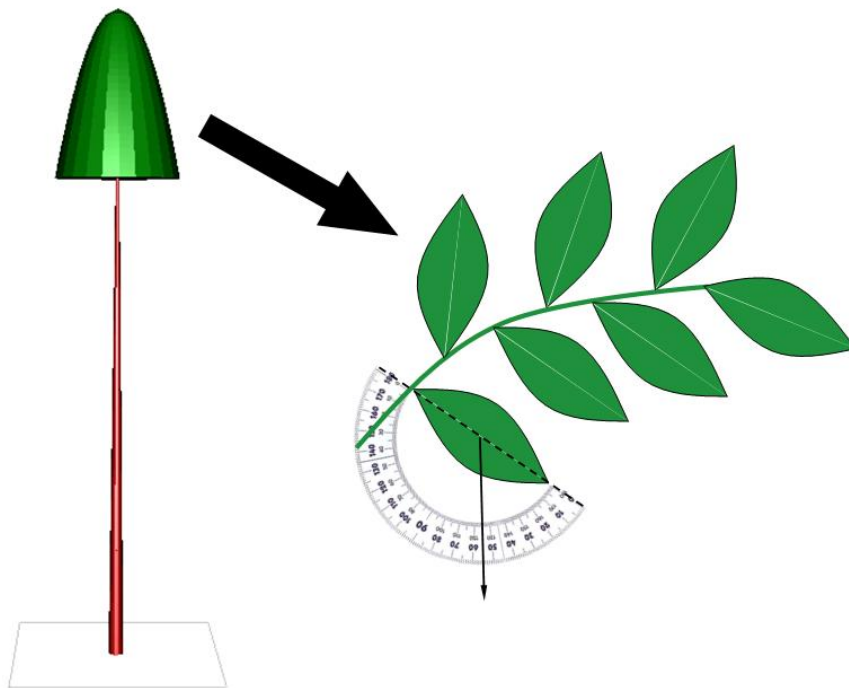


Figura 6 – Representação esquemática do método de medição do ângulo de inclinação foliar. Uma folha perfeitamente vertical apresenta ângulo de inclinação de 90° , já uma folha perfeitamente horizontal apresenta ângulo de inclinação de 0°

A refletância e transmitância das folhas do dossel e refletância da superfície do solo, nos comprimentos de onda PAR e infravermelho próximo (NIR) foram determinadas com base em imagens do satélite MODIS e sensores de campo em plantações de eucalipto no estado de São Paulo (LE MAIRE et al., 2011). Para a refletância das folhas utilizou-se 0,06 e 0,38; para a transmitância das folhas utilizou-se 0,04 e 0,45; e para a refletância do solo utilizou-se 0,08 e 0,22, para os comprimentos de PAR e NIR respectivamente.

A PAR incidente diária foi medida com o sensor BF3 (Delta-T Devices, Burwell, Cambridge, UK) da estação meteorológica presente na área experimental.

O posicionamento das árvores nas parcelas foi determinado com base no espaçamento de plantio (1,60 m entre plantas e 3,75 m entre linhas, Figura 7).

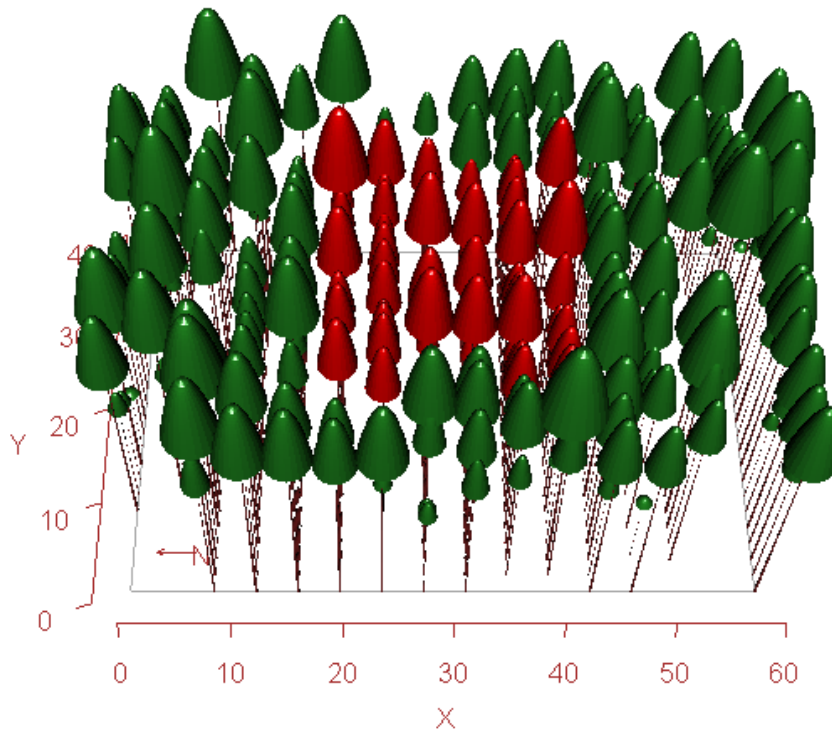


Figura 7 - Representação esquemática em escala do posicionamento e tamanho das árvores presentes na parcela 1. As copas vermelhas representam as árvores da parcela útil e as copas verdes representam as cinco linhas de bordadura, inseridas visando contabilizar o efeito do sombreamento entre árvores na absorção da radiação ao longo do período de estudo. A figura foi gerada utilizando o programa Maeswrap, escrito em R por Remko Duursma

Após caracterização completa do dossel das parcelas, o modelo calculou em intervalos de 30 minutos a absorção da radiação para cada metro quadrado de folhas em cada copa de cada árvore, nos comprimentos de onda PAR e NIR, aplicando como sub-modelo a metodologia de Norman e Welles (1983) para contabilizar a dispersão da radiação, a proporção de energia radiante direta e difusa e a posição do sol.

Para as simulações foram consideradas como árvores alvo todas as árvores (84 por parcela) de cada uma das 12 parcelas. Foram avaliadas 5 linhas de borda ao redor de cada parcela para contabilizar o efeito do sombreamento das árvores vizinhas sobre as árvores alvo. Dessa forma, cada árvore alvo possui 5 linhas de árvores vizinhas ao redor. O comprimento do caminho da radiação ao penetrar no dossel foi calculado considerando a distribuição da área foliar e dos ângulos foliares médios ao longo dos três terços da copa. As radiações direta e difusa foram tratadas separadamente, sendo a transmissão da PAR difusa quantificada pelo método de Norman (1979).

A eficiência do uso da luz (LUE, g MJ^{-1}) foi calculada como a produção de madeira de cada árvore alvo de cada parcela ($\text{g árvore}^{-1} \text{ano}^{-1}$) dividida pela radiação fotossinteticamente absorvida (APAR, MJ ano^{-1}). As descrições detalhadas sobre o crescimento das árvores e os modelos de biomassa estão nos itens 3.4 e 3.5.

A influência do tamanho das árvores foi avaliada classificando as árvores por biomassa aérea (todas as parcelas conjuntamente) de pequenas até grandes e observando os padrões na produção de madeira, APAR e LUE com o aumento da dominância.

3.11 Análises estatísticas

Os ajustes dos modelos alométricos de biomassa para os componentes foram feitos utilizando o programa estatístico SAS (SAS Institute, Cary, NC, EUA). As regressões para análise dos padrões de produtividade de madeira, alocação de carbono e eficiência do uso da radiação em relação ao gradiente de produtividade, tanto em escala de povoamento quanto em escala de árvore foram feitas no programa R (The R Project - <http://www.r-project.org/>). Foi utilizado o coeficiente de determinação (R^2), valor de significância (p) e erro padrão médio do resíduo para avaliar quantitativamente a relação entre as variáveis. Os conjuntos de dados foram testados quanto a sua normalidade e homocedasticidade da variância.

Foram realizadas análises de variância para as variáveis morfológicas (AFE, MFA) e fisiológicas ($[N]$, J_{\max} , V_{cmax} e V_{TPU}), para cada terço da copa, para árvores suprimidas, intermediárias e dominantes. No caso de efeitos significativos, testes de comparação de médias pelo método de Tukey com nível de significância de 0,05 foram utilizados. Foi utilizado o programa estatístico SAS (SAS Institute, Cary, NC, EUA).

4 RESULTADOS

4.1 Caracterização climática

As variáveis climáticas ao longo do período de estudo (de outubro de 2008 a setembro de 2009) mostraram sazonalidade climática similar ao histórico da região (Figura 8). Para a região de Itatinga, os padrões de clima Cwa (Köppen), com verões chuvosos e invernos secos foram típicos.

A média de temperatura do período foi de 19,5 °C, sendo fevereiro e março de 2009 os meses mais quentes (22,2 °C) e junho de 2009 o mês mais frio (14,5 °C). Durante o ano avaliado, 46% dos dias apresentaram a temperatura média acima de 20°C e apenas 10% abaixo de 15 °C. Mínimas absolutas de 5 °C ocorrem na manhã um dia de junho de 2009, sem ocorrência de geadas. Temperaturas máximas absolutas acima de 30 °C foram observadas durante alguns dias no período de outubro de 2008 a março de 2009 (Figura 8a).

A umidade relativa média mensal teve pouca variação ao longo do ano (média de 77,3%, CV de 5%), sendo mínima em agosto de 2009 (71,5%) e máxima em janeiro de 2009 (81,8%). Valores abaixo de 60% ocorreram apenas em 8% dos dias do período estudado (Figura 8b).

O déficit de pressão de vapor (VPD) médio para o período oscilou de 0,32 kPa em julho de 2009 a 0,74 kPa em dezembro de 2008 (média geral de 0,52 kPa, Figura 8c). Valores críticos acima de 1 kPa ocorreram em 10% dos dias do ano. O DPV mínimo diário foi de 0,07 kPa em um dia de julho de 2009, com baixa temperatura do ar (12°C) e alta umidade relativa (95%), atingindo seu máximo valor diário em outubro de 2008 (1,54 kPa) quando a temperatura foi de 26 °C e a umidade relativa de 53%.

A precipitação no período foi de 1646 mm, 22% maior do que a média anual histórica da região (1350 mm). Os meses mais chuvosos foram janeiro e fevereiro de 2009, com 390 mm e 219 mm, respectivamente. O mês mais seco foi novembro de 2008 (41 mm). Com exceção de novembro, todos os outros meses apresentaram mais de 70 mm de precipitação (Figura 8d).

A PAR foi em média 45% da radiação global incidente na área experimental ao longo do ano, com característica sazonalidade ao longo dos meses do ano (Figura 8e), mostrando maiores valores no verão, nos meses de novembro e

dezembro, reduzindo nos meses de inverno, junho e julho. Um dia típico de verão (média para dezembro) recebeu aproximadamente o dobro da radiação PAR ($10,3 \text{ MJ m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) comparativamente a um dia típico de inverno ($4,6 \text{ MJ m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$). Os dias com maior incidência de PAR também foram mais quentes (alta temperatura do ar), mais secos (baixa umidades relativa do ar) e tiveram os mais elevados valores de DPV (Figura 9).

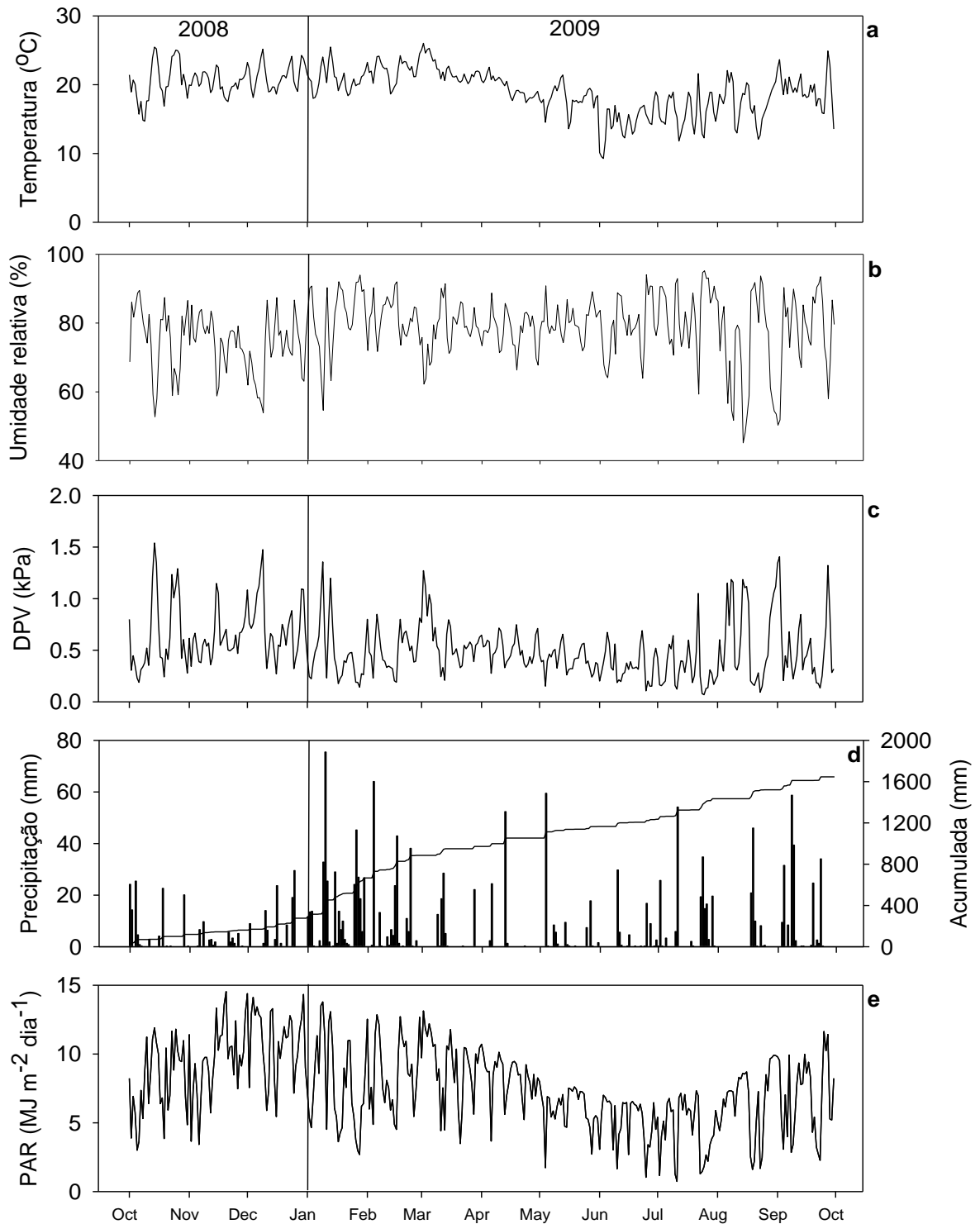


Figura 8 – Temperatura (a), umidade relativa do ar (b), déficit de pressão de vapor (c), precipitação diária e acumulada (d), e PAR (e), em valores diários para o período de outubro de 2008 a outubro de 2009. As variáveis climáticas apresentadas foram medidas na estação meteorológica localizada na área experimental

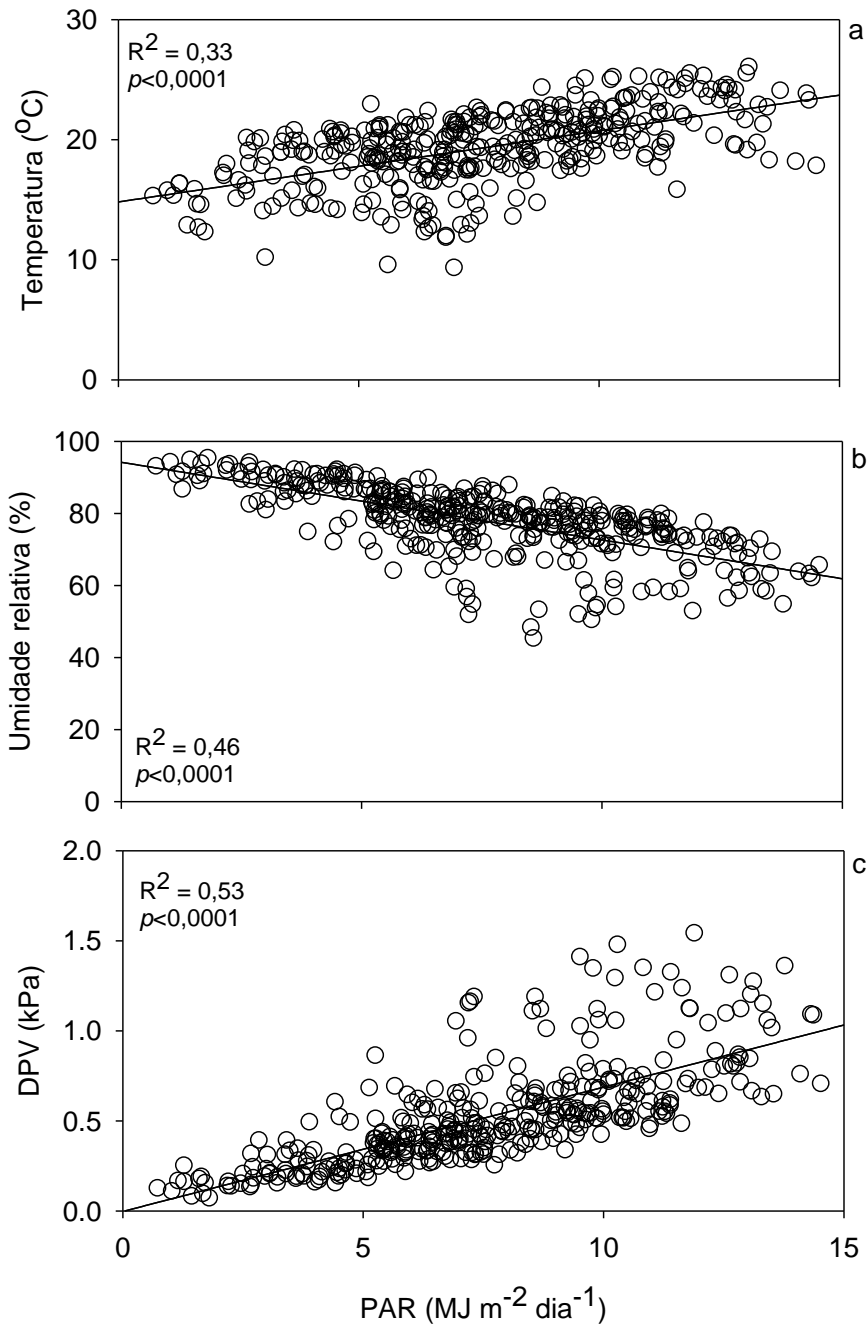


Figura 9 – Relação da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) incidente diária com temperatura (a), umidade relativa (b) e déficit de pressão de vapor (VPD, c) médios diários

4.2 Variabilidade da disponibilidade hídrica do solo

A diferença textural do solo da área experimental (Tabela 1, Figura 1) resultou em significativa variabilidade da dinâmica da água ao longo do perfil para diferentes profundidades e também sua disponibilidade ao longo do período de estudo (outubro

de 2008 a setembro de 2009). Para ambos os tipos de solo, as camadas superficiais mostraram maiores oscilação ao longo do período, sendo que as amplitudes reduziram em camadas mais profundas (Figura 10).

A diferença no teor de argila do solo entre o LVd2 (40%) e o LVd4 (20%) resultou em diferenças na dinâmica da água ao longo do perfil do solo. O grande volume de chuvas nos meses de dezembro de 2008 e janeiro e fevereiro de 2009 (acumulado de 724 mm), que foi detectado de imediato até a profundidade de 1 m em ambos os tipos de solo, foi capturada em meados fevereiro a 3m no solo menos argiloso (LVd4). Já no solo mais argiloso (LVd2), a água foi percebida em menor intensidade e apenas em meados de março, mostrando o efeito textural do solo sobre a da movimentação da água em profundidade (Figura 10).

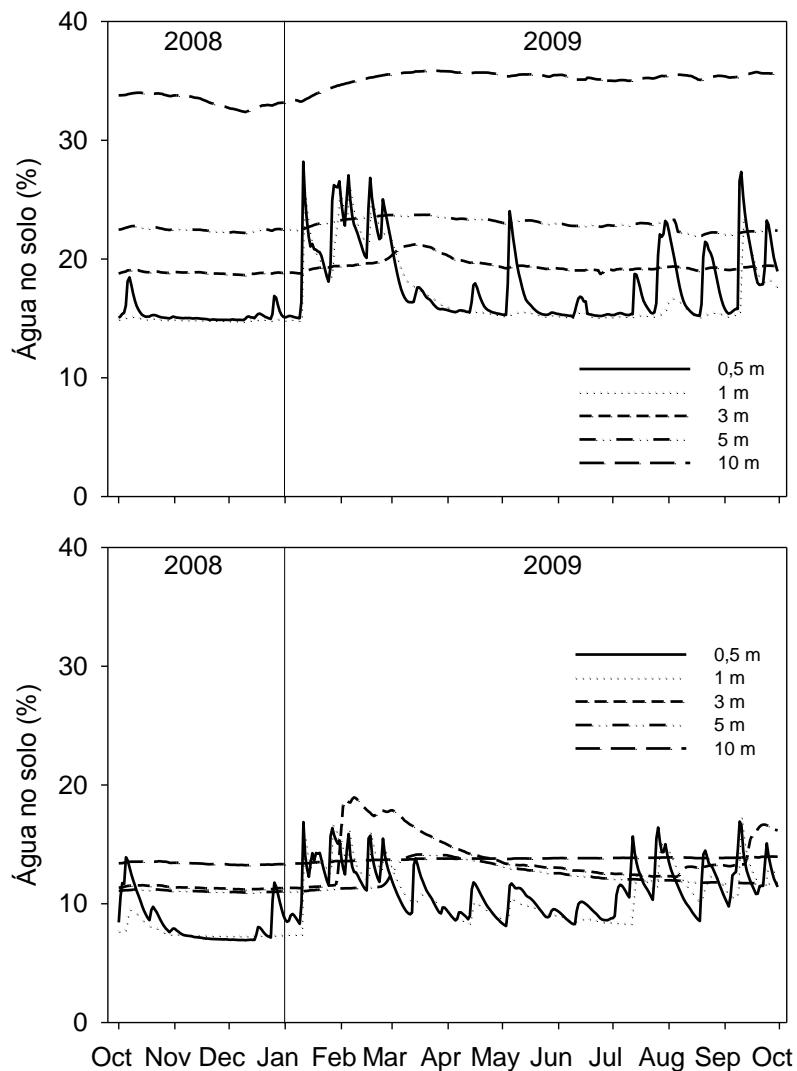


Figura 10 – Água no solo, para as profundidades de 0,5m, 1m, 3m, 5m, e 10m para os solos LVd2 (acima) e LVd4 (abaixo)

Avaliando a quantidade de água média no solo até 3 m de profundidade, foi possível observar grande diferença entre os tipos de solo (Figura 11). Ao longo do ano, em média, o solo LVd2 (40% de argila) apresentou 57% mais água que o solo LVd4 (20% de argila) (17,8% versus 11,3%). Os valores mais elevados de água no solo ocorreram em fevereiro e março para ambos os solos, com aproximadamente 24% para o LVd2 e 17% para o LVd4, após precipitação acumulada de 724mm (dezembro, janeiro e fevereiro, Figura 11).

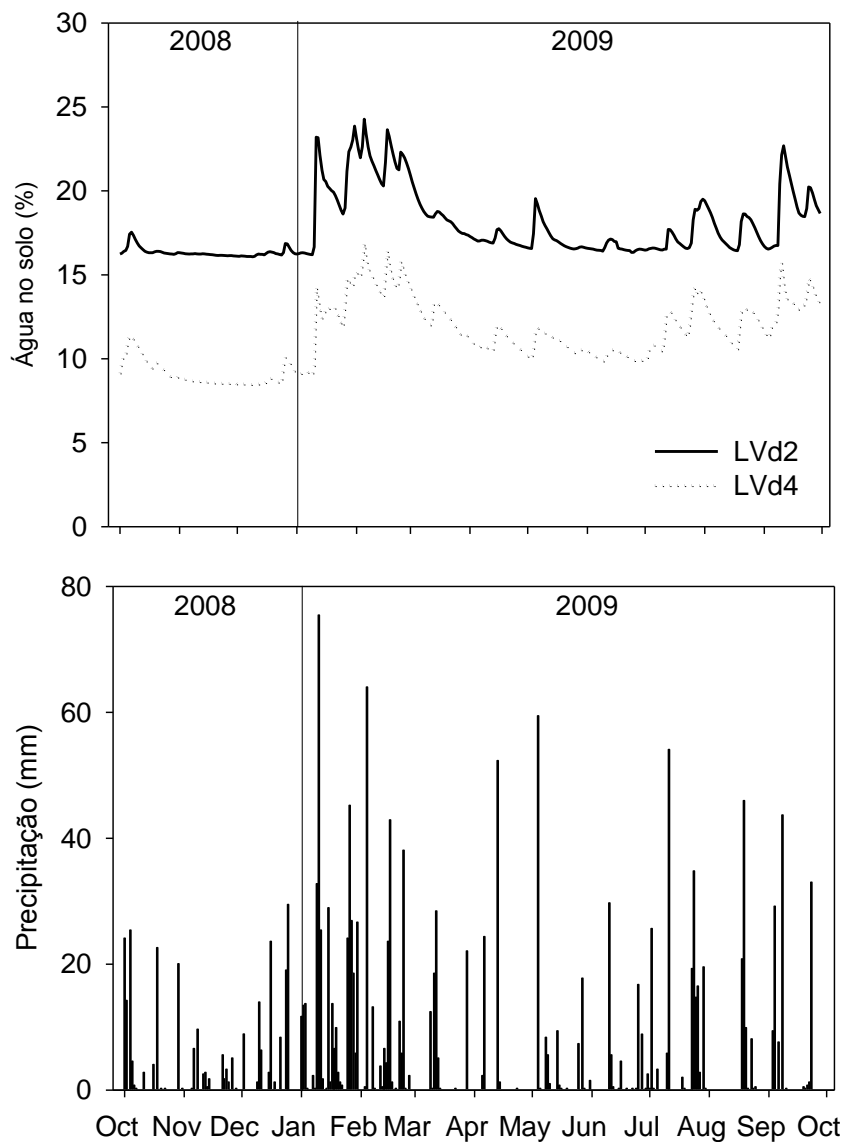


Figura 11 – Água no solo média das profundidades 0,5 m, 1 m e 3 m para os tipos de solo da área experimental (acima) e a precipitação diária ao longo do período de estudo (abaixo).

4.3 Ecologia da produção na escala do povoamento

4.3.1 Alometria

A heterogeneidade da área experimental afetou a relação entre as dimensões das árvores (diâmetro e altura) e a biomassa seca (BS) dos componentes (Figura 12). Exceto pelo componente casca, que foi precisamente predito com um modelo de biomassa global, o critério AIC mostrou que a relação D^2Ht e a biomassa seca de todos os outros componentes vivos foram dependentes das características do sítio onde estão localizadas as parcelas (Figura 12, Tabela 4).

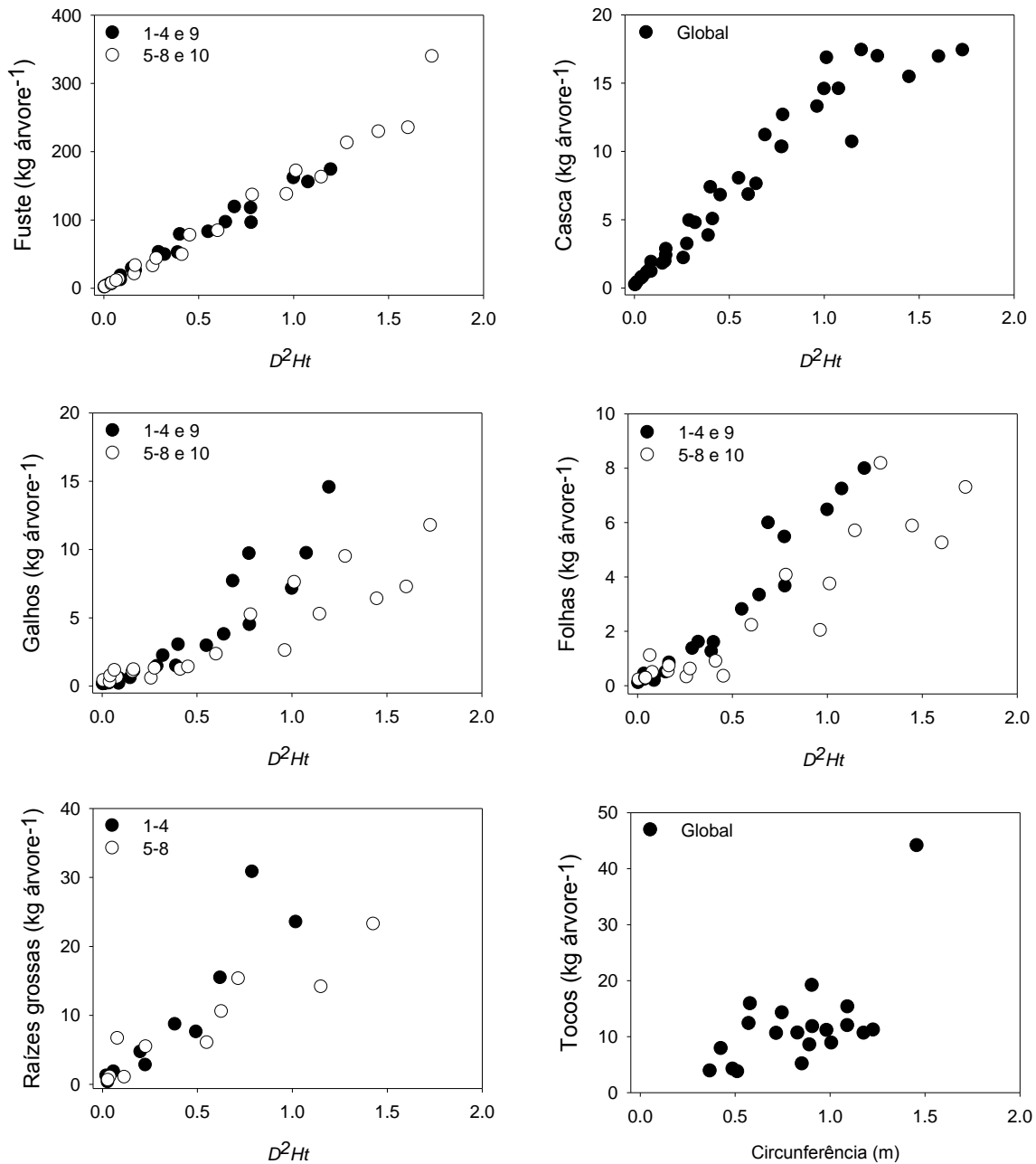


Figura 12 – Biomassa seca em função de D^2Ht para componentes vivos, ou em função da circunferência ao nível do solo para tocos. Símbolos representam campanhas de amostragem destrutiva ao redor de parcelas experimentais combinadas para gerar modelos finais ponderados de biomassa seca (ver Figura 2 para localização das parcelas)

Tabela 4 – Modelos ponderados finais de biomassa seca (BS) por componente. Números da coluna “Amostragem” representam campanhas de amostragem destrutiva combinadas para gerar os modelos ponderados finais de biomassa seca

Componente	Amostragem Parcela #	Modelo	<i>n</i>	<i>R</i> ²	Erro kg árvore ⁻¹	Valor kg
Folhas	1, 2, 3, 4, 9	BS = 0,197 + 3,576 (<i>D</i> ² <i>Ht</i>) ^{1,345}	20	0,94	0,665	2,57
	5, 6, 7, 8, 10	BS = 0,111 + 6,389 (<i>D</i> ² <i>Ht</i>) ^{1,345}	20	0,94	0,666	2,49
Galhos	1, 2, 3, 4, 9	BS = 0,409 + 4,630 (<i>D</i> ² <i>Ht</i>) ^{1,401}	20	0,85	1,385	2,05
	5, 6, 7, 8, 10	BS = 0,110 + 9,020 (<i>D</i> ² <i>Ht</i>) ^{1,401}	20	0,86	1,557	2,99
Casca	global	BS = 12,483 (<i>D</i> ² <i>Ht</i>) ^{0,901}	40	0,93	1,627	6,91
Lenho	1, 2, 3, 4, 9	BS = 137,885 <i>D</i> ² <i>Ht</i>	20	0,99	7,523	73,11
	5, 6, 7, 8, 10	BS = -0,578 + 147,144 <i>D</i> ² <i>Ht</i>	20	0,97	9,304	59,43
Raízes	1, 2, 3, 4, 9	BS = 16,336 <i>D</i> ² <i>Ht</i>	10	0,87	2,807	8,35
	5, 6, 7, 8, 10	BS = 25,263 <i>D</i> ² <i>Ht</i>	10	0,84	4,364	9,64
Tocos	global	BS = 14,018 <i>C</i>	20	0,38	6,968	11,99

4.3.2 Crescimento da floresta e estoque de carbono

A produtividade do povoamento apresentou forte diferença ao longo da área experimental. O índice de sítio (IS, altura média das quatro maiores árvores de cada parcela) variou de 28,0 m (parcela 10 localizada em área de solo com baixo teor de argila) a 34,6 m (parcela 1, localizada na parte mais baixa do terreno em com solo com maior teor de argila). Os valores de área basal (AB) seguiram o mesmo padrão, variando de 23,0 m² ha⁻¹ na parcela 10 até 31,9 m² ha⁻¹ na parcela 1 (aumento de 39%; Figura 2 e Tabela 5). A altitude das parcelas mostrou forte relação negativa tanto com IS quanto com AB (Figura 13).

Tabela 5 – Características biométricas e estoque de carbono para os diferentes componentes da floresta para as 12 parcelas experimentais. Ver Figura 1, Figura 2 e Tabela 1 para a distribuição do tipo de solo, localização das parcelas e atributos físicos e químicos do solo da área experimental

Parcela #	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Altitude (m)	726	730	727	731	756	755	755	756	740	747	746	756
Índice de sítio (m, 6anos)	34,6	33,5	34,0	33,7	29,6	29,3	29,2	29,0	33,1	28,0	32,5	31,3
Área basal (m ² ha ⁻¹ , 6 anos)	31,9	30,8	28,1	28,3	24,3	23,8	23,7	24,0	28,6	23,0	28,4	23,0
<i>Estoque de C (Mg ha⁻¹)</i>												
Floresta												
Folhas	2,9	2,7	2,4	2,5	2,9	2,8	2,9	2,8	2,4	2,6	2,3	1,8
Galhos	3,5	3,3	2,9	3,1	3,7	3,5	3,6	3,5	2,8	3,2	2,7	2,2
Casca	7,1	6,7	6,0	6,1	5,0	4,9	5,0	4,9	6,2	4,6	6,0	4,7
Lenho	84,3	80,0	70,8	73,5	61,2	59,7	60,9	59,8	73,1	55,8	70,4	55,1
Raízes grossas (>10mm)	10,1	9,6	8,4	8,8	10,6	10,3	10,5	10,3	8,7	9,6	8,4	6,6
Serapilheira												
Folhas	1,3	1,4	1,1	1,1	1,3	1,2	1,4	1,4	1,2	1,4	1,2	1,6
Galhos	4,7	4,5	3,7	3,6	4,4	4,6	4,1	4,7	3,9	4,5	5,3	5,1
Casca	0,6	0,4	0,4	0,5	0,4	0,5	0,6	0,7	0,4	0,9	0,6	0,7
Fração fragmentada	2,9	3,0	2,6	2,6	1,8	2,1	1,8	2,1	2,9	2,5	2,4	2,2
Tocos	3,4	3,6	6,5	3,3	8,1	7,6	8,1	8,8	-	5,8	6,3	5,3
Total	120,7	115,2	104,9	105,1	99,3	97,3	98,9	99,0	101,7	90,8	105,7	85,3

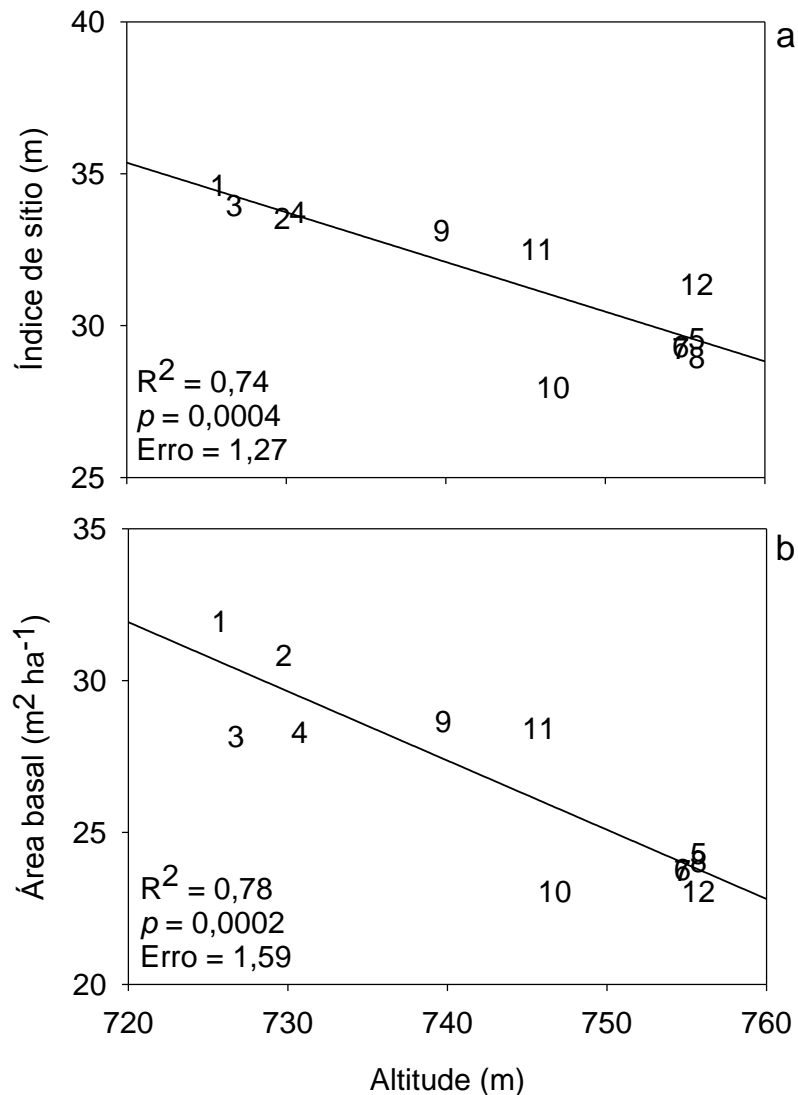


Figura 13 – Relação linear negativa entre altitude e índice de sítio (a) e altitude e área basal (b) para as 12 parcelas experimentais. Os números representam a localização das parcelas na área experimental (ver Figura 2)

O estoque de carbono na floresta, considerando os componentes das árvores (acima e abaixo do solo), a serapilheira acumulada sobre o solo (Horizonte O) e os tocos provenientes de rotações anteriores, variou de 85 Mg C ha^{-1} a 121 Mg C ha^{-1} ao longo do gradiente de produtividade, com o coeficiente de variação de 9,2% (Tabela 5). Em média, considerando todas as parcelas experimentais, as raízes grossa ($>10\text{mm}$), lenho, casca, galhos e folhas contabilizaram com 10,7%, 76,3%, 6,4%, 3,6% e 3,0% do total de carbono estocado nas árvores no final do período de estudo. Parcelas com maiores estoque de C acima do solo também mostraram maiores ANPP ($R^2 = 0,35$, $p = 0,05$).

O índice de área foliar médio (IAF) para todas as parcelas ao longo do período de estudo foi de $3,05 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ (Tabela 6), mostrando um baixo coeficiente de variação da média anual entre as parcelas ($\text{CV} = 2,3\%$).

4.3.3 Fluxos e partição de carbono

Foi observada uma forte variabilidade dos fluxos e partição de C ao longo das 12 parcelas avaliadas (Tabela 6).

Tabela 6 – Fluxos e partição de carbono e eficiência do uso da luz para as 12 parcelas distribuídas ao longo da área experimental. Ver Figura 1, Figura 2 e Tabela 1 para a distribuição do tipo de solo, localização das parcelas e atributos físicos e químicos do solo da área experimental

Parcela #	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Fluxos (g C m⁻² ano⁻¹)</i>												
ANPP	1.536	1.791	1.208	1.642	1.405	1.329	1.435	1.351	1.586	1.528	1.340	1.222
Folhas	309	333	293	313	293	302	303	302	334	319	308	325
Galhos	254	367	262	423	232	201	252	296	262	269	250	175
Casca	150	169	100	112	104	107	120	101	136	106	95	89
Lenho	823	923	554	794	777	719	760	653	855	834	687	633
TBCF	760	754	691	497	992	833	849	833	785	1.235	1.087	1.024
Emissão de CO ₂ do solo	1.135	1.205	1.111	1.053	1.464	1.275	1.326	1.384	1.154	1.615	1.558	1.456
Folhedo	536	673	500	693	434	449	479	548	555	461	484	442
Decomposição de tocos	-48	-62	-57	-32	-183	-163	-170	-190	-	-120	-134	-109
Crescimento de raízes	98	110	66	95	133	124	130	112	102	143	82	76
Incremento de serapilheira	111	174	70	74	12	47	42	75	84	58	65	44
R _p	1.362	1.588	1.072	1.456	1.246	1.179	1.272	1.198	1.407	1.355	1.188	1.084
GPP	3.658	4.132	2.971	3.595	3.643	3.341	3.557	3.383	3.778	4.118	3.615	3.329
<i>Partição (fração)</i>												
Lenho NPP : ANPP	0,54	0,52	0,46	0,48	0,55	0,54	0,53	0,48	0,54	0,55	0,51	0,52
Lenho NPP : GPP	0,22	0,22	0,19	0,22	0,21	0,22	0,21	0,19	0,23	0,20	0,19	0,19
ANPP : GPP	0,42	0,43	0,41	0,46	0,39	0,40	0,40	0,40	0,42	0,37	0,37	0,37
TBCF : GPP	0,21	0,18	0,23	0,14	0,27	0,25	0,24	0,25	0,21	0,30	0,30	0,31
R _p : GPP	0,37	0,38	0,36	0,41	0,34	0,35	0,36	0,35	0,37	0,33	0,33	0,33
<i>Atributos da radiação</i>												
Índice de área foliar (m ² m ⁻²)	3,07	3,16	3,11	3,07	2,99	3,08	2,98	3,10	3,10	2,92	2,97	3,00
APAR (MJ m ⁻² ano ⁻¹)	2180	2205	2192	2180	2150	2178	2149	2182	2188	2132	2150	2161
LUE (lenho NPP:APAR, g C MJ ⁻¹)	0,38	0,42	0,25	0,36	0,36	0,33	0,35	0,30	0,39	0,39	0,32	0,29
LUE (ANPP:APAR, g C MJ ⁻¹)	0,70	0,81	0,55	0,75	0,65	0,61	0,67	0,62	0,73	0,72	0,62	0,57
α (GPP:APAR, mol C mol fótons ⁻¹)	0,030	0,034	0,025	0,030	0,031	0,028	0,030	0,028	0,031	0,035	0,030	0,028

A produtividade primária líquida acima do solo (ANPP) aumentou em 48% da parcela de menor (1208 g C m⁻² ano⁻¹) para a parcela de maior produtividade (1791 g C m⁻² ano⁻¹). O efeito da variabilidade do sítio experimental foi maior na produtividade de lenho (lenho NPP) do que na ANPP, aumentando em 67% (de 554 g C m⁻² ano⁻¹ a 923 g C m⁻² ano⁻¹). O lenho NPP mostrou significativa relação positiva com o GPP da floresta (Figura 14a).

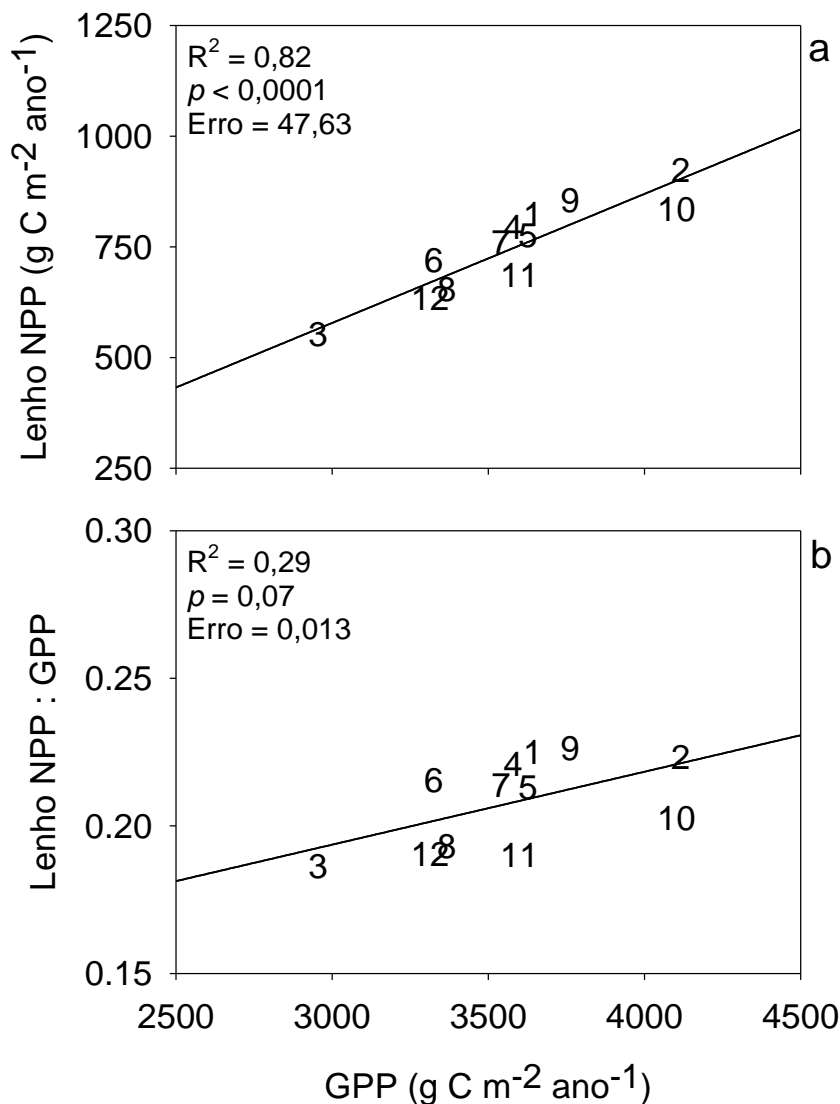


Figura 14 – Elevação linear de lenho NPP (a) e partição para lenho NPP (b) em função do aumento de GPP. Os números representam a localização das parcelas na área experimental (ver Figura 2)

O fluxo total de carbono para o solo (TBCF) variou de 497 g C m⁻² ano⁻¹ (parcela 4, GPP moderada) até 1235 g C m⁻² ano⁻¹ (parcela 10, alta GPP), e não apresentou relação significativa com o gradiente de produtividade observado no sítio

experimental. O TBCF não foi significativamente correlacionado com a ANPP ($R^2 = 0,1$, $p = 0,33$), nem com a GPP ($R^2 = 0,08$, $p = 0,36$). Contudo a partição do TBCF (TBCF:GPP) mostrou-se negativamente correlacionado com o aumento da ANPP (Figura 15).

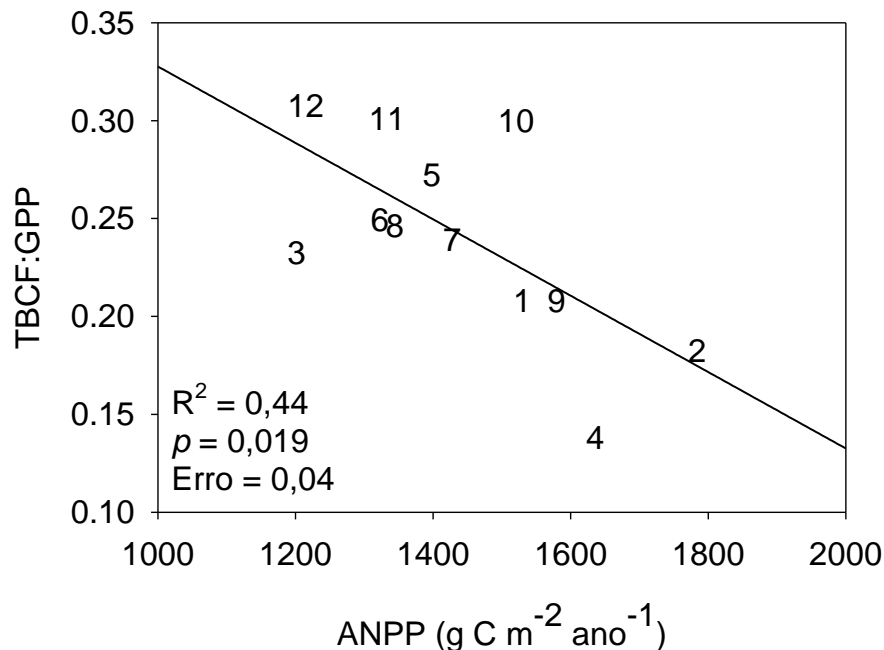


Figura 15 – Redução linear da partição TBCF:GPP com o aumento da produtividade primária líquida acima do solo (ANPP). Os números representam a localização das parcelas na área experimental (ver Figura 2)

Os dois maiores fluxos componentes do TBCF foram respectivamente a emissão de CO_2 do solo (F_S) e a queda de folheda (F_A). O F_S variou de $1053 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ a $1615 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ sem apresentar correlação com a ANPP ($R^2 = 0,12$, $p = 0,28$), no entanto, F_A aumentou linearmente de $434 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ a $693 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ com a ANPP ($R^2 = 0,57$, $p = 0,005$). A produção média de raízes grossas foi de $106 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$, com um CV de 23% ao longo das 12 parcelas. A decomposição de tocos de rotações anteriores ao longo do período de estudo levou a uma liberação de CO_2 que variou de $32 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ a $190 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$, dependendo da parcela. Foram encontradas grandes variações na densidade de tocos pela área experimental, devido a variabilidade de usos da terra anterior ao estabelecimento da plantação de eucalipto atual. O incremento de C na serapilheira acumulada durante o período de estudo variou de $12 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ até $174 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$, mostrando relação linear positiva com a ANPP ($R^2 = 0,45$, $p = 0,02$).

Foi observada uma considerável amplitude de GPP no plantio estudado (Tabela 6). A GPP na escala do povoamento atingiu $4132 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ na parcela mais produtiva, sendo 39% maior do que o valor de $2971 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ estimada para a parcela menos produtiva (Tabela 6).

Valores absolutos de fluxos de C assim como valores de partição entre os componentes do sistema florestal geraram um gradiente, influenciados pela heterogeneidade da área experimental (Tabela 6). A razão ANPP:GPP aumentou em 24%, de 0,37 (parcela 12) para 0,46 (parcela 4). Nas mesmas parcelas, a razão TBCF:GPP diminuiu aproximadamente pela metade, de 0,31 para 0,14 (Tabela 6). A razão de partição Lenho NPP:GPP aumentou de 0,19 para 0,23, apresentando tendência linear de aumento com a GPP (Figura 14).

4.3.4 Absorção da radiação e eficiência do uso da luz na escala do povoamento

As eficiências do uso da luz (tanto α e quanto LUE) mostraram-se associadas a mudanças nos fluxos e partição de C, aumentando com o gradiente de produtividade. A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) incidente na área experimental ao longo do ano estudado foi de 2780 MJ m^{-2} . Com um IAF médio de $3,05 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, a PAR absorvida (APAR) foi em média 2171 MJ m^{-2} , resultando em uma eficiência de captura de radiação (APAR: PAR) de 0,78, com o IAF e a APAR razoavelmente constantes entre as parcelas (CV de 2,3% e 1,0%, respectivamente, Tabela 6).

A eficiência quântica do dossel (GPP:APAR) variou de $0,025 \text{ mol C mol f\u00f3tons}^{-1}$ a $0,035 \text{ mol C mol f\u00f3tons}^{-1}$. A eficiência do uso da luz para a produção de lenho (lenho NPP: APAR) aumentou em 66%, de $0,25 \text{ g C MJ}^{-1}$ a $0,42 \text{ g C MJ}^{-1}$, com a GPP da floresta (Figura 16a). Tal elevação foi resultado do aumento da partição do fluxo de C para produção de lenho com a elevação da GPP (Figura 14). Ao longo do gradiente de produtividade, parcelas com alta eficiência quântica do dossel também apresentaram altos valores de LUE (Figura 16b).

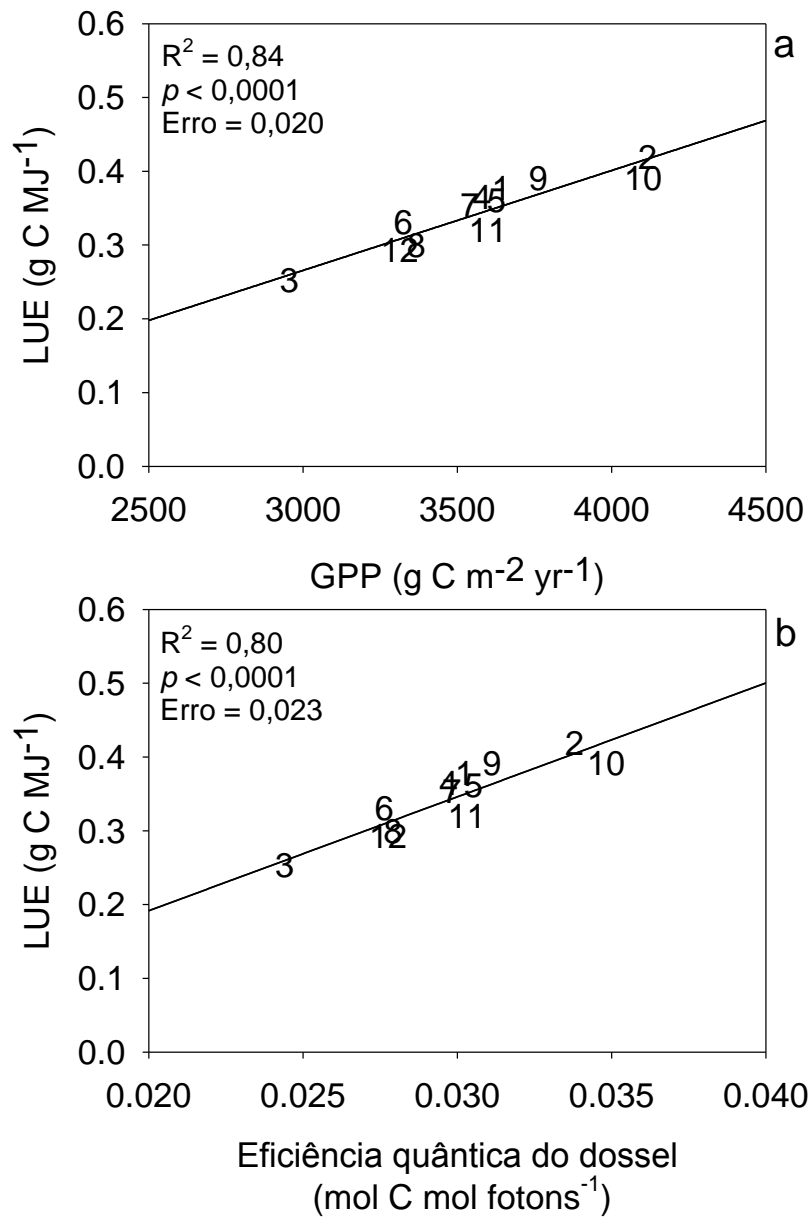


Figura 16 – Correlação linear positiva entre GPP e eficiência do uso da luz (lenho NPP por unidade de APAR, a), e eficiência quântica do dossel (GPP por unidade de APAR) e eficiência do uso da luz (b). Os números representam a localização das parcelas na área experimental (ver Figura 2)

Comparando as duas parcelas mais contrastantes em termos de GPP (parcela 2 *versus* parcela 3), a elevação de 67% na lenho NPP e de 66% na LUE foram um resultado combinado de maior fotossíntese (o GPP foi 39% maior na parcela 2 do que na parcela 3) devido a alta eficiência fotossintética (de 0,034 mol C mol fótons⁻¹ e 0,025 mol C mol fótons⁻¹), e maior partição do fluxo de C para lenho

NPP (0,22 e 0,19 nas parcelas 2 e 3, respectivamente). Contribuições do IAF e APAR para maior lenho NPP foram marginais.

4.4 Espacialização dos fluxos e partição de carbono

A altitude, o índice de sítio e a área basal de cada hectare da área experimental foram extraídos do banco de dados do censo e estão apresentados na Figura 17.

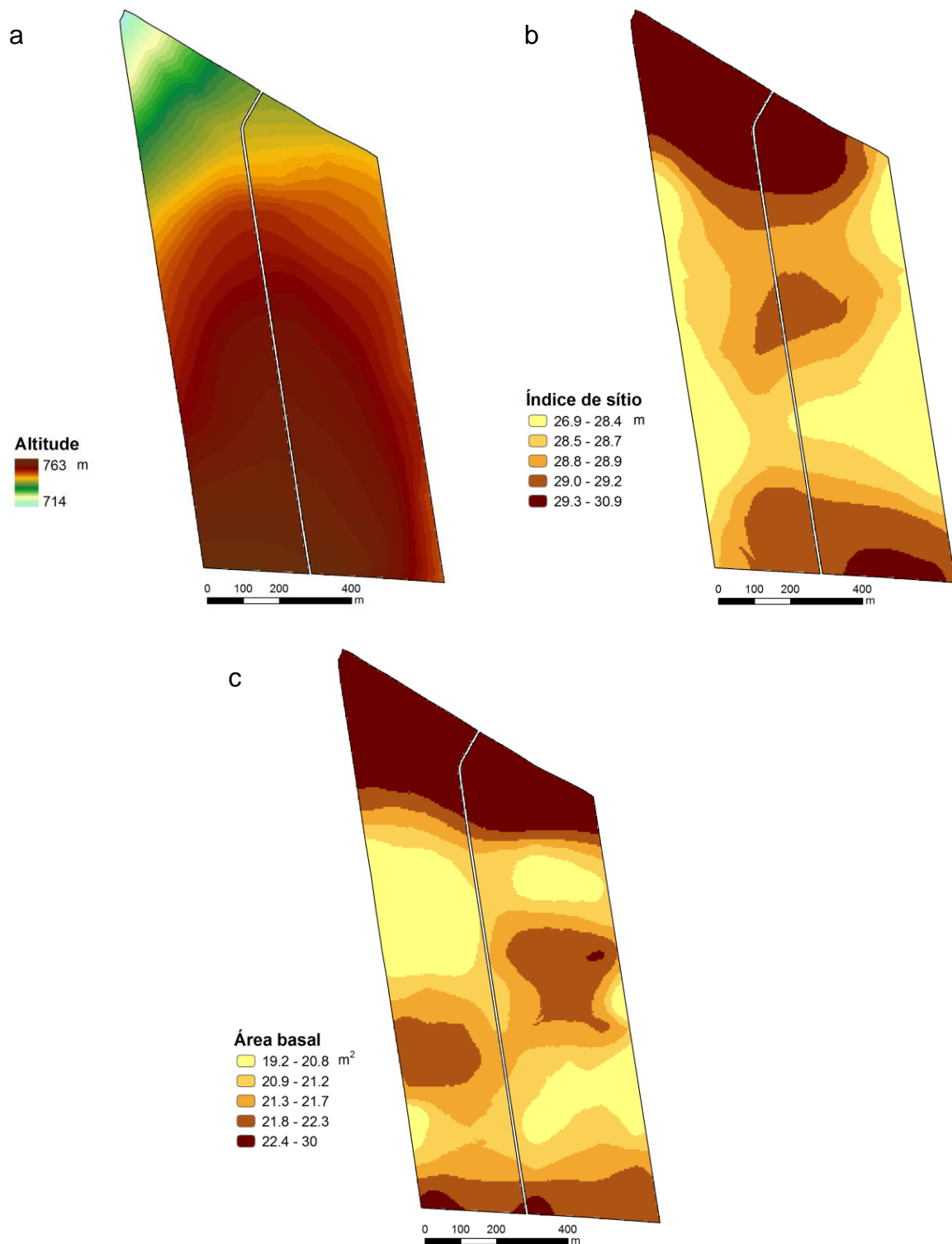


Figura 17 – Mapas espacializados de altitude (a), índice de sítio (b) e área basal (c) da área experimental, baseados nos dados do censo. Os valores das legendas foram determinados como quantis da amplitude máxima observada

Os melhores modelos selecionados para a espacialização dos fluxos e partição de carbono na área experimental mostraram-se significativos a 5% (com exceção da partição da produção de lenho, lenho NPP:GPP) e com o coeficiente de

determinação variando de 0,31 (lenho NPP:GPP) a 0,69 (ANPP). As variáveis independentes dos modelos variaram de somente índice de sítio ou área basal à combinação de altitude e área basal (Tabela 7).

Tabela 7 – Modelos selecionados para a espacialização dos fluxos e partição de carbono utilizando variáveis de fácil acesso (altitude (alt), índice de sítio (IS) e área basal (AB)) extraídas do banco de dados do censo da área experimental

Modelo	Unidade	R²	p	Erro
GPP =30239,01+(-30,99*alt)+(-111,66*IS)	g C m ⁻² ano ⁻¹	0,43	0,04	206,7
ANPP=16276,43+(-18,15*alt)+(-40,72*IS)	g C m ⁻² ano ⁻¹	0,69	<0,01	92,5
ANPP:GPP=1,69+(-0,0017*alt)+(6,27e ⁻⁵ *IS)	-	0,39	0,05	0,022
Lenho NPP=8914,60+(-9,81*alt)+(-26,77e ⁻⁵ *IS)	g C m ⁻² ano ⁻¹	0,54	0,02	60,6
Lenho NPP:GPP=0,15+(0,0024*AB)	-	0,31	0,07	0,012
Emissão CO ₂ solo=3048,63+(-55,18*IS)	g C m ⁻² ano ⁻¹	0,49	0,01	138,5
TBCF=2460,34+(-50,78*IS)	g C m ⁻² ano ⁻¹	0,37	0,04	163,7
TBCF:GPP =0,50+(-0,0100*AB)	-	0,39	0,03	0,042

A aplicação dos modelos apresentados na Tabela 7 aos dados apresentados da Figura 17 resultaram nos mapas de fluxos e partição de carbono apresentados na Figuras18 e 19.

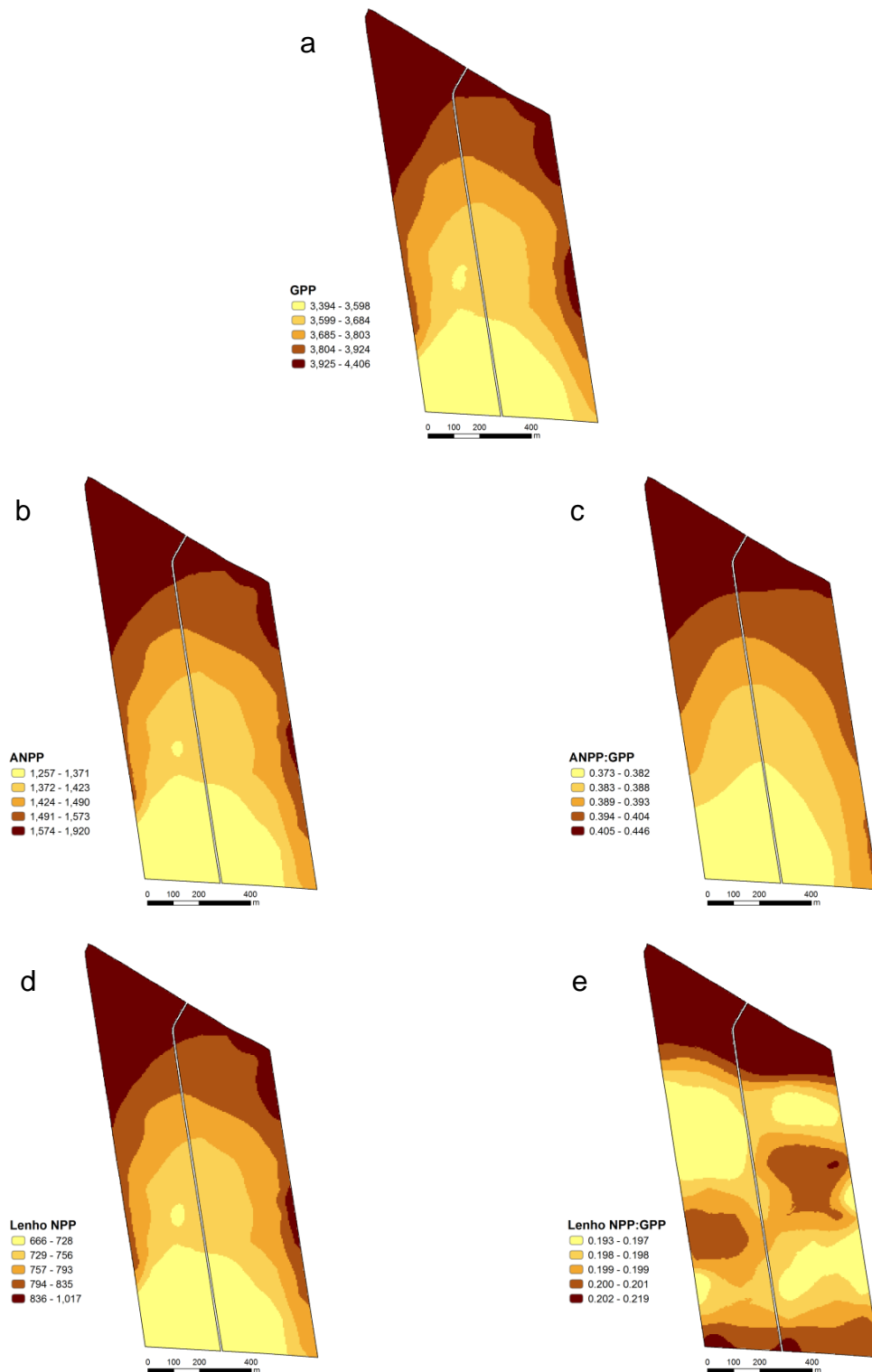


Figura 18 – Mapas espacializados dos fluxos ($\text{g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$) GPP (a), ANPP (b) e lenho NPP (d), e partições ANPP:GPP (c) e lenho NPP:GPP (e) para a área experimental. Os valores das legendas foram determinados como quantis da amplitude máxima observada

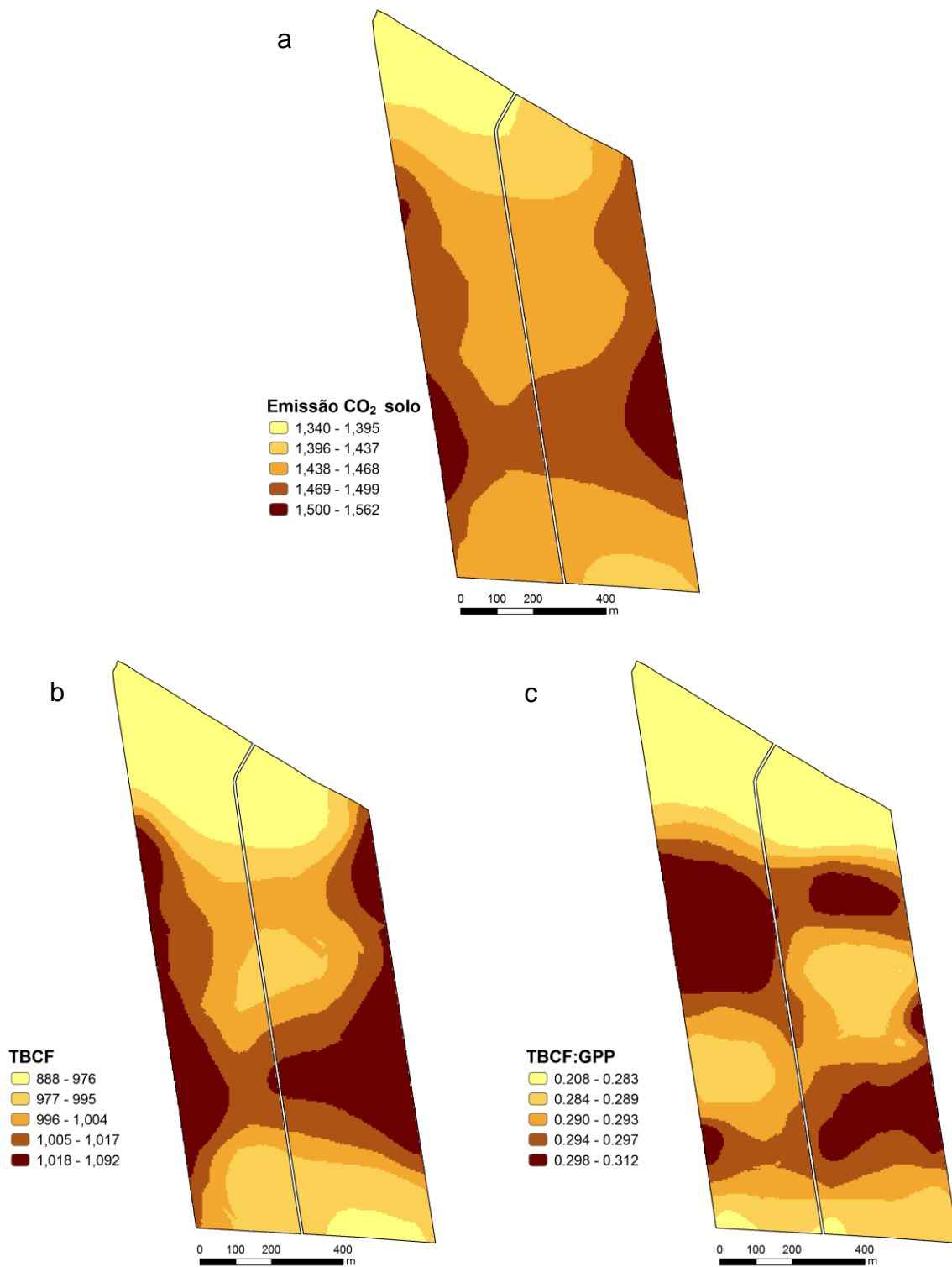


Figura 19 - Mapas espacializados dos fluxos ($\text{g C m}^{-2} \text{ano}^{-1}$) de emissão de CO₂ do solo (a), TBCF (b) e partição TBCF:GPP (c). Os valores das legendas foram determinados como quantis da amplitude máxima observada

4.5 Padrões de dominância do crescimento

4.5.1 Produtividade e dominância do crescimento

O estoque de biomassa de lenho no início do estudo apresentou variação de 60% (105 a 168 Mg ha⁻¹). O incremento de lenho ao longo do ano foi 67% maior na parcela mais produtiva (20,4 Mg ha⁻¹ ano⁻¹), comparativamente a parcela de menor produtividade (12,2 Mg ha⁻¹ ano⁻¹, Tabela 8). Todas as parcelas ao longo do gradiente de produtividade apresentaram coeficiente de dominância de crescimento positivo, em média 0,133 (CV=36%), mostrando que árvores dominantes contribuíram proporcionalmente mais para a produtividade do povoamento do que árvores suprimidas. A sobrevivência para as 12 parcelas variou de 82 a 95%.

As parcelas mais produtivas apresentaram maiores valores médios e máximos de eficiência de crescimento (Tabela 8). Na média de todas as árvores por parcela, a eficiência de crescimento variou de 0,37 kg lenho m⁻² folha a 0,63 kg lenho m⁻² folha, mostrando significativa correlação positiva com o estoque de lenho ($R^2 = 0,36$, $p=0,04$).

Tabela 8 – Estoque e incremento de lenho, coeficiente de dominância do crescimento (CDC), média da eficiência de crescimento (mínimo - máximo) e sobrevivência para as parcelas com diferentes níveis de produtividade

Parcela	Estoque Mg ha ⁻¹	Incremento Mg ha ⁻¹ ano ⁻¹	CDC -	Ef. de crescimento kg lenho m ⁻² folha	Sobrevivência %
1	168,4	18,2	0,210	0,50 (0,01-1,51)	90,5
2	156,6	20,4	0,134	0,62 (0,04-1,78)	92,9
3	144,4	12,2	0,093	0,51 (0,05-1,31)	92,9
4	145,1	17,6	0,137	0,55 (<0,01-1,54)	82,1
5	118,1	17,2	0,163	0,41 (0,04-0,94)	88,1
6	116,1	15,9	0,158	0,38 (0,01-0,73)	92,9
7	117,9	16,8	0,141	0,43 (0,06-1,45)	92,9
8	117,8	14,4	0,155	0,37 (0,03-0,97)	90,5
9	142,8	18,9	0,196	0,50 (0,04-1,16)	92,9
10	105,0	18,4	0,076	0,54 (<0,01-1,56)	95,2
11	140,6	15,2	0,064	0,56 (0,02-1,90)	91,7
12	107,8	14,0	0,073	0,43 (0,01-1,66)	85,7

Ao longo do gradiente de produtividade, a contribuição das árvores dominantes para o estoque e incremento de lenho foi similar. Classificando as árvores de cada parcela em ordem crescente em relação a sua biomassa de lenho, as 20% maiores árvores apresentaram de 33% a 47% da biomassa de lenho do povoamento, e de 40% a 54% do incremento de lenho, evidenciando a contribuição proporcionalmente maior das árvores dominantes para a produtividade da floresta.

Em todas as parcelas, a curva de incremento esteve sempre abaixo da curva de estoque, indicando que as árvores dominantes contribuíram com maior intensidade para o incremento do que para o estoque de lenho na escala do povoamento (Figura 20 e 21).

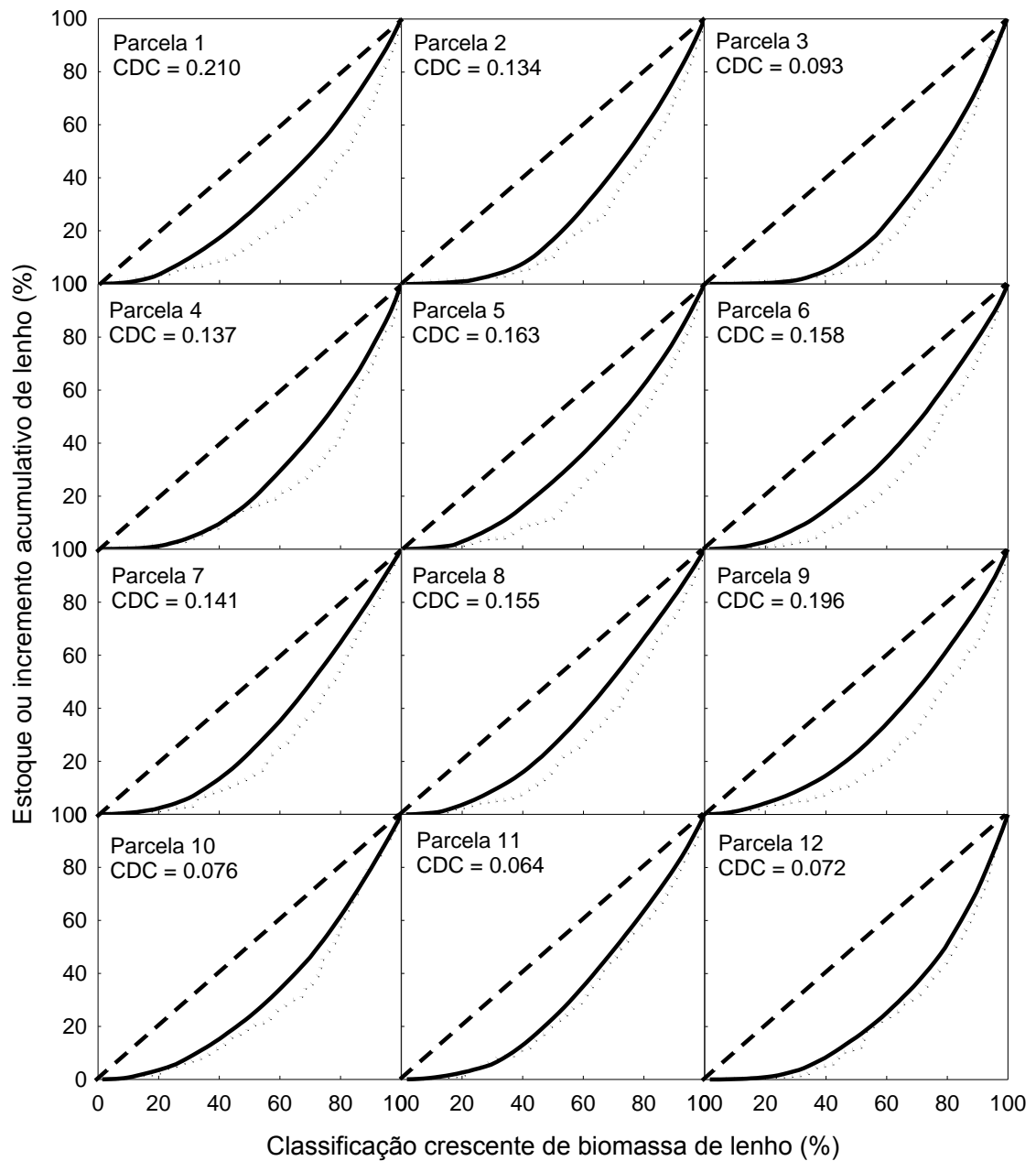


Figura 20 – Classificação crescente das árvores por biomassa de lenho, em relação ao estoque (linha contínua) e ao incremento de lenho (linha pontilhada) mostrando que árvores maiores contribuirão proporcionalmente mais, tanto para o estoque quanto para o incremento de lenho. A reta tracejada representa a linha 1:1

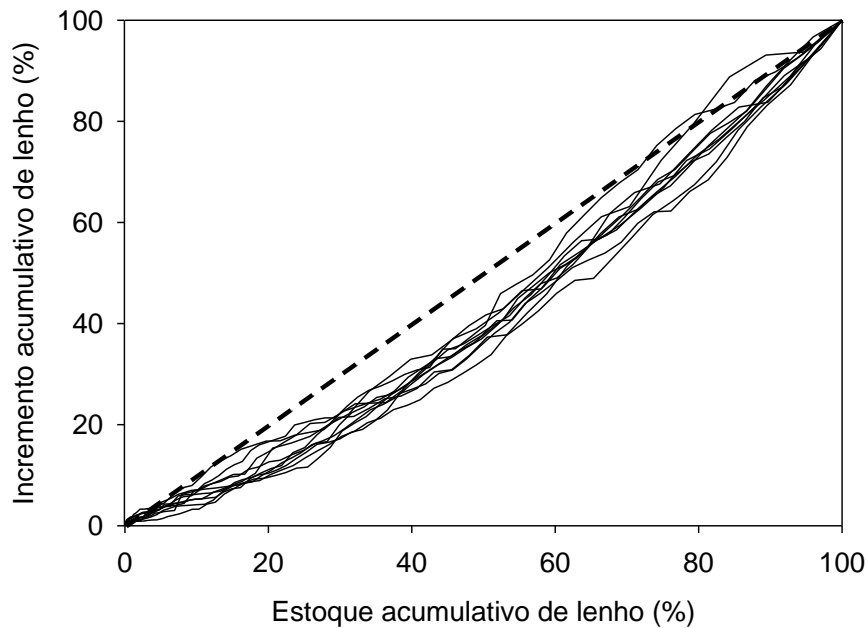


Figura 21 – O estoque acumulado de lenho aumenta mais rápido do que o incremento acumulado de lenho, indicando dominância de crescimento positiva. A reta tracejada representa a linha 1:1

Apesar das 12 parcelas com diferentes níveis de produtividade terem apresentado contribuições similares das árvores dominantes para o estoque e o incremento de lenho, o aumento da produtividade em escala de povoamento mostrou-se relacionado à proporção de árvores dominantes ou suprimidas. Quanto maior a árvore (elevada biomassa), maior a foi sua produção de lenho (Figura 22a) e também produção de lenho por unidade de área foliar (Figura 22b), portanto povoamentos com maior proporção de árvores dominantes apresentaram maior estoque e foram mais produtivos (Tabelas 9 e 10).

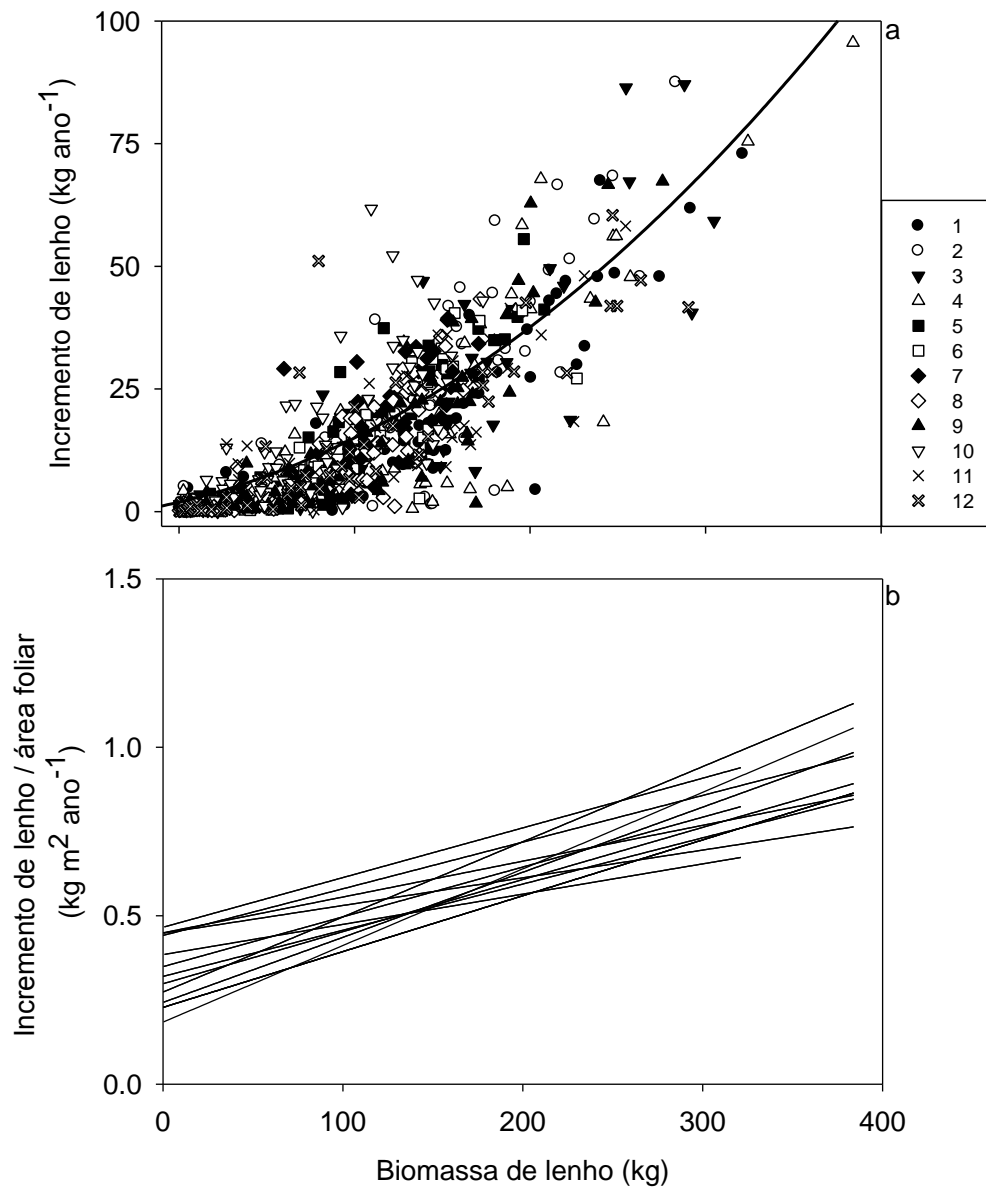


Figura 22 – Incremento de lenho por árvore (significância $p < 0,0001$) (a) e eficiência de crescimento (produção de lenho por área foliar por árvore por ano, significância $p < 0,01$) (b) ambos em função da biomassa de lenho por árvore, das 12 parcelas experimentais

Tabela 9 – Freqüência das árvores nas classes de biomassa de lenho para as 12 parcelas experimentais

Parcela	Estoque Mg ha ⁻¹	Classes de estoque de lenho (kg arvore ⁻¹)							
		50	100	150	200	250	300	350	400
1	168,4	18	17	30	13	17	3	2	0
2	156,6	35	10	21	21	11	3	0	0
3	144,4	38	15	8	23	6	8	4	0
4	145,1	29	17	19	17	10	3	2	2
5	118,1	27	33	28	11	2	0	0	0
6	116,1	33	28	30	7	1	0	0	0
7	117,9	31	23	37	9	0	0	0	0
8	117,8	27	25	43	4	0	0	0	0
9	142,8	27	24	24	18	6	1	0	0
10	105,0	34	36	26	4	0	0	0	0
11	140,6	30	11	28	24	6	2	0	0
12	107,8	36	29	14	10	7	3	0	0

Tabela 10 – Freqüência das árvores nas classes de incremento de biomassa de lenho para as 12 parcelas experimentais

Parcela	Incremento Mg ha ⁻¹ ano ⁻¹	Classes de incremento de lenho (kg arvore ⁻¹ ano ⁻¹)						
		10	20	30	40	50	60	>60
1	18,2	48	22	10	5	10	0	5
2	20,4	48	14	10	10	10	5	5
3	12,2	58	9	6	6	13	2	6
4	17,6	55	17	5	3	9	5	5
5	17,2	48	27	13	9	2	2	0
6	15,9	52	24	13	7	3	0	0
7	16,8	50	19	17	14	0	0	0
8	14,4	54	22	19	3	1	0	0
9	18,9	56	13	17	4	6	0	4
10	18,4	54	17	14	7	4	1	1
11	15,2	43	28	15	9	4	2	0
12	14,0	59	14	16	0	9	2	2

A influência da proporção entre árvores dominantes e suprimidas sobre a produtividade de um povoamento mostrou-se clara. Quanto maior a proporção de árvores dominantes e menor a de suprimidas, maior foi o estoque de lenho (Figura 23).

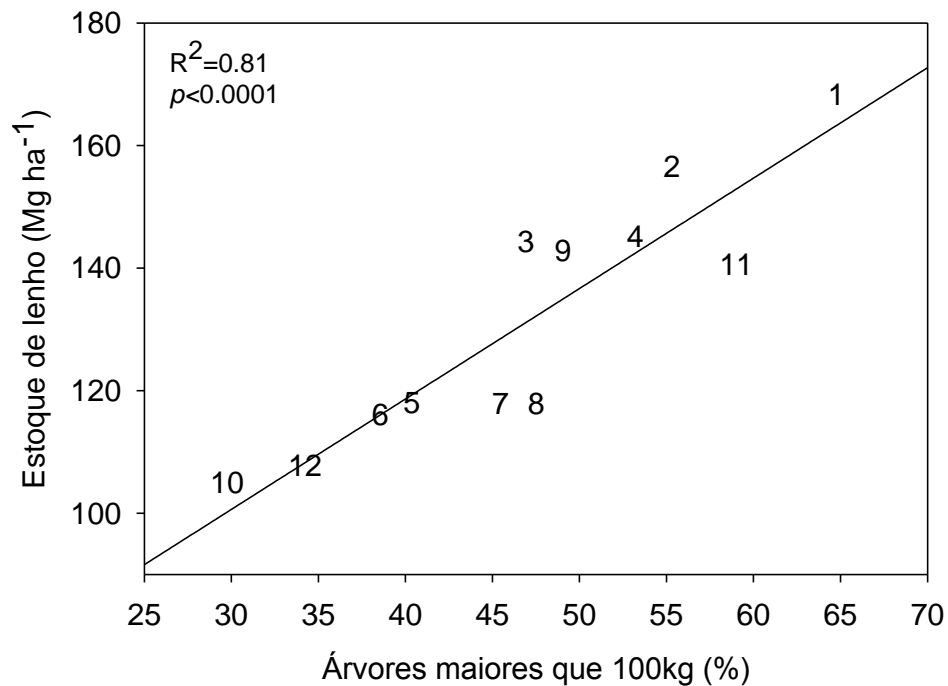


Figura 23 – Estoque de lenho em função da porcentagem de árvores dominantes (maiores que 100 kg de lenho)

4.5.2 Diferenças fisiológicas, morfológicas e químicas entre árvores

As características fisiológicas, morfológicas e químicas das folhas das árvores de diferentes classes de tamanho foram significativamente diferentes (Tabela 11). A área foliar específica (AFE) de árvores suprimidas foi 28% maior (média para as 3 posições da copa) comparativamente a árvores dominantes ($8,3 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ versus $6,5 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$, respectivamente). Opositivamente a massa foliar por área (MFA) mostrou-se maior nas árvores dominantes ($154,2 \text{ g m}^{-2}$ versus $120,8 \text{ g m}^{-2}$). A concentração de nitrogênio nas folhas de árvores dominantes e intermediárias mostrou-se 17% superior ($3,2 \text{ kg m}^{-2}$), quando comparadas a árvores suprimidas ($2,7 \text{ kg m}^{-2}$).

Tabela 11 – Variáveis morfológicas, químicas e parâmetros fotossintéticos de árvores dominantes, intermediárias e suprimidas, para os três terços da copa. Valores acompanhados de letras minúsculas iguais ou sem letras não apresentam diferença estatística para comparações entre árvores suprimidas, intermediárias e dominantes para a mesma posição da copa. Valores acompanhados de letras maiúsculas iguais ou sem letras não apresentam diferença estatística para comparações entre as posições da copa na mesma árvore

	Posição na copa	AFE m² kg⁻¹	MFA g m⁻²	[N] g m⁻² folha	V_{TPU} μmol m⁻² s⁻¹	J_{max} μmol m⁻² s⁻¹	V_{cmax} μmol m⁻² s⁻¹
Dominantes	Superior	6,42	155,73	3,17	9,90	128,88	34,83
	Médio	6,49b	154,20a	3,21a	9,86	134,75	33,80
	Inferior	6,56b	152,54a	3,04a	8,27	114,25	36,50
	Média geral	6,49	154,16	3,14	9,34	125,96	35,04
Intermediária	Superior	6,76	147,88	3,51	14,24	148,75A	41,93A
	Médio	6,98ab	143,25ab	3,07a	10,89	127,83AB	39,85AB
	Inferior	7,14ab	140,09ab	3,14a	8,96	103,23B	28,05B
	Média geral	6,96	143,74	3,24	11,36	126,60	36,61
Suprimidas	Superior	7,82	127,81	3,02	8,68	114,28	34,38
	Médio	8,32a	120,26b	2,52b	7,08	99,88	30,65
	Inferior	8,75a	114,28b	2,51b	6,90	107,05	35,15
	Média geral	8,30	120,78	2,68	7,55	107,07	33,39

AFE: área foliar específica; MFA: massa foliar por área; [N]: concentração de nitrogênio; V_{TPU}: utilização da triose fosfato; J_{max}: taxa máxima de transporte de elétrons; V_{cmax}: taxa máxima de carboxilação da enzima Rubisco.

Apesar de diferenças morfológicas e químicas das folhas, as árvores das três classes de tamanho apresentaram os mesmos parâmetros fotossintéticos. As curvas A/C_i (Figura 24) e os parâmetros fotossintéticos estimados V_{TPU} , J_{max} e V_{cmax} mostraram-se semelhantes entre árvores dominantes, intermediárias e suprimidas (Tabela 11). Em média, para todas as árvores e posições, a utilização da triose fosfato (V_{TPU}) foi de $9,4 \pm 3,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}) de $119,9 \pm 23 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e a taxa máxima de carboxilação da enzima Rubisco (V_{cmax}) de $35,0 \pm 7,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A relação linear positiva entre V_{cmax} e J_{max} indica que a absorção de CO_2 pela fotossíntese é controlada de forma coordenada entre esses dois processos (Figura 25). A razão $J_{\text{max}}:V_{\text{cmax}}$ foi em média de $3,4 \pm 0,4$, evidenciando que a capacidade máxima de transporte de elétrons é maior do que a capacidade de carboxilação da enzima Rubisco, independente do tamanho da árvore.

As características morfológicas, químicas e parâmetros fotossintéticos dentro das copas das árvores dominantes, intermediárias e suprimidas mostraram-se homogêneas ao longo de sua altura, com exceção de J_{max} e V_{cmax} em árvores intermediárias (Tabela 11).

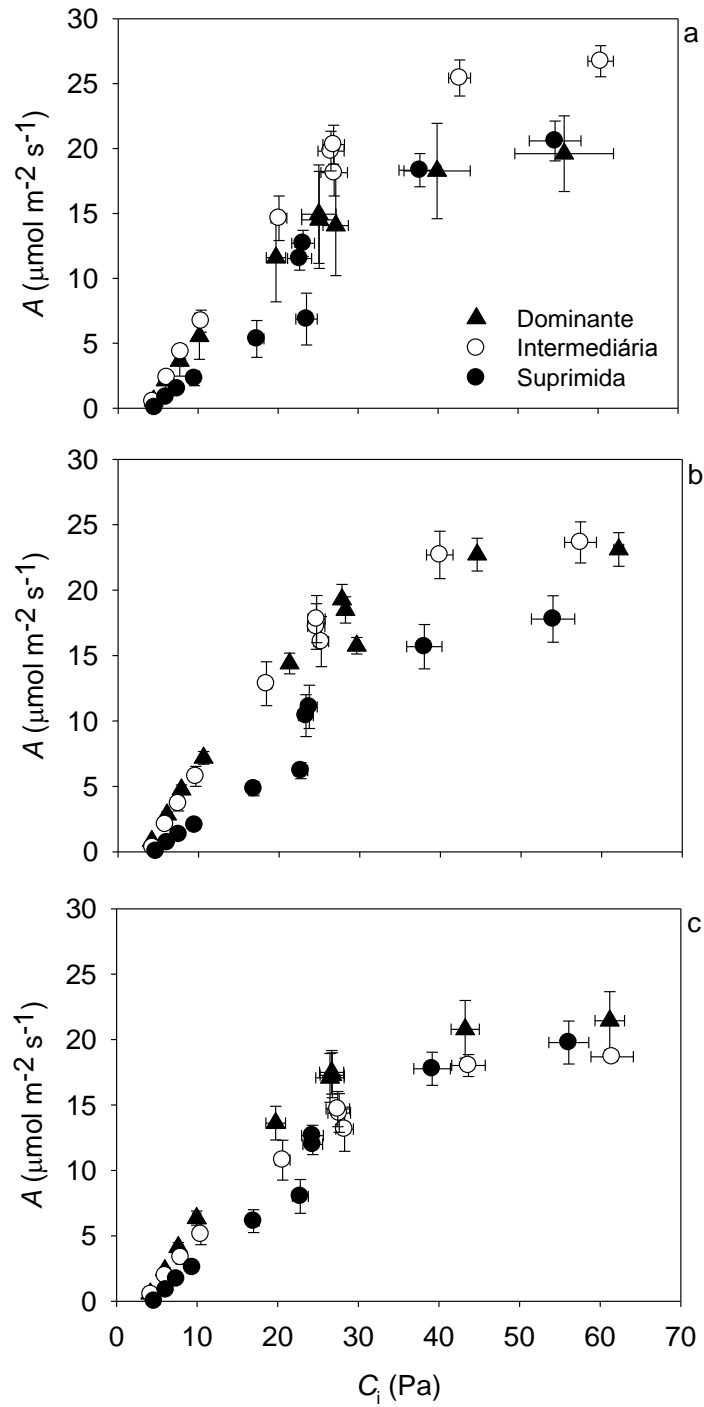


Figura 24 – Resposta da fotossíntese (A) à elevação de CO_2 no interior da folha (C_i) na posição superior (a), média (b) e inferior (c) da copa. As barras representam o desvio padrão da média ($n=4$)

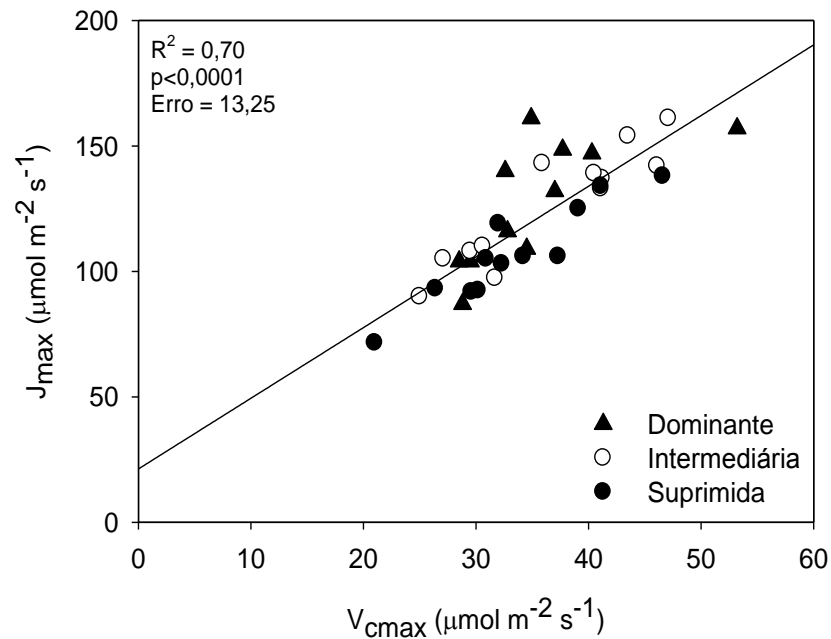


Figura 25 – Relação linear positiva entre a taxa máxima de carboxilação da enzima Rubisco (V_{cmax}) e a taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}). A reta representa o ajuste feito conjuntamente para árvores suprimidas, intermediárias e dominantes

A condutância estomática (g_s) mostrou uma relação linear positiva com a fotossíntese (A), umidade relativa (UR) e concentração de CO_2 (C_a) (Figura 26). Ao analisarmos a relação $g_s:(A \times \text{UR} / C_a)$, obtemos um valor 40% maior para árvores intermediárias (8,76) e 42% maior para árvores dominantes (8,89) do que para árvores suprimidas (6,24), demonstrando que para uma mesma taxa fotossintética e condições ambientais, árvores suprimidas apresentam menor condutância estomática.

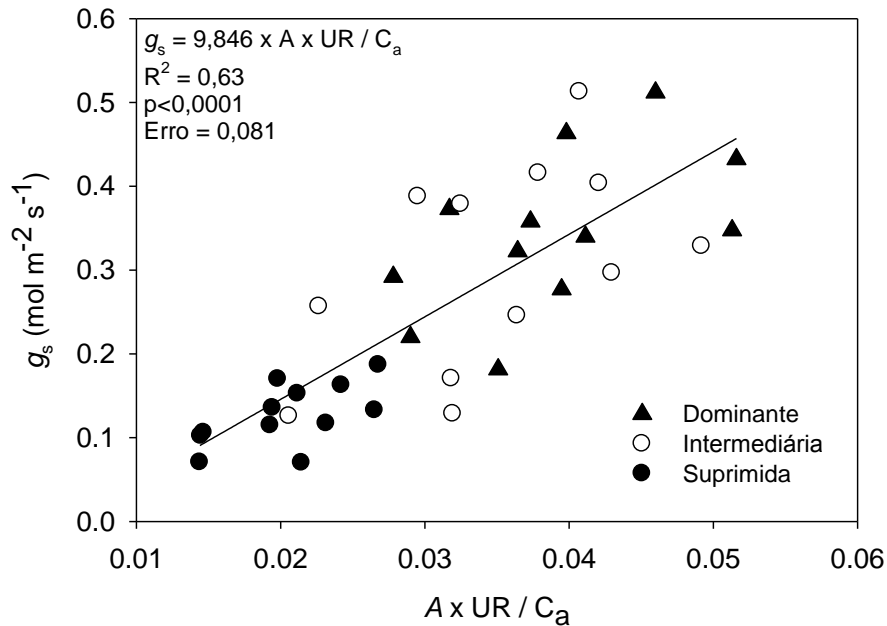


Figura 26 – Relação linear positiva entre a taxa fotossintética (A), umidade relativa (UR) e concentração de CO_2 (C_a) com a condutância estomática (g_s). A reta representa o ajuste feito conjuntamente para árvores suprimidas, intermediárias e dominantes

4.6 Ecologia da produção na escala da árvore

As árvores presentes nas 12 parcelas experimentais apresentaram grande amplitude para as variáveis biométricas (Tabela 12). Os valores de D dentro de cada parcela mostraram-se mais variáveis (CV médio de 36%) do que a altura total (CV médio de 22%) e o comprimento da copa (CV médio de 17%). Árvores médias apresentaram D de 14,4 cm e a altura de 23,6 m. O tamanho da copa representando aproximadamente 20% da altura total (4,6 m), com os raios sempre maiores em direção às entrelinhas (1,32m) do que na direção das linhas de plantio (1,20m).

As 20% menores árvores (suprimidas) apresentaram D de 6,7 cm e altura de 15,4m, com copas pequenas representando apenas 11,5% da altura total (1,8 m) e expandindo-se uniformemente para ambos os lados (raio médio de 0,85m). Já as 20% maiores árvores (dominantes) apresentaram D médio de 20,7 cm e altura de 29,4 m. O comprimento da copa foi de 6,9 m, aproximadamente 23% da altura total. As copas se expandiram aproximadamente 19% a mais no sentido das entrelinhas de plantio (1,92 m) do que no sentido da linha de plantio (1,62 m).

Tabela 12 – Variáveis biométricas médias das 20% menores, média geral e média das 20% maiores árvores para cada parcela, aos 6 anos de idade

Parcela	DAP	Ht	Hc	Rpa	Rpe	DAP	Ht	Hc	Rpa	Rpe	DAP	Ht	Hc	Rpa	Rpe
	----- 20% menores -----					----- Média geral -----					----- 20% maiores -----				
	cm	m	m	M	m	cm	m	m	m	m	cm	m	m	m	m
1	8,51	17,58	2,36	0,90	0,85	16,16	25,91	5,10	1,20	1,32	22,51	32,09	7,27	1,58	1,91
2	6,29	14,71	1,51	0,86	0,79	15,38	24,97	4,81	1,18	1,29	21,95	31,61	7,09	1,53	1,83
3	4,78	12,34	0,99	0,85	0,77	14,50	23,91	4,50	1,16	1,25	22,47	32,04	7,26	1,58	1,91
4	6,53	14,94	1,59	0,87	0,80	15,69	25,26	4,91	1,21	1,33	23,18	32,64	7,49	1,64	2,01
5	6,42	15,45	1,84	0,85	0,85	13,66	22,15	4,63	1,28	1,43	19,46	26,72	6,68	1,80	2,12
6	6,24	15,30	1,75	0,84	0,84	13,32	21,89	4,50	1,26	1,39	19,19	26,55	6,60	1,77	2,08
7	6,05	15,08	1,65	0,83	0,83	13,56	22,07	4,58	1,28	1,42	18,83	26,32	6,49	1,71	2,00
8	6,47	15,40	1,81	0,86	0,86	13,65	22,15	4,62	1,27	1,42	18,50	26,09	6,38	1,67	1,95
9	9,25	18,63	2,65	0,91	0,87	15,40	25,26	4,85	1,15	1,24	20,86	30,64	6,73	1,45	1,70
10	7,14	16,37	2,09	0,87	0,87	13,26	21,94	4,49	1,23	1,36	18,72	26,24	6,45	1,70	1,99
11	7,66	16,60	2,04	0,88	0,82	14,73	24,49	4,61	1,13	1,21	20,75	30,54	6,70	1,44	1,68
12	4,80	12,37	0,96	0,85	0,77	13,26	22,63	4,06	1,10	1,16	21,90	31,53	7,07	1,54	1,84
Média geral	6,68	15,40	1,77	0,87	0,83	14,38	23,55	4,64	1,20	1,32	20,69	29,42	6,85	1,62	1,92

Ht=altura total, Hc= altura até o início da base da copa, Rpa=raio da copa paralelo à linha de plantio, Rpe=raio da copa perpendicular à linha de plantio.

As árvores apresentaram notável variabilidade de biomassa, produtividade, APAR e LUE entre as parcelas experimentais (Tabela 13). Em média, a biomassa de lenho variou de 84 kg a 132 kg e o incremento de lenho de 11 kg ano^{-1} a 18 kg ano^{-1} . A variação da área foliar média de 46% (de 20 m^2 a 30 m^2) foi menor do que a variação de 75% da APAR (14 GJ ano^{-1} a 25 GJ ano^{-1}). A eficiência de produção de lenho por unidade de APAR foi de $0,60 \text{ g MJ}^{-1}$ a $0,94 \text{ g MJ}^{-1}$.

A distribuição da área foliar mostrou-se desuniforme ao longo da altura da copa, e diferente para árvores suprimidas e dominantes. Para árvores suprimidas, 43% da área foliar estavam no terço inferior, 38% no terço médio e 19% no terço superior da copa. Já para árvores dominantes, havia menos área foliar no terço inferior e mais no terço superior, sendo 35%, 42% e 23%, respectivamente, caracterizando copas com formato elipsoidal.

O ângulo de inclinação foliar em relação ao eixo horizontal também foi diferente ao longo da altura das copas. Folhas do terço inferior apresentaram ângulo de inclinação médio de 54° , reduzindo para 60° no terço médio e sendo mínimo no terço superior com 65° de inclinação, mostrando que quanto mais alto na copa, mais pendente era a folha.

Tabela 13 – Biomassa de lenho (Le), incremento de lenho (Le_i), área foliar (AF), radiação incidente absorvida (APAR) e eficiência de uso da luz (LUE), para as 20% menores, média geral e 20% maiores árvores de cada parcela, aos 7 anos de idade

Parcela	20% menores					Média geral					20% maiores				
	Le kg	Le _i kg ano ⁻¹	AF m ²	APAR GJ ano ⁻¹	LUE g MJ ⁻¹	Le kg	Le _i kg ano ⁻¹	AF m ²	APAR GJ ano ⁻¹	LUE g MJ ⁻¹	Le kg	Le _i kg ano ⁻¹	AF m ²	APAR GJ ano ⁻¹	LUE g MJ ⁻¹
1	20,7	3,4	5,2	4,5	0,50	131,9	18,0	29,5	24,7	0,60	243,6	45,7	57,3	53,3	0,84
2	5,7	1,4	2,9	2,6	0,55	108,7	18,2	24,6	14,9	0,94	222,6	48,3	51,5	35,4	1,37
3	1,4	1,0	2,4	2,3	0,45	103,0	16,7	23,8	15,9	0,77	243,6	53,7	57,3	44,9	1,23
4	4,9	1,2	2,8	2,6	0,43	115,2	17,3	26,2	17,4	0,83	246,8	52,5	58,4	45,7	1,19
5	13,1	1,0	3,7	2,6	0,37	89,1	13,9	25,9	15,5	0,78	166,7	32,7	51,8	35,9	0,91
6	11,3	0,6	3,2	2,6	0,24	84,3	12,3	24,4	14,9	0,70	156,2	27,5	47,9	32,7	0,85
7	8,4	0,9	2,5	2,5	0,35	84,4	12,6	24,5	14,1	0,73	148,9	29,5	45,2	27,8	1,07
8	15,3	0,8	4,2	2,9	0,30	86,8	11,4	25,0	15,0	0,66	143,4	24,0	43,2	27,5	0,89
9	20,3	1,7	5,1	3,5	0,50	101,7	13,8	22,2	14,1	0,82	191,9	34,1	43,4	32,0	1,02
10	12,4	1,0	3,4	2,7	0,35	76,9	13,5	21,9	14,8	0,81	143,4	29,4	43,2	31,7	0,94
11	11,5	0,9	3,7	3,1	0,27	110,5	15,3	24,4	17,5	0,76	197,6	33,7	44,9	37,8	0,90
12	3,0	0,5	2,6	2,8	0,18	89,6	12,4	20,2	16,0	0,60	220,9	37,7	51,2	45,4	0,88
Média geral	10,7	1,2	3,5	2,9	0,37	98,5	14,6	24,4	16,2	0,75	193,8	37,4	49,6	37,5	1,01

A relação da área foliar com a APAR mostrou que para todas as parcelas e árvores, o aumento da área foliar resulta em elevação direta da absorção da radiação incidente sobre as copas (Figura 27).

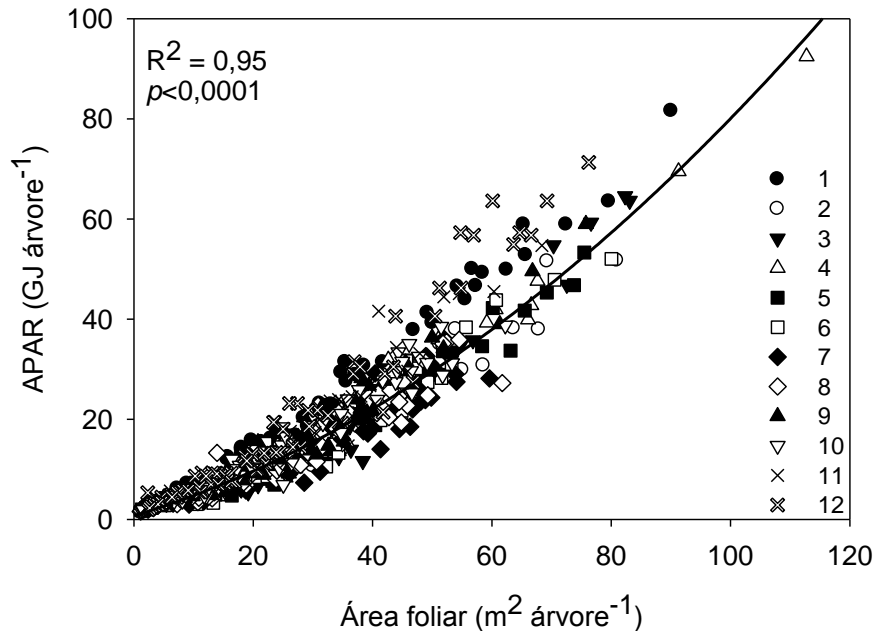


Figura 27 – Radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR) em função da área foliar para as árvores de todas as parcelas da área experimental

Binkley et al. (2010) mostraram que as variáveis envolvidas na equação da ecologia de produção, notadamente uso do recurso e eficiência de uso do recurso disponível, podem ser estudadas em função do tamanho das árvores (biomassa) ou classificando as árvores em relação à sua biomassa, partindo da menor até a maior. Essa abordagem possibilita avaliar o efeito da classe de dominância de uma determinada árvore do povoamento sobre seus padrões de produtividade de lenho, absorção da PAR (APAR) e eficiência de uso da luz (LUE).

Analisando conjuntamente todas as parcelas e árvores presentes na área experimental, foi possível observar que o aumento da biomassa de lenho e área foliar de uma determinada árvore elevou sua classificação de dominância dentro do povoamento, resultando em aumentos de produtividade de lenho, absorção de PAR e tendência de elevação da LUE (Figura 28 e Figura 29).

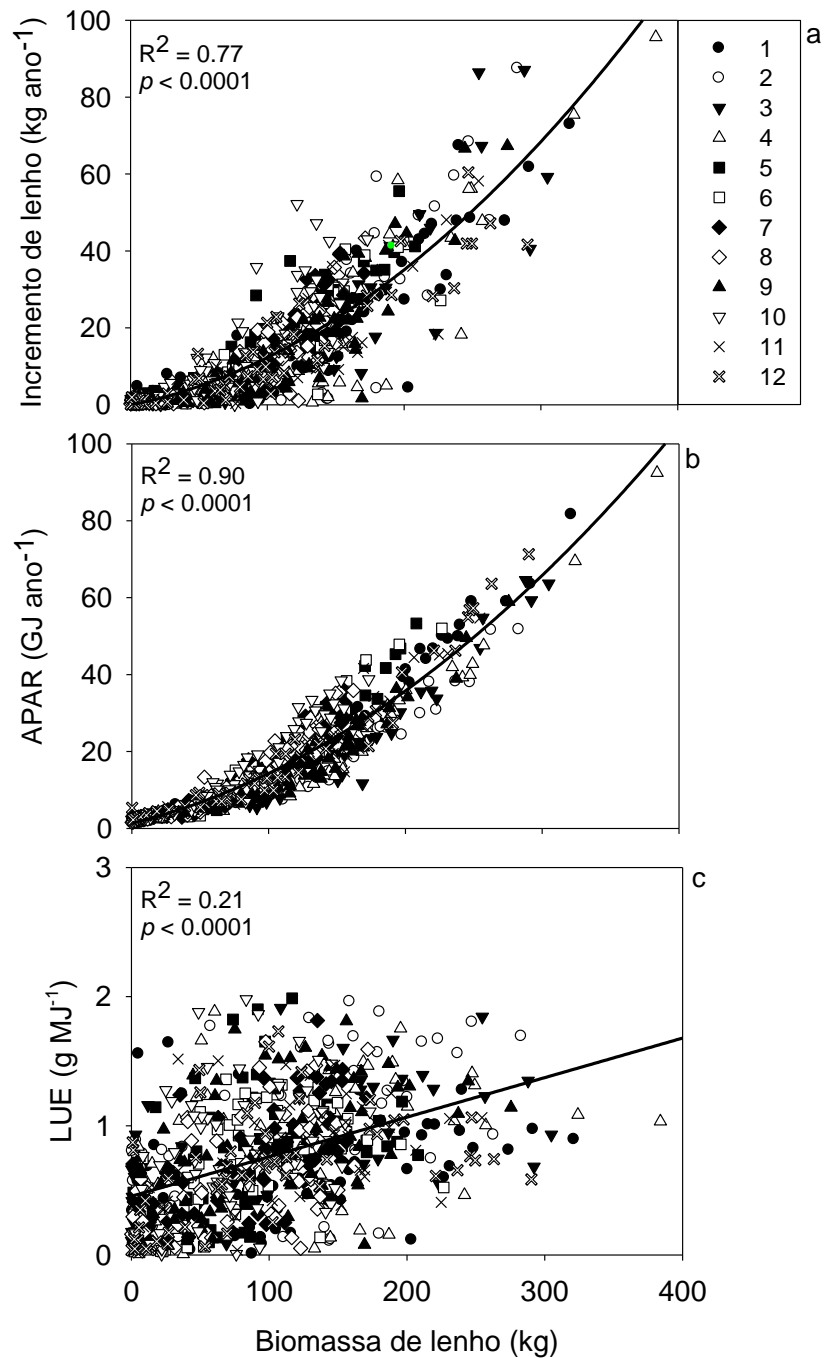


Figura 28 – Incremento de lenho (a), radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR, b) e eficiência do uso da luz (LUE, razão da produção de lenho por APAR, c) em função da biomassa de lenho, para árvores individuais de todas as parcelas. Os valores e a linha contínua representam o ajuste global

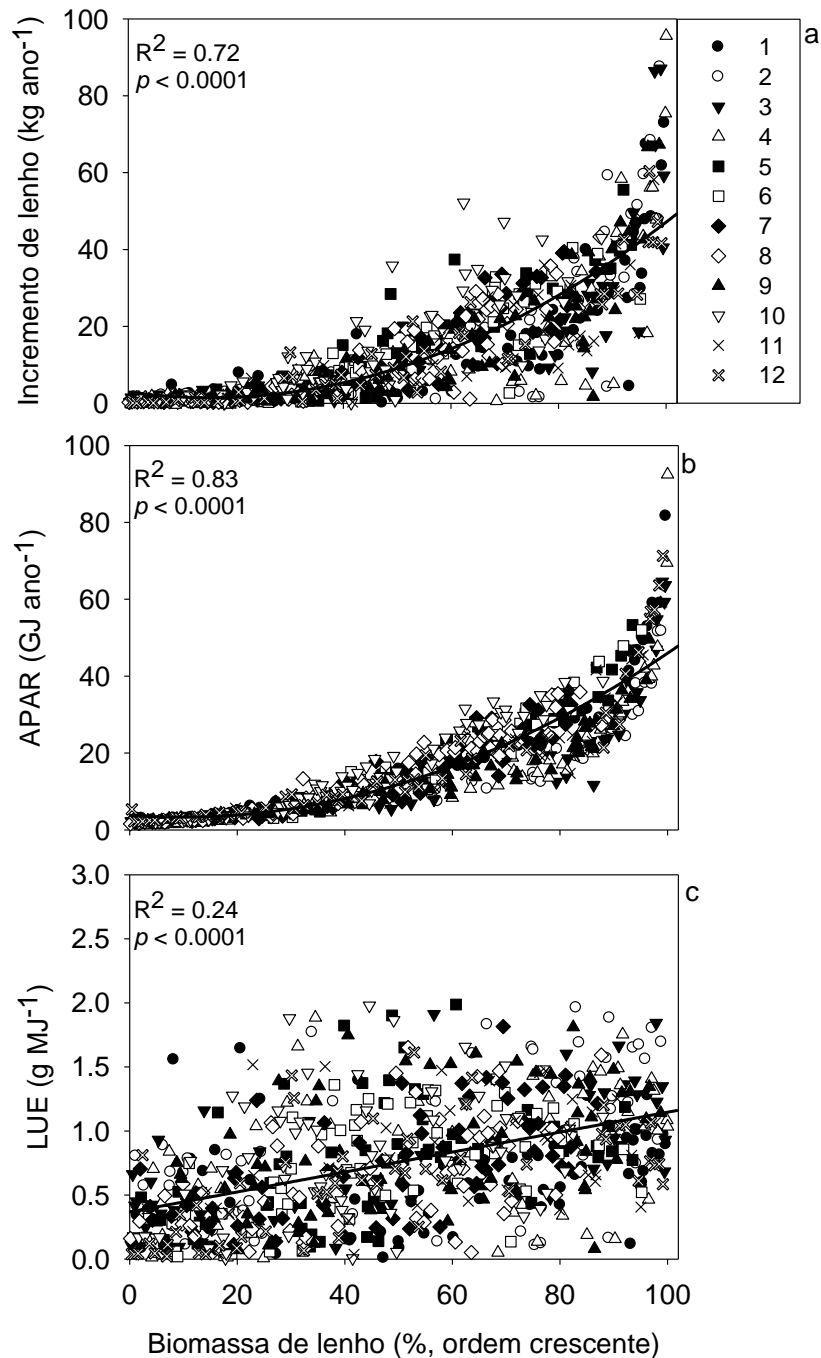


Figura 29 – Incremento de lenho (a), radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR, b) e eficiência do uso da luz (LUE, razão entre incremento de lenho e APAR, c) em função da classificação crescente de biomassa de lenho, para as árvores individuais de todas as parcelas. A linha contínua e os valores representam o ajuste global

Avaliando a classificação de biomassa de lenho (Figura 29), foi possível observar que quanto maior era uma determinada árvore, maior foi seu incremento de lenho, absorção da radiação e eficiência do uso da luz para a produção de lenho.

Enquanto árvores suprimidas (as 20% menores) apresentaram em média 11 kg de biomassa de lenho, menos que 6,0 m² de folha e produziram apenas 1,2 kg de lenho ao longo do ano, árvores dominantes (as 20% maiores) possuíam em média 194 kg de lenho, 50 m² de área foliar e produtividade de lenho de 37 kg ano⁻¹ (Tabela 13). As árvores suprimidas absorveram pouca radiação (2,9 GJ ano⁻¹) e foram ineficientes na produção de lenho (0,4 g lenho MJ⁻¹), quando comparadas às dominantes, que absorveram em média 38 GJ ano⁻¹ com mais que o dobro da eficiência na produção lenho (1,01 g lenho MJ⁻¹). Na média para todas as árvores das parcelas, a produção de lenho das 20% maiores árvores apresentou relação linear positiva tanto com a absorção de radiação (APAR) quanto com a eficiência de uso da luz (LUE), notadamente maior do que para as 20% menores árvores (Figura 30). Para árvores médias e dominantes, o aumento em incremento foi resultante igualmente de elevação em interceptação da radiação e eficiência de uso da luz.

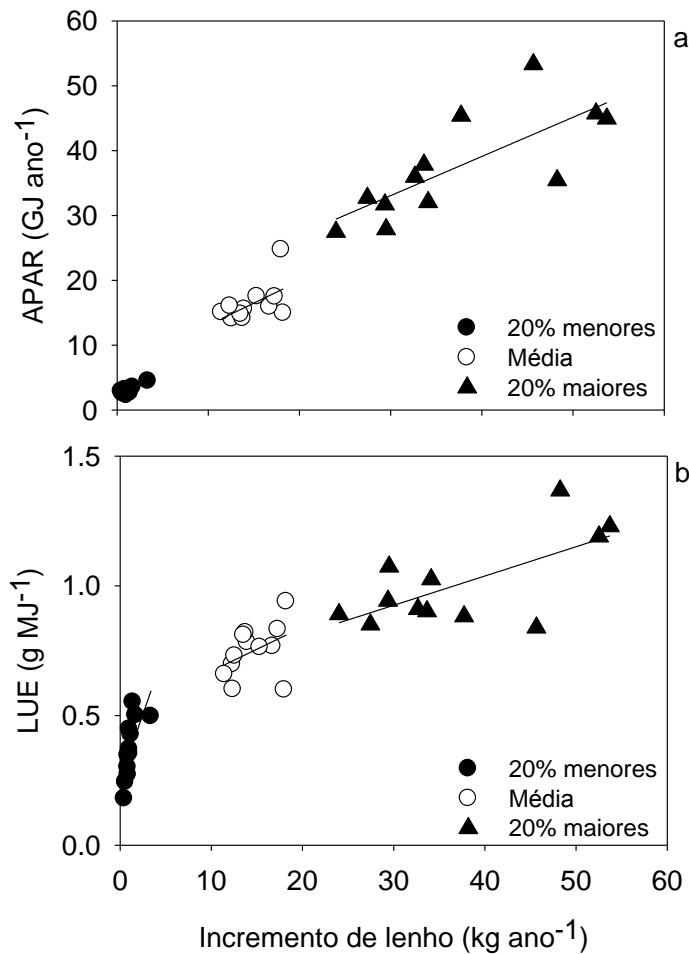


Figura 30 – Relação linear positiva do incremento de lenho com APAR (a) e LUE (b). Em média, parcelas com maiores taxas de incremento de lenho apresentaram maior absorção da radiação (a) e também mostraram elevada eficiência de uso da luz (b)

Baseado nesses resultados foi possível observar que árvores dominantes tiveram uma representatividade proporcionalmente maior na produtividade do povoamento. Enquanto as 20% menores árvores apresentaram apenas 2,1% do estoque de lenho, produziram 1,5% do lenho e absorveram 3,4% da APAR, as 20% maiores representaram 38% do estoque de lenho, produziram 47% e absorveram 48% do APAR em um povoamento (Figura 31). Esses padrões observados confirmam a hipótese testada.

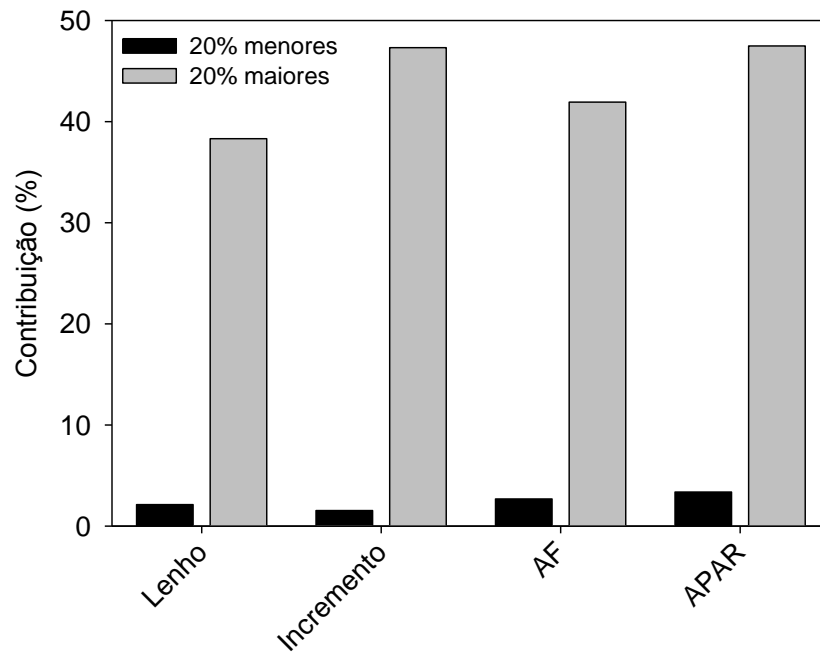


Figura 31 – Contribuição relativa das 20% menores (suprimidas) e 20% maiores (dominantes) árvores para estoque de lenho, incremento de lenho, área foliar (AF), radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR)

5 DISCUSSÃO

5.1 Estoque, fluxos e partição de carbono

Ao final da rotação (7 anos após o plantio) o estoque de carbono na biomassa da floresta, serapilheira acumulada e tocos do ciclo anterior variaram de 85 Mg C ha⁻¹ a 121 Mg C ha⁻¹ (Tabela 5). Considerando que a floresta de eucalipto estudada possuía a mesma idade e recebeu tratamento silvicultural idêntico (material genético, preparo de solo, controle de plantas invasoras e fertilização), a grande amplitude de valores de estoque de C observada mostrou que a variabilidade nos atributos físicos e químicos do solo, e de disponibilidade hídrica ao longo da área de estudo influenciou fortemente a produtividade florestal.

A produtividade primária líquida acima do solo (ANPP) observada para a floresta de eucalipto seminal estudada (em média 1448 g C m⁻² ano⁻¹ e com o máximo de 1791 g C m⁻² ano⁻¹) foi alta em comparação com plantações florestais pelo mundo (GIARDINA et al., 2003; MAIER et al., 2004; LITTON et al., 2007; DU TOIT, 2008). Entre plantações de eucalipto brasileiras intensivamente manejadas, o presente estudo apresentou valores equivalentes de ANPP a outros sítios com mesma idade, densidade de plantio e regimes de fertilização ao longo de regiões climáticas e tipos de solo (LACLAU et al., 2008; STAPE et al., 2008; RYAN et al., 2010). Materiais genéticos melhorados e práticas silviculturais aprimoradas fizeram com que os povoamentos de eucalipto no Brasil atingissem os mais altos valores de produtividade de madeira do mundo em plantios comerciais (GONÇALVES et al., 2004; STAPE et al., 2010).

Fluxos de carbono foram substancialmente influenciados pelos atributos físicos e químicos do solo no plantio estudado. Mesmo com as análises químicas do solo não apresentando grandes diferenças nas concentrações de nutrientes entre os tipos de solo (Tabela 1), foram observadas consideráveis diferenças de textura do solo, quantidade de nutrientes e capacidade de retenção de água, comumente maior em solos com maior teor de argila (LANDSBERG; SANDS, 2011). A composição química da solução do solo monitorada por mais de três anos no mesmo sítio experimental mostrou maiores concentrações de cátions no solo com maior teor de argila do que no solo com menor teor de argila (LACLAU, comunicação pessoal).

Como hipotetizado, a maior produção de lenho mostrou-se relacionada a maiores valores de GPP, maior partição de C para produção de lenho e aumento da LUE. O mesmo padrão de partição de C em relação a produtividade foi observada por outros estudos que manipularam a disponibilidade de água e nutrientes em plantações florestais (ALMEIDA et al., 2010; GIARDINA et al., 2003; MAIER et al., 2004; RYAN et al., 2010; STAPE et al., 2008; EPRON et al., 2011).

A GPP estimada foi 39% maior na parcela mais produtiva comparativamente à parcela menos produtiva ($2971 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ versus $4132 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$), provavelmente como resultado de maior disponibilidade de recursos (água e nutrientes). Stape et al. (2008) observaram elevação média na GPP de 50% quando o suprimento de água para uma plantação clonal de *E. grandis* x *E. urophylla* foi aumentado em 25% pela irrigação. Ryan et al. (2010) estudaram o efeito de irrigação em plantações de eucalipto e encontraram aumento da GPP variando de 10% a 34% em resposta ao aumento do suprimento de água, com mais responsividade em sítios com elevados valores de déficit de pressão de vapor durante o período seco do ano. A GPP aumentou em 95% com a fertilização, e mais que dobrou com fertilização e irrigação combinados em um plantio de *Pinus taeda* no sudeste dos EUA (MAIER et al., 2004). Um aumento de $500 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ na GPP do presente estudo, elevou a produção de lenho em $159 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ e a razão de partição de lenho NPP:GPP em 0,016.

O valor médio de TBCF observado no presente sítio experimental ($862 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$) mostrou-se dentro da amplitude de valores reportados para plantios clonais de eucalipto ao longo das regiões climáticas do Brasil (STAPE et al., 2008; RYAN et al., 2010), e consideravelmente menores do que plantios de eucalipto no Hawaii e Austrália (FORRESTER et al., 2006; LITTON et al., 2007). A amplitude de TBCF (de $497 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ a $1235 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$, CV de 23%) foi resultado da variabilidade de seus dois principais fluxos componentes. A tendência geral de maiores taxas de deposição de folheto em parcelas mais produtivas, comparativamente a parcelas menos produtivas, observada no presente estudo foi reportada por Giardina et al. (2003) em plantações de *E. saligna* no Hawaii. Em média, o plantio estudado apresentou valores mais elevados de deposição de folheto ($521 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$) do que em outras plantações de eucalipto intensivamente manejadas no Brasil e Hawaii (GIARDINA et al., 2003; RYAN et al., 2010).

Apesar de tendências gerais de diminuição ou aumento da emissão de CO₂ do solo com a produtividade florestal terem sido observadas em alguns trabalhos (LITTON et al., 2007; RYAN et al., 2010), a emissão de CO₂ do solo do plantio estudado não apresentou relação significativa com a produtividade de lenho.

Foram observadas maiores emissões de CO₂ do solo (25%) em parcelas localizadas no solo com menor teor de argila (1404±53 g C m⁻² ano⁻¹), quando comparadas com as emissões das parcelas no solo com maior teor de argila (1126±31 g C m⁻² ano⁻¹). Estes padrões inesperados podem ser resultado de diferenças na microbiologia do solo e colonização de micorrizas, levando a altos valores de respiração heterotrófica em solos com menor disponibilidade de recursos na área experimental. Outra causa pode vir da taxa de renovação mais rápida de raízes finas no solo com menor teor de argila (VOGT et al., 1997; CAO et al., 2010). A densidade de comprimento de raízes finas (<1 mm) até 3 m de profundidade foi 90% maior no solo com maior teor de argila do que no solo com menor teor de argila, no mesmo sítio experimental (MAURICE et al., 2010). Estudos focando o crescimento e mortalidade de raízes finas nos dois tipos de solo da área experimental estão sendo realizados para quantificar o papel da renovação de raízes finas nas emissões de CO₂ do solo e TBCF.

O padrão de maior lenho NPP e elevada partição de C para produção de lenho em parcelas com maior GPP foi clara no sítio experimental (Tabela 6, Figura 14). A diferença da partição da GPP para a produção de lenho, da parcela de maior para a de menor produtividade, atingiu 21%. A razão de partição de C para o TBCF variou de 0,14 a 0,31, reduzindo com a ANPP (Tabela 6, Figura 15).

Tal comportamento é usual em plantações florestais submetidas a variações na disponibilidade de recursos (VOGT et al., 1997; GIARDINA et al., 2003; MAIER et al., 2003; RYAN et al., 2004, 2010; STAPE et al., 2008; EPRON et al., 2011). Estes experimentos mostraram que em povoamentos com alta produtividade, uma maior proporção de carboidratos produzidos pela fotossíntese são particionados para a produção de lenho, e menos para processos no solo. No entanto, os mecanismos fisiológicos que controlam as mudanças na alocação de carbono nas plantas ainda são desconhecidos (LANDSBERG; SANDS, 2011).

5.2 Ecologia da produção na escala do povoamento

A eficiência quântica do dossel variou de 0,025 mol C mol fótons⁻¹ to 0,035 mol C mol fótons⁻¹, aumentando com a produtividade da floresta (Tabela 6). Em média, os valores observados no presente estudo foram similares aos encontrados por Du Toit (2008) para plantios de *E. grandis* (sementes melhoradas) em condições favoráveis de preparo de solo. Stape et al. (2008) também encontraram valores similares para um povoamento clonal de *E. grandis* x *E. urophylla*, sob condições de manejo comercial. Ryan et al. (2010) estudando plantios clonais de eucalipto em regiões com climas contrastantes observou aumento da eficiência quântica do dossel de 0,028 mol C mol fótons⁻¹ para 0,031 mol C mol fótons⁻¹ por meio da elevação da disponibilidade de água por irrigação.

Valores máximos de eficiência quântica do dossel para eucalipto foram encontrados por Stape et al. (2008) para um povoamento clonal de *E. grandis* x *E. urophylla* submetidos a condições não limitantes de suprimento de água e nutrientes, atingindo 0,060 mol C mol fótons⁻¹. Este valor foi 71% maior do que a eficiência quântica do dossel observada na parcela mais produtiva do presente estudo, sendo o valor máximo utilizado no modelo ecofisiológico 3-PG (SANDS; LANDSBERG, 2002; STAPE et al., 2004).

A eficiência do uso da luz (lenho NPP:APAR) ao longo do gradiente de produtividade no sítio experimental estudado variou de 0,25 g C MJ⁻¹ a 0,42 g C MJ⁻¹. O padrão de aumento da LUE com a produtividade do povoamento (Tabela 6, Figura 16) é consistente com outros estudos. Ryan et al. (2010) estudando quatro plantios clonais brasileiros encontraram uma relação linear positiva entre LUE e lenho NPP, em resposta a irrigação. Campoe et al. (2010) avaliando dois níveis de tratamento silvicultural em plantios de restauração observaram que os maiores valores de LUE foram encontrados nas parcelas mais produtivas, que estavam submetidas a manejo silvicultural intensivo.

Stape et al. (2008) observaram que o aumento da disponibilidade de água, devido a irrigação, mais que dobrou a produtividade de lenho e a LUE de plantios clonais de *E. grandis* x *urophylla* no nordeste do Brasil. Du Toit (2008) avaliando práticas silviculturais em plantios de *E. grandis* na África do Sul, observou que o manejo conservacionista do solo combinado a fertilizações elevaram a disponibilidade de nutrientes às árvores resultando em aumentos significativos de

25-35%, tanto na produtividade quanto eficiência quântica do dossel. Ryan et al. (2010) reportaram crescimento médio de produtividade primária líquida de madeira de 27% devido a aumentos de 5% na APAR e 20% na LUE, em resposta a irrigação de plantios clonais de eucalipto em quatro regiões do Brasil.

Uma revisão sobre a ecologia da produção de florestas concluiu que povoamentos mais produtivos tendem a apresentar maiores eficiências de uso dos recursos, comparativamente a povoamentos menos produtivos, ao longo de um diverso gradiente ambiental e tratamentos silviculturais (BINKLEY et al., 2004). A LUE é uma variável confiável para avaliar a produtividade de florestas plantadas, sendo fortemente influenciada pelos padrões de partição de C. Portanto, as unidades utilizadas devem ser claramente definidas e interpretadas visando evitar interpretação equivocadas.

5.3 Padrões de dominância do crescimento

Ao longo do gradiente de produtividade da área experimental, observamos dominância de crescimento positivo para todas as parcelas, variando de 0,064 a 0,210 (Tabela 8). Tal resultado mostra que para a floresta plantada de *E. grandis* com 6 anos de idade, as árvores dominantes contribuíram proporcionalmente mais para o estoque e incremento de biomassa de lenho do povoamento comparativamente às árvores suprimidas. As 20% maiores árvores representaram 38% da biomassa de lenho do povoamento e contribuíram com 47% do incremento de lenho. Plantios de *E. saligna* com 66 anos no Brasil e 70 anos no Havaí apresentaram dominância positiva, similar aos valores encontrados no presente estudo (0,09 e 0,15, respectivamente), mostrando que mesmo em idade avançada, plantios de eucalipto não desenvolveram dominância negativa, e as árvores dominantes continuaram contribuindo mais para o estoque e incremento de biomassa do povoamento (DOI et al., 2010). Nesse estudo as 20 % maiores árvores contribuíram 50% e 30% do estoque de biomassa e com 60% e 40% da produção de lenho, para Havaí e Brasil, respectivamente.

Dominância de crescimento positiva não é observada em todas as espécies florestais. Diferentemente de plantios de *Eucalyptus*, Binkley et al. (2006) observaram forte dominância de crescimento negativa em florestas de *Pinus*

ponderosa, *Populus tremuloides*, *Pinus contorta* var. *latifolia*, *Picea engelmannii* e *Abies lasiocarpa* com mais de 150 anos nos EUA, atingindo -0,33. Nesses povoamentos naturais, as árvores menores apresentam maior contribuição para o crescimento da floresta do que as grandes árvores. Não foram encontrados trabalhos sobre dominância do crescimento em plantios de eucalipto com mais de 70 anos, contudo como mostrado por Doi et al. (2010), o coeficiente de dominância tende a diminuir com a idade, sendo possível que ocorra dominância reversa em plantios mais velhos.

A eficiência de crescimento (incremento de lenho por m² de área foliar) apresentou grande amplitude entre valores máximos e mínimos para as árvores dentro de cada parcela. Os valores médios mostraram significativa correlação positiva com o estoque de lenho ($R^2 = 0,36$, $p=0,04$, Tabela 8). No geral os valores variaram de <0,1 kg lenho m⁻² folha até maiores que 0,75 kg lenho m⁻² folha, atingindo até 1,76 kg lenho m⁻² folha. Essas diferenças são muito maiores do que o valor de 300% observado por Binkley et al. (2002) para plantios clonais de *Eucalyptus grandis* x *urophylla* no Brasil, e ainda maiores do que o valor de 800% para plantios de *Pinus ponderosa* na Argentina (FERNANDÉZ et al., 2011).

Padrões de dominância, elevação da produtividade e eficiência de uso de recursos com o tamanho das árvores já observado em *Eucalyptus* (BINKLEY et al., 2002, 2010), pode não ser uma regra geral para outras espécies. Fernández e Gyenge (2009) e Fernández et al. (2011) observaram padrões de dominância baixos ou inexistentes em plantios de pinus na Argentina. Mais estudos sobre a ecologia da produção na escala da árvore visando entender o impacto da dominância do crescimento sobre a produtividade de florestas plantadas, similares ao mostrado nesse trabalho, são necessários para entender a dinâmica da produtividade florestal na escala da paisagem.

Binkley et al. (2002) afirmaram que uma parte significativa do ganho de produtividade observado em plantios clonais, quando comparado a plantios seminais, deve-se ao fato da uniformidade de desenvolvimento em condições de campo. Stape et al. (2010) simularam heterogeneidade em povoamentos clonais de eucalipto gerando dominância pelo plantio escalonado. Um terço das mudas foi plantado no tempo zero, um terço após 30 dias e o último terço após 60 dias. Quando comparado com os povoamentos que foram implantados de forma escalonada, plantios uniformes (equianeos) mostraram ganhos de 13% em sua

produtividade. O intenso nível de competição ao qual estão submetidas as árvores suprimidas de plantios heterogêneos afeta de forma negativa o povoamento, reduzindo sua produtividade (BINKLEY et al., 2002; BOYDEN et al., 2008).

No presente trabalho não foi possível avaliar isoladamente o fator uniformidade do povoamento e compará-lo com o gradiente de produtividade, pois outros fatores como atributos físicos e químicos do solo e disponibilidade de água e nutrientes também influenciaram o desenvolvimento da floresta.

Estudos sobre padrões de dominância do crescimento em plantios florestais, como mostrado no presente trabalho, podem ser utilizados como base para a definição de sistemas de manejo. Saber que árvores dominantes em um povoamento são mais produtivas e mais eficientes no uso dos recursos disponíveis, quando comparadas com árvores suprimidas, fornece informações necessárias para definição de planos de desbastes, visando otimizar a produção de madeira para finalidades específicas (DOI et al., 2011; FORRESTER et al., 2011)

5.4 Diferenças fisiológicas, morfológicas e químicas entre árvores

A abordagem da ecologia de produção aplicada aos resultados de dominância do crescimento demonstra que o crescimento elevado de árvores dominantes, comparativamente a árvores suprimidas, é resultado de maior uso e eficiência de uso dos recursos disponíveis. De acordo com Fernández et al. (2011) tal padrão pode ser explicado pela plasticidade fisiológica do gênero *Eucalyptus*, que resultaria em elevada capacidade fotossintética em árvores dominantes, maior do que em árvores suprimidas.

As análises exploratórias realizadas em características morfológicas, químicas e fisiológicas de folhas de árvores dominantes (biomassa aérea total 176 kg e área foliar 45m²) e suprimidas (biomassa aérea total 40 kg e área foliar 8,5m²) mostraram evidências de que a maior produtividade de árvores dominantes pode estar ligada a eficiência do uso da água e não a capacidade fotossintética. Os parâmetros fotossintéticos resultantes do processamento das curvas $A:C_j$ (J_{max} , V_{cmax} e V_{TPU}) mostraram-se similares tanto para árvores suprimidas quanto dominantes (dentro da amplitude de tamanhos avaliada no presente estudo, Tabela 11). Contudo, diferenças nos valores de área foliar específica, teor de nitrogênio (Tabela

11) e na razão $g_s:A.UR/Ca$ (Figura 26) sugerem que árvores dominantes e mais produtivas tem folhas mais grossas, reduzindo perda de água pela através dos tecidos, melhor status nutricional, são mais eficientes no uso da água e apresentam melhor controle estomático.

O'Grady et al. (2008, 2010) avaliando a taxa fotossintética máxima de árvores suprimidas e dominantes em um plantio de *E. globulus* de 4 anos de idade, encontraram valores similares independentemente do tamanho das árvores, seguindo o mesmo padrão observado no presente trabalho. No entanto a respiração das folhas foi mais elevada em árvores suprimidas.

Vale ressaltar que essas avaliações foram feitas apenas no último ano da rotação da floresta, e durante o período de inverno. Uma caracterização mais completa deve considerar várias idades e diferentes épocas do ano. Estudos sobre diferenças morfológicas, químicas e fisiológicas entre árvores em um povoamento devem ser realizadas ao longo do desenvolvimento, principalmente logo após o fechamento das copas, para que seja possível identificar quais são os mecanismos ecofisiológicos responsáveis pelo surgimento de dominância do crescimento e diferenciação entre árvores dominantes e suprimidas.

5.5 Ecologia da produção na escala da árvore

As amplitudes das variáveis biométricas observadas no plantio estudado (Tabela 12) são compatíveis com materiais de origem seminal e clonal de mesma idade, e que são plantados em escala comercial em diferentes regiões climáticas do Brasil (BOYDEN et al., 2008; STAPE et al., 2010). Tal fato mostra o alto nível de melhoramento genético do material estudado.

A relação entre área foliar e APAR das árvores não apresentou tendência linear em nenhuma das parcelas experimentais. Na Figura 27, estão apresentadas conjuntamente todas as árvores avaliadas, de todas as parcelas. O comportamento não linear dessa relação demonstra que árvores pequenas (menores do que 15 m) e com pouca área foliar (notadamente árvores com área foliar $< 15 \text{ m}^2$) são penalizadas na absorção da radiação por estarem sempre sob a sombra das árvores maiores. Já as grandes árvores, dominantes no dossel ($\geq 25\text{m}$ de altura) e com alta área foliar ($\geq 40 \text{ m}^2$ de folha), estão sempre recebendo radiação por terem vizinhos de tamanho igual ou menores, nunca maiores. Binkley et al. (2010) encontraram

relação linear entre área foliar e APAR de árvores individuais em plantios clonais de eucalipto com idades de 1,5 a 2,5 anos e de 5,5 a 6,5 anos após o plantio (final da rotação). O fato de tanto árvores dominantes quanto suprimidas absorverem proporcionalmente quantidades semelhantes de PAR pode ser atribuído a diferenças na arquitetura das copas e dossel de plantios clonais em relação ao dossel da presente floresta de origem seminal (LANDSBERG, 1997). Apesar de tanto a floresta estudada por Binkley et al. (2010) quanto a do presente trabalho apresentarem IAF similares ($2,5-4,0 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$), possivelmente a copa de árvores clonais tende a ser mais compacta (nas 3 dimensões) e com base circular, resultando em mais espaços nas entrelinhas de plantio para entrada de radiação direta até as copas de árvores suprimidas. Já no plantio seminal estudado (maior variabilidade genética entre indivíduos), as copas apresentam capacidade de expansão de galhos para espaços vazios nas linhas de plantio (Tabela 12), apresentando cobertura homogênea do dossel, resultando no padrão não linear da relação área foliar x APAR (LANDSBERG; SANDS, 2011).

A elevação da razão biomassa de lenho:área foliar de 2,9 para árvores suprimidas (as 20% menores) para 3,9 para árvores dominantes (as 20% maiores) sugere mudanças em padrões de alocação de C na escala da árvore. Possivelmente, árvores dominantes apresentam maior partição de C para produção de lenho, comparativamente a árvores suprimidas. Contudo, não há dados de partição de C na escala da árvore para testar tal hipótese.

O padrão de aumento da produtividade de lenho com a elevação da APAR e também da LUE, mostrado neste estudo, já foi observado em plantações de eucalipto tanto na escala de árvores (BINKLEY et al., 2010) quanto na escala de povoamento (STAPE et al., 2008, RYAN et al., 2010). Os autores atribuem elevação da produtividade de madeira à maior absorção da radiação e elevada eficiência de conversão da APAR e biomassa de lenho. Forrester et al. (2011) estudando plantios de *E. nitens* na Austrália verificaram que os ganhos de produtividade de árvores dominantes foram resultados combinados de elevação da área foliar e maior APAR.

Apesar desse comportamento ter sido observado nos trabalhos citados, não existem muitos estudos sobre a ecologia da produção de florestas plantadas na escala das árvores.

A eficiência do uso da luz mostrou ser um excelente indicador do nível de produtividade em plantios florestais (BINKLEY et al., 2004). Contudo, os processos de fotossíntese e partição de carbono têm grande influência sobre a elevação da LUE, devendo ser considerados (O'GRADY et al., 2010; RYAN et al., 2009, 2010). Como mostrado em diversos estudos na escala de parcelas (GIARDINA et al., 2003; STAPE et al., 2009; RYAN et al., 2010), a elevação da disponibilidade de recursos (água e nutrientes) resulta em tendência de elevação da partição de carbono para compartimentos aéreos, principalmente lenho (menor proporção do GPP particionado para raiz e maior para a parte aérea), impactando fortemente a LUE. Contudo, a dificuldade de avaliação da alocação de carbono na escala da árvore impede que essa variável seja considerada no presente estudo.

Estudar padrões de dominância em plantios equiâneos intensivamente manejados nos leva a pensar sobre as causas do surgimento de árvores dominantes e suprimidas no povoamento. Tal questionamento está fora do objetivo desse trabalho, mas alguns pontos devem ser considerados, tais como: a qualidade das mudas que foram plantadas (tamanho e estrutura radicular) e período entre o plantio e as atividades de replantio; a qualidade e homogeneidade das atividades silviculturais (preparo de solo, controle de plantas invasoras e fertilizações); o efeito da distribuição dos resíduos da colheita da rotação anterior. Esses fatores têm impacto direto sobre o estabelecimento e disponibilidade de recursos às árvores (NILSSON; ALLEN 2003; GONÇALVES et al., 2004; LACLAU et al., 2010; STAPE et al., 2010). Deve ser considerada também a expressão particular do genótipo de cada indivíduo, e sua interação com o ambiente (ASPIWALL et al., 2011). Tais fatores afetam as árvores nos estádios iniciais de desenvolvimento, sendo que após o fechamento do dossel, a dominância do crescimento entre indivíduos se estabelecerá e se intensificará ao longo do desenvolvimento da floresta (BINKLEY, 2004).

O impacto negativo da heterogeneidade sobre a produtividade de plantios florestais reforça a necessidade de aprimorar a qualidade e uniformidade das práticas silviculturais na paisagem, visando alcançar altos níveis de homogeneidade em todas as atividades, do preparo das mudas até a colheita.

O modelo Maestra, utilizado no presente trabalho para acessar as variáveis da equação da ecologia da produção na escala da árvore, possui potencial de utilização como ferramenta de manejo. Com o uso do Maestra, é possível avaliar os

efeitos de mudanças no dossel da floresta, provenientes da aplicação de sistemas de manejo silvicultural, sobre a produtividade, tais como testar diferentes intensidades de desbaste, níveis de desrama, diferentes arranjos de plantio ou ainda perdas de folhas por ataques de pragas (MEDLYN, 2004; FORRESTER et al., 2011).

6 CONCLUSÃO

Sobre os fluxos e partição de C e eficiência do uso da luz na escala do povoamento podemos concluir que:

- A variabilidade espacial dos atributos do solo e a topografia da área experimental afetaram fortemente a GPP e a produtividade primária de lenho, gerando um significativo gradiente de produtividade. O TBCF e a emissão de CO₂ do solo não apresentaram tendências com o aumento da produtividade, e não apresentaram correlação com a ANPP e GPP;
- Fluxos e partição de carbono entre os componentes da floresta mostraram-se intimamente relacionados com a produtividade. O aumento da GPP foi seguido por maior partição para a produtividade de lenho. Os padrões de partição de C para o lenho explicaram parcialmente a maior produtividade de lenho. A eficiência de uso da luz para a produção de lenho mostrou-se positivamente correlacionada com a GPP da floresta, e foi fortemente afetada pela partição de C entre os componentes da floresta;
- A produção de lenho ao longo do gradiente de produtividade observado na área experimental foi um resultado combinado de aumentos na GPP, eficiência quântica do dossel e C particionado para o lenho. Estudos visando a compreensão dos componentes do balanço de C em plantações florestais são necessários para aprimorar o entendimento sobre os processos que controlam a produtividade de madeira e a fixação de carbono, e desenvolver a capacidade de modelar as respostas das florestas às mudanças do ambiente;
- Foi possível espacializar os fluxos e partição de carbono para toda a área experimental utilizando variáveis dendrométricas usuais. Todos os fluxos e partição de C foram determinados com boa precisão baseando-se em altitude, índice de sítio e área basal.

Sobre a avaliação da dominância do crescimento entre árvores podemos concluir que:

- Existiu dominância do crescimento positiva, mostrando que no último ano da rotação (do sexto para o sétimo) as árvores dominantes no povoamento contribuíram proporcionalmente mais tanto para o estoque quanto para a produtividade de madeira do plantio. Estudos sobre a dominância do crescimento tem potencial para serem utilizados na determinação de regimes de desbaste em plantios florestais;
- Avaliações exploratórias nas características fisiológicas e morfológicas das folhas das árvores sugerem que a maior produtividade de árvores dominantes em relação a árvores dominadas pode ter sido resultante de maiores teores de nitrogênio, aprimorado controle estomático e maior eficiência do uso da água.

Sobre a produtividade e eficiência do uso da luz na escala das árvores podemos concluir que:

- As árvores dominantes do povoamento foram mais produtivas ao absorverem mais radiação e terem maior eficiência do uso da luz, comparativamente às árvores suprimidas;
- O modelo MAESTRA apresenta um grande potencial para ser utilizado como ferramenta de manejo florestal, avaliando o efeito de diferentes níveis de desbaste e porcentagens de desrama de copa sobre a produtividade e na simulação do efeito de diferentes espaçamentos e arranjos de plantio.

Dessa forma, retornando às hipóteses desse estudo, verifica-se que:

- Os mesmos padrões observados por estudos de larga escala ou por estudos onde a disponibilidade de nutrientes e água foi experimentalmente manipulada serão também observados ao longo do gradiente de produtividade do sítio experimental estudado, onde a elevada produção de lenho estará associada com maiores valores de GPP, maior partição para produção de lenho e alta LUE: **Corroborada;**

- Em valores absolutos, o fluxo de carbono para o solo (TBCF) será proporcional à produtividade: **Não corroborada;**

- A partição de carbono para o solo (TBCF:GPP) será inversamente proporcional à produtividade: **Corroborada;**

- Árvores dominantes (alta biomassa de lenho e copa na parte superior do dossel) contribuem proporcionalmente mais para o estoque e produtividade de lenho do povoamento, quando comparada à contribuição das árvores suprimidas (baixa biomassa de lenho e copa abaixo do dossel superior): **Corroborada;**

- Árvores dominantes apresentam maior capacidade fotossintética, melhor controle estomático e maior status nutricional da copa quando comparadas às árvores suprimidas: **Não corroborada;**

- As árvores dominantes do povoamento são mais produtivas por absorverem mais radiação e também pela maior eficiência do uso da luz na produção de lenho, quando comparadas às árvores suprimidas: **Corroborada.**

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, A.C.; LANDSBERG, J.J.; SANDS, P.J. Parameterization of 3-PG model for fast-growing *Eucalyptus grandis* plantations. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 193, p. 179-195, 2004.
- ALMEIDA, A.C.; LANDSBERG, J.J.; SANDS, P.J.; AMBRIGI, M.S.; FONSECA, S.; BARDDAL, S.M.; BERTOLUCCI, F.L. Needs and opportunities for using a process-based productivity model as a practical tool in Eucalyptus plantations. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 193, p. 167-177, 2004.
- ALMEIDA, A.C.; SOARES, J.V.; LANDSBERG, J.J.; REZENDE, G.D. Growth and water balance of *Eucalyptus grandis* hybrid plantations in Brazil during a rotation for pulp production. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 251, p. 10-21, 2007.
- ALMEIDA, J.C.R.; LACLAU, J.P.; GONÇALVES, J.L.M.; RANGER, J.; SAINT-ANDRÉ, L. A positive growth response to NaCl applications in *Eucalyptus* plantations established on K-deficient soils. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 259, p. 1786-1795, 2010.
- ASPINWALL, M.; KING, J.S.; MCKEAND, S.E.; BULLOCK, B.P. Genetic effects on stand-level uniformity and above- and belowground dry mass production in juvenile loblolly pine. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 262, p. 609-619, 2011.
- ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE PRODUTORES DE FLORESTAS PLANTADAS. **Anuário estatístico da ABRAF**: ano base 2009. Brasília, 2010. 140 p.
- AUBINET, M. Eddy covariance CO₂ flux measurements in nocturnal conditions: an analysis of the problem. **Ecological Applications**, Washington, v. 18, n. 8, p. 1368-1378, 2008.
- BALDOCCHI, D.D. Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future. **Global Change Biology**, Oxford, v. 9, p. 470-492, 2003.
- BALDOCCHI, D.D.; HINCKS, B.B.; MEYERS, T.P. Measuring biosphere-atmosphere exchanges of biologically related gases with micrometeorological methods. **Ecology**, Berlin, v. 69, n. 5, p. 1331-1340, 1988.
- BATTAGLIA M.; SANDS, P.J.; WHITE, D.; MUMMERY, D. CABALA: a linked carbon, water and nitrogen model of forest growth for silvicultural decision support. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 193, p. 251-282, 2004.
- BAUERLE, W.L.; BOWDEN, J.D.; MCLEOD, M.F.; TOLER, J.E. Modeling intra-crown and intra-canopy interactions in red maple: assessment of light transfer on carbon dioxide and water vapor exchange. **Tree Physiology**, Oxford, v. 24, p. 589-597, 2004.

- BINKLEY, D. A hypothesis about the interaction of tree dominance and stand production through stand development. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 190, p. 265-271, 2004.
- BINKLEY, D.; STAPE, J.L. Sustainable management of Eucalyptus plantations in changing world. In: IUFRO CONFERENCE, 2004, Aveiro. **Eucalyptus in a changing world: proceedings...** Aveiro, 2004. p. 11-15.
- BINKLEY, D.; STAPE, J.L.; RYAN, M.G. Thinking about efficiency of resource use in forests. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 193, p. 5-14, 2004.
- BINKLEY, D.; STAPE, J.L.; BAUERLE, W.L.; RYAN, M.G. Explaining growth of individual trees: light interception and efficiency of light use by *Eucalyptus* at four sites in Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 259, p. 1704-1713, 2010.
- BINKLEY, D.; STAPE, J.L.; RYAN, M.G.; BARNARD, H.R.; FOWNES, J. Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual-tree, stand-structure hypothesis. **Ecosystems**, New York, v. 5, p. 58-67, 2002.
- BINKLEY, D.; KASHIAN, D.M.; BOYDEN, S.; KAYE, M.W.; BRADFORD, J.B.; ARTHUR, M.A.; FORNWALT, P.J.; RYAN, M.G. Patterns of growth dominance in forests of the Rocky Mountains, USA. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 236, p. 193–201, 2006.
- BOWDEN, J.D.; BAUERLE, W.L. Measuring and modeling the variations in species-specific transpiration in temperate deciduous hardwoods. **Tree Physiology**, Oxford, v. 28, p. 1675-1683, 2008.
- BOYDEN, S.; BINKLEY, D.; SENOCK, R. Competition and facilitation between *Eucalyptus* and nitrogen-fixing *Falcataria* in relation to soil fertility. **Ecology**, Berlin, v. 86, p. 992–1001, 2005.
- CAMPBELL, G.S.; NORMAN, J.M. **Introduction to environmental biophysics**. New York: Springer-Verlag, 1998. 286 p.
- CAMPOE, O.C.; STAPE, J.L.; MENDES, J.C.T. Can intensive management accelerate the restoration of Brazil's Atlantic forests? **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 259, p. 1808-1814, 2010.
- CANNELL, M.G.R. Physiological basis of wood production: a review. **Scandinavian Journal of Forest Research**, London v. 4, p. 459-490, 1989.
- CAO, Y.; FU, S.; ZOU, X.; CAO, H.; SHAO, Y.; ZHOU, L. Soil microbial community composition under *Eucalyptus* plantations of different age in subtropical China. **European Journal of Soil Biology**, Amsterdam v. 46, p. 128-135, 2010.

CHRISTINA, M.; LACLAU, J.P.; GONÇALVES, J.L.M.; JOURDAN, C.; NOUVELLON, Y.; BOUILLET, J. P. Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. **Ecosphere**, Ithaca, v. 2, p. 1-10, 2011.

COOPS, N.C.; SMITH, M.L.; JACOBSEN, K.L.; MARTIN, M.; OLLINGER, S. Estimation of plant and leaf area index using three techniques in a mature native eucalypt canopy. **Austral Ecology**, Melbourne, v. 29, p. 332-341, 2004.

DAVIDSON, E.A.; SAVAGE, K.; VERCHOT, L.V.; NAVARRO, R. Minimizing artifacts and biases in chamber-based measurements of soil respiration. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 113, p. 21-37, 2002.

DELUCIA, E.H.; DRAKE, J.E.; THOMAS, R.B.; GONZALEZ-MELER, M. Forest carbon use efficiency: is respiration a constant fraction of gross primary production? **Global Change Biology**, Oxford, v. 13, p. 1157-1167, 2007.

DOI, B.T.; BINKLEY, D.; STAPE, J.L. Does reverse dominance develop in old growth plantations of *Eucalyptus saligna*? **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 259, p. 1815-1818, 2010.

DU TOIT, B. Effects of site management on growth, biomass partitioning and light use efficiency in a young stand of *Eucalyptus grandis* in South Africa. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 255, p. 2324-2336, 2008.

EMBRAPA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2. ed. Brasília: Embrapa Produção de Informação; Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2006. 306 p.

EPRON, D.; LACLAU, J.P.; ALMEIDA, J.C.R.; GONÇALVES, J.L.M.; PONTON, S. SETTE Jr., C.R.; DELGADO-ROJAS, J.S.; BOUILLET, J.P.; NOUVELLON, Y. Do changes in carbon allocation account for the growth response to potassium and sodium applications in tropical *Eucalyptus* plantations? **Tree Physiology**, Oxford, v. 31, p. 1-13, 2012. Disponível em: <<http://treephys.oxfordjournals.org/content/early/2011/10/20/treephys.tpr107.full.pdf+html>>. Acesso em: 20 out. 2011.

FAO. **State of world's forests**. Rome, 2010. 164 p.

FARQUHAR, G.D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J.A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. **Planta**, Berlin, v. 149, p. 78-90, 1980.

FERNANDEZ, M.E.; GYENGE, J.E. Testing Binkley's hypothesis about the interaction of individual tree water use efficiency and growth efficiency with dominance patterns in open and close canopy stands. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 257, p. 1859-1865, 2011.

FERNANDEZ, M.E.; TSCHIEDER, E.F.; LETOURNEAU, F.; GYENGE, J.E. Why do *Pinus* species have different growth dominance patterns than *Eucalyptus* species? A hypothesis based on differential physiological plasticity. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 261, p. 1061-1068, 2011.

FORRESTER, D.I.; BAUHUS, J.; COWIE, A.L. Carbon allocation in a mixed-species plantation of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 233, p. 275-284, 2006.

FORRESTER, D.I. COLLOPY, J.J.; BEADLE, C.L.; WARREN, C.R.; BAKER, T.G. Thinning, pruning and nitrogen fertilizer application interact to influence the growth, structure and resource-use of *Eucalyptus nitens* plantations. In: IUFRO CONFERENCE – IMPROVEMENT AND CULTURE OF EUCALYPT, 7., 2011, Porto Seguro. **Proceedings...** Piracicaba: IPEF, 2011. p. 112-116.

GIARDINA, C.P.; RYAN, M.G. Total belowground carbon allocation in a fast-growing Eucalyptus plantation estimated using a carbon balance approach. **Ecosystems**, New York, v. 5, p. 487-499, 2002.

GIARDINA, C.P.; RYAN, M.G.; BINKLEY, D. FOWNES, J.H. Primary production and carbon allocation in relation to nutrient supply in a tropical forest. **Global Change Biology**, Oxford, v. 9, p. 1-13, 2003.

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

GONÇALVES, J.L.M.; STAPE, J.L.; LACLAU, J.P.; SMETHURST, P.; GAVA, J.L. Silvicultural effects on the productivity and wood quality of eucalypt plantations. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 193, p. 45-61, 2004.

LACLAU, J.P.; BOUILLET, J.P.; RANGER, J. Dynamics of biomass and nutrient accumulation in a clonal plantation of *Eucalyptus* in Congo. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 128, p. 181-196, 2000.

LACLAU, J.P.; BOUILLET, J.P.; GONÇALVES, J.L.M.; SILVA, E.V.; JOURDAN, C.; CUNHA, M.C.S.; MOREIRA, R.M.; SAINT-ANDRÉ, L.; MAQUÈRE, V.; NOUVELLON, Y.; RANGER, J. Mixed-species plantations of *Acacia mangium* and *Eucalyptus grandis* in Brazil 1. Growth dynamics and aboveground net primary production. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 255, p. 3905-3917, 2008.

LACLAU, J.P.; LEVILLAIN, J.; DELEPORTE, P.; NZILA, J.D.; BOUILLET, J.P.; SAINT-ANDRÉ, L.; VERSINI, A.; MARESCHAL, L.; NOUVELLON, Y.; M'BOU, A.T.; RANGER, J. Organic residue mass at planting time is an excellent predictor of tree growth in Eucalyptus plantations established on a sandy tropical soil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 260, p. 2148-2159, 2010.

LANDSBERG, J.J. The biophysical environment. In: NAMBIAR, E.K.S.; BROWN, A.G. (Ed.). **Management of soil, nutrients and water in tropical plantation forests**. Canberra: ACIAR, 1997. p. 65-96.

_____. Modelling forest ecosystems: state of the art, challenges, and future directions. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 33, p. 385-397, 2003.

LANDSBERG, J.J.; GOWER, S.T. **Applications of physiological ecology to forest management**. San Diego: Academic Press, 1997. 354 p.

LANDSBERG, J.J.; SANDS, P.J. **Physiological ecology of forest production: principles, processes, and models**. London: Academic Press, 2011. 331 p.

LANDSBERG, J.J.; WARING, R.H. A generalized model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 95, p. 209-228, 1997.

LANDSBERG, J.J.; WARING, R.H.; COOPS, N.C. Performance of the forest productivity model 3-PG applied to a wide range of forest types. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 172, p. 199-214, 2003.

LE MAIRE, G.; MARSDEN, C.; VERHOEF, W.; PONZONI, F.J.; SEEN, D.L.; BÉRGUÉ, A.; STAPE, J.L.; NOUVELLON, Y. Leaf area index estimation with MODIS reflectance time series and model inversion during full rotations of Eucalyptus plantations. **Remote Sensing of Environment**, Amsterdam, v. 115, p. 586-599, 2011.

LEUNING, R.; WANG, Y.P.; CROMER, R.N. Model simulations of spatial distributions and daily totals of photosynthesis in *Eucalyptus grandis* canopies. **Oecologia**, Heidelberg, v. 88, p. 494-503, 1991.

LITTON, C.M.; GIARDINA, C.P. Below-ground carbon flux and partitioning: global patterns and response to temperature. **Functional Ecology**, London, v. 22, p. 941-954, 2008.

LITTON, C.M.; RAICH, J.W.; RYAN, M.G. Carbon allocation in forest ecosystems. **Global Change Biology**, Oxford, v. 13, p. 2089-2109, 2007.

LOESCHER, H.W.; LAW, B.E.; MAHRT, L.; HOLLINGER, D.Y.; CAMPBELL, J.; WOFSEY, S.C. Uncertainties in, and interpretation of, carbon flux estimates using the eddy covariance technique. **Journal of Geophysical Research**, Washington, v. 11, p. 1-19, 2006.

LUYSSAERT, S.; INGLIMA, I.; JUNG, M.; RICHARDSON, A.D.; REICHSTEIN, M.; PAPALE, D.; PIAO, S.L.; SCHULZE, E.D.; WINGATE, L.; MATTEUCCI, G.; ARAGAO, L.; AUBINET, M.; BEER, C.; BERNHOFER, C.; BLACK, K.G.; BONAL, D.; BONNEFOND, J.M.; CHAMBERS, J.; CIAIS, P.; COOK, B.; DAVIS, K.J.; DOLMAN, A.J.; GIELEN, B.; GOULDEN, M.; GRACE, J.; GRANIER, A.; GRELE, A.; GRIFFIS, T.; GRUWALD, T.; GUIDOLOTTI, G.; HANSON, P.J.; HARDING, R.; HOLLINGER, D.Y.; HUTYRA, L.R.; KOLARI, P.; KRUIJT, B.; KUTCH, W.; LAGERGREN, F.; LAURILA, T.; LAW, B.E.; LE MAIRE, G.; LINDROTH, A.; LOUSTAU, D.; MALHI, Y.; MATEUS, L.; MIGLIAVACCA, M.; MISSON, L.; MONTAGNANI, L.; MONCRIEFF, J.; MOORS, E.; MUNGER, J.W.; NIKINMAA, E.; OLLINGER, S.V.; PITA, G.; REBMANN, C.; ROUPSARD, O.; SAIGUSA, N.; SANZ, M.J.; SEUFERT, G.; SIERRA, C.; SMITH, M.L.; TANG, J.; VALENTINI, R.; VESALA, T.; JANSSENS, I.A. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. **Global Change Biology**, Oxford, v. 13, n. 12, p. 2509-2537, 2007.

MAIER, C.A.; ALBAUGH, T.J.; ALLEN, H. L.; DOUGHERTY, P.M. Respiratory carbon use and carbon storage in mid-rotation loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantations: the effect of site resources on the stand carbon balance. **Global Change Biology**, Oxford, v. 10, p. 1335-1350, 2004.

MAURICE, J.; LACLAU, J.P.; RÉ, D.S.; GONÇALVES, J.L.M.; NOUVELLON, Y.; BOUILLET, J.P.; STAPE, J.L.; RANGER, J.; BEHLING, M.; CHOPART, J.L. Fine root isotropy in *Eucalyptus grandis* plantations: towards the prediction of root length densities from root counts on trench walls. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 334, p. 261-275, 2010.

MEDLYN, B. A MAESTRO retrospective. In: MENCUCCINI, M.; GRACE, J.; MONCRIEFF, J.; McNAUGHTON, K.G. (Ed.). **Forests at the land-atmosphere interface**. Wallingford: CABI International, 2004. p. 105-122.

MIEHLE, P.; BATTAGLIA, M.; SANDS, P.J.; FORRERSTER, D.I.; FEIKEMA, P.M.; LIVESLEY, S.J.; MORRIS, J.D.; ARNDT, S.K. A comparison of four process-based models and a statistical regression model to predict growth of *Eucalyptus globulus* plantations. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 220, p. 734-746, 2009.

MONTEITH, J.L. Climate and the efficiency of crop production in Britain. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 281, p. 277-294, 1977.

NILSSON, U.; ALLEN, H.L. Short- and long-term effects of site preparation, fertilization and vegetation control on growth and stand development of planted loblolly pine. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 175, p. 367-377, 2003.

NORMAN, J.M. Modeling the complete crop canopy. In: BARFIELD, B.J.; GERBER, J.F. (Ed.). **Modification of the aerial environment of plants**. St. Joseph: American Society of Agricultural Engineers, 1979. p. 249-277. (Monograph, 2).

NORMAN, J.M.; WELLES, J.M. Radioactive transfer in array of canopies. **Agronomy Journal**, Madison, v. 75, p. 481-488, 1983.

- O'GRADY, A.P.; WORLEDGE, D.; WILKINSON, A.; BATTAGLIA, M. Photosynthesis and respiration decline with light intensity in dominant and suppressed *Eucalyptus globulus* canopies. **Functional Plant Biology**, Canberra, v. 35, p. 439-447, 2008.
- O'GRADY, A.P.; EYLES, A.; WORLEDGE, D.; BATTAGLIA, M. Seasonal patterns of foliage respiration in dominant and suppressed *Eucalyptus globulus* canopies. **Tree Physiology**, Oxford, v. 30, p. 957-968, 2010
- PARSONS, R.; WEYERS, J.D.B.; LAWSON, T.; GOBBER, I.M. Rapid and straightforward estimates of photosynthetic characteristics using a portable gas exchange system. **Photosynthetica**, Amsterdam, v. 34, p. 265-279, 1997.
- RAICH, J.W.; NADELHOFFER, K.J. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. **Ecology**, Berlin, v. 70, p. 1346-1354, 1989.
- REID, D.E.B.; LIEFFERS, V.J.; SILINS, U. Growth and crown efficiency of height repressed lodgepole pine: are suppressed trees more efficient? **Trees**, Berlin, v. 18, p. 390-398, 2004.
- RYAN, M.G. A simple method for estimating gross carbon budgets for vegetation in forest ecosystem. **Tree Physiology**, Oxford, v. 9, p. 255-266, 1991.
- RYAN, M.G.; BINKLEY, D.; FOWNES, J.H.; GIARDINA, C.P.; SENOCK, R.S. An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. **Ecological Monographs**, Ithaca, v. 74, p. 393-414, 2004.
- RYAN, M.G.; CAVALERI, M.A.; ALMEIDA, A.C.; PENCHEL, R.; SENOCK, R.S.; STAPE, J.L. Wood CO₂ efflux and foliar respiration for *Eucalyptus* in Hawaii and Brazil. **Tree Physiology**, Oxford, v. 29, p. 1213-1222, 2009.
- RYAN, M.G.; STAPE, J.L.; BINKLEY, D.; FONSECA, S.; LOOS, R.A.; TAKAHASHI, E.N.; SILVA, C.R.; SILVA, S.R.; HAKAMADA, R.E.; FERREIRA, J.M.; LIMA, A.M.N.; GAVA, J.L.; LEITE, F.P.; ANDRADE, H.B.; ALVES, J.M.; SILVA, G.G.C. Factors controlling *Eucalyptus* productivity: how resource availability and stand structure alter production and carbon allocation. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 259, p. 1695-1703, 2010.
- SAINT-ANDRÉ, L.; M'BOU, A.T.; MABIALA, A.; MOUVONDY, W.; JOURDAN, C.; ROUPSARD, O.; DELEPORTE, P.; HAMEL, O.; NOUVELLON, Y. Age-related equations for above- and below-ground biomass of a *Eucalyptus* hybrid in Congo. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 205, p. 199-214, 2005.
- SANDS, P.J.; LANDSBERG, J.J. Parameterization of 3-PG for plantation grown *Eucalyptus globulus*. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 163, p. 273-292, 2002.

SICARD, C.; SAINT-ANDRÉ, L.; GELHAYE, D.; RANGER, J. Effect of initial fertilization on biomass and nutrient content of Norway spruce and Douglas-fir plantations at the same site. **Trees**, Berlin, v. 20, p. 229-246, 2006.

SILVA, E.V.; BOUILLET, J.-P.; GONÇALVES, J.L.M.; ABREU JR., C.H.; TRIVELIN, P.C.O.; HINSINGER, P.; JOURDAN, C.; NOUVELLON, Y.; STAPE, J.L.; LACLAU, J.-P. Functional specialization of Eucalyptus fine roots: contrasting potential uptake rates for nitrogen, potassium and calcium tracers at varying soil depths. **Functional Ecology**, Londres, v. 25, p. 996-1006, 2011.

SMITH, P. How long before a change in soil organic carbon can be detected? **Global Change Biology**, Oxford, v. 10, p. 1878-1883, 2004.

SMETHURST, P.J. Forest fertilization: trends in knowledge and practice compared to agriculture. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 335, p. 83–100, 2010.

SMITH, P. How long before a change in soil organic carbon can be detected? **Global Change Biology**, Oxford, v. 10, p. 1878-1883, 2004.

STAPE, J.L. **Production ecology of clonal Eucalyptus plantations in northeastern Brazil**. 2002. 225 p. Thesis (Ph.D. in Forest Sciences) – Colorado State University, Fort Collins, 2002.

_____. **Programa Torre de Fluxo (EUCFLUX)**. Piracicaba: IPEF, 2006. 38 p.

STAPE, J.L.; BINKLEY, D.; RYAN, M.G. Production and carbon allocation in a clonal *Eucalyptus* plantation with water and nutrient manipulations. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 255, p. 920-930, 2008.

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

STAPE, J.L.; BINKLEY, D.; JACOB, W.S.; TAKAHASHI, E.N. A twin-plot approach to determine nutrient limitation and potential productivity in *Eucalyptus* plantations at landscape scales in Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 223, p. 358-362, 2006.

STAPE, J.L.; BINKLEY, D.; RYAN, M.G.; FONSECA, S.; LOOS, R.A.; TAKAHASHI, E.N.; SILVA, C.R.; SILVA, S.R.; HAKAMADA, R.E.; FERREIRA, J.M.; LIMA, A.M.N.; GAVA, J.L.; LEITE, F.P.; ANDRADE, H.B.; ALVES, J.M.; SILVA, G.G.C.; AZEVEDO, M.R. The Brazil *Eucalyptus* Productivity Project: influence of water, nutrients and stand uniformity on wood production. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 259, p. 1684-1694, 2010.

VOGT, K.; ERCELAWN, A.; MONTAGNINI, F.; VALDÉS, M. Roots and mycorrhizas in plantation ecosystems. In: NAMBIAR, E.K.S.; BROWN, A.G. (Ed.). **Management of soil, nutrients and water in tropical plantation forests**. Canberra: ACIAR, 1997. p. 247-296.

WANG, Y.P.; JARVIS, P.G. Description and validation of an array model – MAESTRO. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 51, p. 257-280, 1990.