

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

**Resposta fisiológica de plantas de *Eucalyptus grandis* à
adubação com potássio ou sódio**

Rodrigo Ruiz Romero

**Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestre em Ciências. Área de concentração:
Fisiologia e Bioquímica de Plantas**

Piracicaba

2008

Rodrigo Ruiz Romero
Engenheiro Agrônomo

**Resposta fisiológica de plantas de *Eucalyptus grandis* à
adubação com potássio ou sódio**

Orientador:
Prof. Dr. **RICARDO FERRAZ DE OLIVEIRA**

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestre em Ciências. Área de concentração: Fisiologia e
Bioquímica de Plantas

Piracicaba
2008

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP**

Romero, Rodrigo Ruiz

Resposta fisiológica de plantas de *Eucalyptus grandis* à adubação com potássio ou sódio / Rodrigo Ruiz Romero. - - Piracicaba, 2008.
56p. : il.

Dissertação (Mestrado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2008.
Bibliografia.

1. Adubação 2. Balanço hídrico 3. Cobertura morta 4. Distúrbios fisiológicos de plantas
5. Eucalipto 6. Fotossíntese 7. Potássio 8. Sódio I. Título

CDD 634.9734
R763r

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

A Deus,

Por me pôr no lugar certo na hora certa.

Aos meus pais,

Alfredo Ruiz e Lucila Romero

Por me dar o melhor exemplo e confiança.

A minha esposa Magda e Filha Mariana,

Porque fizeram parte do logro atingido.

A os meus irmãos,

Porque sempre têm confiando nas coisas que faço.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” – Universidade de São Paulo, pela oportunidade oferecida para realização do curso.

Ao Prof. Dr. Ricardo Ferraz de Oliveira por aceitar ser meu orientador e por me brindar um apoio durante meu mestrado.

Ao Dr. Jean Paul Laclau por me brindar toda a ajuda para desenvolver meu trabalho e ser exemplo do que deve ser um pesquisador.

Aos professores Dr. Murilo Melo, Dr. Luiz Stape e Dr. Lázaro por ser pessoas de quem aprendi a traves de suas aulas.

À empresa Suzano S.A. quem a traves do Engenheiro Jose Luiz Gava forneceu as plantas para meu trabalho.

A toda a equipe do Campo Experimental de Itatinga e em especial a Rildo Moreira pela ajuda para estabelecer o experimento.

Ao Dr. Antonio Sampaio pelas sugestões em meu trabalho e amizade brindada durante meu mestrado.

Ao Leonardo Ramirez, Colombiano com grande qualidade humana e com quem eu fiz uma boa amizade.

Aos estagiários Leo e Paulo Anzolin, pessoas que foram de grande ajuda nas atividades de campo.

SUMARIO

RESUMO.....	7
ABSTRACT	8
1 INTRODUÇÃO	9
2 DESENVOLVIMENTO	12
2.1 Revisão Bibliográfica.....	12
2.1.1 Generalidades sobre os efeitos do potássio e do sódio	12
2.1.2 Mecanismo de absorção do sódio	13
2.1.3 Regulação, translocação e partição	13
2.1.4 Função do sódio no metabolismo.....	15
2.1.4.1 Metabolismo C ₄	15
2.1.4.2 Substituição de funções do potássio	16
2.1.4.2.1 Controle osmótico.....	17
2.1.4.2.2 Função estomática	17
2.1.4.2.3 Fotossíntese	18
2.1.4.2.4 Transporte de íons em longas distâncias	19
2.1.4.2.5 Ativação de enzimas	19
2.1.5 Estimulação do crescimento pelo sódio	20
2.1.6 Influência do sódio sobre os níveis críticos de potássio	21
2.1.7 Outras perspectivas para o uso do sódio	22
2.1.7.1 Níveis de sódio nos tecidos.....	22
2.1.7.2 Variação genética do sódio nos tecidos	23
2.2 Material e Métodos.....	24
2.2.1 Local.....	24
2.2.2 Material vegetal e tipo de solo.....	24
2.2.3 Tratamentos	25
2.2.4 Fertilização e irrigação	26
2.2.5 Variáveis analisadas	28
2.2.5.1 Parâmetros de crescimento.....	30
2.2.5.2 Determinações fenométricas.....	30

2.2.5.2.1 Fitomassa seca	30
2.2.5.2.2 Área foliar (AF)	30
2.2.5.3 Teores de nutrientes nas folhas	31
2.2.5.4 Trocas gasosas	31
2.2.5.5 Transpiração total da planta	31
2.3 Resultados	32
2.3.1 Concentração de nutrientes na massa seca total da folha segundo a disponibilidade de água e da adubação	32
2.3.2 Influência da disponibilidade de água e da adubação sobre a altura das plantas e os diâmetros dos caules seis meses depois de estabelecido.....	34
2.3.3 Influência da disponibilidade de água e da adubação no incremento da altura nos meses de avaliação.....	34
2.3.4 Influência da disponibilidade de água e da adubação no incremento do diâmetro.....	36
2.3.5 Massa seca da planta e sua relação com a disponibilidade de água e com a adubação	37
2.3.6 Influência da disponibilidade de água e da adubação na matéria seca total e na razão raiz: massa total	39
2.3.7 Influência da disponibilidade de água e da adubação na área foliar total por planta e da área por folha	40
2.3.8 Influência da disponibilidade de água e da adubação na transpiração diária e na eficiência de uso da água (EUA).....	41
2.3.9 Taxa de trocas gasosas	44
3 CONSIDERAÇÕES FINAIS	47
REFERÊNCIAS.....	49

RESUMO

Resposta fisiológica de plantas de *Eucalyptus grandis* à adubação com potássio ou sódio

As exigências do potássio para maximizar o crescimento do eucalipto têm sido intensivamente estudadas pelas empresas florestais através de experimentos empíricos. Embora, ainda existe um fraco entendimento dos processos envolvidos com a resposta à adubação com potássio, conduzindo a resultados contraditórios entre a disponibilidade do potássio no solo e as respostas do eucalipto segundo o encontrado na literatura. Existe a hipótese que grandes depósitos de sódio perto ao mar, poderiam conduzir numa substituição parcial do potássio pelo sódio na fisiologia do eucalipto, considerando que respostas ao sódio têm sido observadas em ambientes pobres de potássio. Portanto, o objetivo deste trabalho foi avaliar a resposta de plântulas de *Eucalyptus grandis* a adubação tanto de potássio quanto de sódio, além de ser submetidas a teores de umidade de -0.07 MPa e -0.6 MPa. Mudanças na partição de assimilados, eficiência no uso da água (EUA) e trocas gasosas foram determinadas em casa de vegetação, nas idades de dois, quatro e seis meses após a adubação. O estresse hídrico afetou a produção de matéria seca para todos os tratamentos. Não obstante, o potássio ajudou na osmoregulação sob condições de estresse, encontrando uma produção de matéria seca significativamente superior ao testemunho sem aplicação de potássio nem sódio. Além disso, a resposta do eucalipto ao sódio indicou uma alta condutância estomática que foi refletida numa alta transpiração, sendo um comportamento de má adaptação para condições de estresse hídrico.

Palavras-chave: Matéria seca; Estresse hídrico; Taxa de trocas gasosas; Eficiência no uso da água

ABSTRACT

Physiological response of a *Eucalyptus grandis* clone to potassic fertilization and replacement of the sodium by potassium

The requirements of potassium fertilization to maximize the growth of eucalyptus stands have been extensively studied by forest companies through empirical experiments. Nevertheless, there is a poor understanding of the processes involved in the response of trees to K^+ fertilization, leading to contradictory results in the literature between the availability of K^+ in the soil and the responses of eucalyptus plantations to K^+ inputs. The hypothesis that large amounts of Na^+ atmospheric deposits close to the sea could result in a partial replacement of K^+ by Na^+ in the physiology of eucalyptus has been made, since a response to Na^+ fertilizer application has been observed in soils with very low exchangeable K^+ contents. The present study aimed to assess the response of *Eucalyptus grandis* cuttings to K^+ and Na^+ fertilizations, for two level of soil water potential: -0,07 MPa and -0,6 MPa. Changes in dry matter partition, water use efficiency (WUE), and gas exchange were determined in a greenhouse experiment, two, four and six months after treatment establishment. The water stress influenced the dry matter production whatever the fertilization type. However, the potassium application improved the osmotic adjustment under conditions of stress, leading to a production of dry matter significantly higher than in the control treatment without K^+ and Na^+ application. Moreover, Na^+ application increased the stomatal conductance of eucalyptus plants, leading to high transpiration rates, indicating that Na^+ inputs lead to a tree behavior badly adapted to water stress conditions.

Keywords: Dry matter; Water stress; Gas exchange; Water use efficiency

1 INTRODUÇÃO

Os plantios de florestas maderáveis são um dos componentes das paisagens tropicais com aproximadamente 3 Mha de incremento anual nas atuais áreas cultivadas de 40 – 50 Mha (FAO, 2005; www.sbs.oqr.br, 2006). O eucalipto é a principal espécie geradora de madeira e celulose no Brasil, com uma área plantada de 3,5 Mha. As produtividades anuais no país foram incrementadas $12 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ por ano na década de 1960; e nos dias de hoje, a produtividade é da ordem de $20 - 60 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ por ano, como resultado de melhoramento genético e a silvicultura (STAPE et al., 2004). A maior parte desta área está no Cerrado, onde os solos são pouco férteis, razão pela qual as respostas à adubação com N, P, K, S e B são expressivas (BARROS; NOVAIS, 1996).

O eucalipto apresenta elevada mobilização de nutrientes em função do seu rápido crescimento. A colheita da madeira é realizada aos sete anos e em ciclos que variam de 7 até 21 anos (1 a 3 rotações sucessivas). A exportação de biomassa resulta em grandes saídas de nutrientes, reduzindo conseqüentemente a disponibilidade dos mesmos para as futuras plantações. Essa situação se torna ainda mais agravante pelo fato de que a maioria dos plantios se concentre em solos de baixa fertilidade natural (SILVEIRA, 2000), onde o déficit nutricional é acentuado principalmente para nitrogênio, potássio, cálcio, magnésio, enxofre, boro e zinco (SGARBI, 2002), podendo comprometer a produtividade e a sustentabilidade ao longo dos anos.

Devido à diminuição de nutrientes, são necessárias medidas de controle, as quais permitam repor o extraído ou favorecer as condições para o estabelecimento e continuidade da cultura. Razão pela qual se faz necessário adotar programas de reposição de nutrientes extraídos pela cultura, os quais representam altas aplicações de fertilizantes. Com isso, aumentando os custos de produção, ainda mais quando se considera que, muitos desses nutrientes são importados de outros países, tendo como conseqüência custos adicionais, que contribuem negativamente à balança comercial do país.

Atualmente, a silvicultura brasileira, tem procurado adaptar tecnologias e otimizar o uso dos fatores de produção para minimizar o impacto causado pelo monocultivo e garantir a sustentabilidade do ecossistema. Nesse sentido, a adubação é uma prática

indispensável, a qual pode ser otimizada pelo uso de fontes alternativas de nutrientes que consigam expressar os potenciais de igual forma ao daqueles apresentados pelos elementos essenciais aplicados tradicionalmente, trazendo como consequência benefícios para os produtores e à capacidade competitiva do país.

É bem sabido que, o potássio é um dos elementos mais deficitários para a maioria dos solos do Brasil, onde está estabelecida a cultura de eucalipto (SGARBI, 2002). Isso significa que há a necessidade de se incorporar ao solo altas quantidades deste elemento e, portanto, existe uma grande demanda por produtos que contenham o potássio. Entretanto, os sais de potássio apresentam elevados custos de aquisição, por isso a possibilidade de substituí-los por outras fontes mais econômicas é uma boa opção. Além disso, não existe um entendimento completo dos processos envolvidos com a resposta à adubação com K^+ , conduzindo a relações contraditórias entre a disponibilidade do potássio no solo e as respostas do eucalipto às adubações com este nutriente. É assim, como concentrações de K^+ nos solos do Congo não mostraram nenhuma resposta em ensaios fatoriais NPK (BOUILLET et al., 2004), tendo como referência os resultados tidos em solos brasileiros. Laclau et al. (2003) fizeram a hipótese de que grandes depósitos de Na perto ao mar poderiam conduzir numa substituição parcial do K^+ pelo Na^+ na plantação do eucalipto.

Muitas pesquisas têm identificado o sódio para diferentes culturas como um responsável por desequilíbrios nutricionais, afetando a disponibilidade na absorção dos nutrientes e causando inativação fisiológica em alguns deles, acrescentando os requerimentos internos para elementos essenciais (VILLORA et al., 1997). Embora, existem também estudos que mostram que o Na^+ e o K^+ compartilham algumas funções fisiológicas (BERNARZ; OOSTERHUIS, 1998, 1999). Os primeiros estudos em algodão indicaram que o Na^+ pode substituir parcialmente ao K^+ (ZHOU et al., 2006; COOPER et al., 1953). Pesquisas recentes têm demonstrado que a substituição parcial do K^+ com Na^+ pode melhorar a produção de algumas culturas, incluindo a da beterraba (*Beta vulgaris*), do tomate (*Lycopersicon esculentum*), do arroz (*Oryza sativa*) e do algodão (*Gossypium hirsutum* L.) (ZHOU; SHANG, 1998; HOHJO et al., 2001; LIU; LIU, 1996; ZHANG et al., 2006). A substituição do K^+ com Na^+ pode atrasar o aparecimento de deficiências nutricionais em algodão (BERNARZ; OOSTERHUIS, 1999). Na cultura de

coqueiro, a substituição do K^+ pelo Na foi demonstrada por Bonneau (1996), mas a maior resposta ao NaCl e KCl foi devida ao Cl^- e não pelo Na nem pelo K^+ .

Considerando que a fertilização com K^+ tem sido uma prática comumente usada nas plantações de eucalipto e que respostas ao Na^+ tem sido observadas em ambientes pobres em potássio (GONÇALVES¹, 2007; LACLAU et al., 2003), demonstraram a escassez de conhecimento com este elemento em espécies florestais. Por esses motivos, o objetivo deste trabalho foi avaliar a resposta de plântulas de *Eucalyptus grandis* para as adubações de K^+ e de Na^+ , para dois níveis contrastados de disponibilidade hídrica no solo. Mudanças na partição de assimilados, eficiência no uso da água (EUA) e trocas gasosas foram também determinadas.

¹GONÇALVES, J.L.M. Relatório projeto FAPESP. 2007

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Revisão Bibliográfica

2.1.1 Generalidades sobre os efeitos do potássio e do sódio

A nutrição de plantas com sódio continua sendo um tópico difícil de compreender, apesar de várias décadas de profundas pesquisas (SUBBARAO et al., 2003). Usando a definição de Arnon e Stout (1939), modificada por Epstein (1965) sobre o termo “nutriente essencial”, o sódio não tem sido considerado nesta categoria para muitas plantas superiores (exceto para algumas plantas C_4), apesar de que em muitas plantas os níveis de Na^+ nos tecidos internos podem ser extremadamente altos, excedendo os níveis de K^+ e nitrogênio nos tecidos (SUBBARAO et al., 1999, 2000). O sódio e o potássio são quimicamente e estruturalmente cátions monovalentes similares. O íon Na^+ hidratado tem um raio de 0,358 nm, enquanto que o íon K^+ tem um raio de 0,331 nm; desta maneira, não parece que o tamanho pode ser o principal discriminador na absorção do Na^+ e do K^+ através dos canais de íons (MARSCHNER, 1995). As concentrações de Na^+ na terra são similares às de K^+ (2,8% vs. 2,6%, respectivamente) (FLOWERS; LAUCHLI, 1983). Plantas halófitas são capazes de se beneficiar desta estreita similaridade entre o Na^+ e o K^+ , se adaptando a áreas com altos teores de sal (GLENN et al., 1999). Enquanto que algumas plantas não halofíticas são capazes de metabolizar o Na^+ em condições de limitada disponibilidade de K^+ . Aparentemente há um número de funções requerendo um cátion monovalente, ainda que não possa se pensar que seja eficiente em termos de reações específicas (SUBBARAO et al., 1999, 2000). Plantas glicofíticas como a beterraba, aipo, nabo e espinafre podem utilizar o Na^+ em uma concentração que permite substituir um dos fertilizantes mais caros como o K^+ (MARSCHNER, 1995).

Uma das características mais notáveis do sódio na nutrição de plantas é a diferença entre espécies em sua habilidade para acumular ou excluir o Na^+ de seus tecidos. Apesar da similaridade entre o Na^+ e o K^+ , muitas plantas superiores têm

desenvolvido uma alta seletividade para a absorção de K^+ na presença de uma alta quantidade de Na^+ . Este mesmo grau de seletividade em favor do K^+ na interfase solo/planta é também encontrado no transporte de cátions desde as raízes até o ápice das plantas (SUBBARAO; JOHANSEN, 2002). Desta maneira, sementes, frutos e tecidos de armazenamento de muitas plantas são relativamente baixos em Na^+ (SUBBARAO et al., 1999; 2000; SUBBARAO; JOHANSEN, 2002). Não obstante, o alto grau de similaridade entre o K^+ e o Na^+ em propriedades físicas e químicas além do uso extensivo do Na^+ por um número de plantas tolerantes, sugere que o Na^+ pode substituir o K^+ em muitas funções e desta maneira pode ser útil no manejo de certos sistemas agrícolas salinos.

2.1.2 Mecanismo de absorção do sódio

O conceito de “mecanismo duplo” tem sido amplamente reconhecido na absorção de cátions alcalinos pelas raízes das plantas (ASHLEY et al., 2006; BLUMWALD et al., 2000) e pelo fato da similaridade química entre o K^+ e o Na^+ , assume-se que estes competem em comum pelos sítios de absorção na raiz.

2.1.3 Regulação, translocação e partição

Espécies de plantas variam amplamente em sua habilidade para absorver o Na^+ e translocá-lo aos pontos de crescimento. Geralmente, as espécies que absorvem Na^+ e o translocam livremente aos pontos de crescimento são identificadas como “Natrofilas” (SMITH et al., 1980). Muitas espécies de plantas não são capazes de absorver facilmente o Na^+ , mas absorvem sem dificuldade o K^+ e são denominadas “Natrofobias” (SMITH et al., 1980).

Natrofobias que absorvem o Na^+ , usualmente o retém nas raízes com pouca translocação aos pontos de crescimento (SHONE et al., 1969). Além disso, o Na^+ é

unicamente translocado às partes superiores, quando elas estão sujeitas a concentrações muito altas (≥ 100 mM) na zona de raízes. Quando isso acontece, geralmente resulta numa maior redução do crescimento e/ou morte das plantas, devido à toxicidade específica do Na^+ (ZHU, 2003; CHEESEMAN, 1988; GREENWAY; MUNNS, 1980).

A habilidade para translocar quantidades grandes de Na^+ aos pontos de crescimento, igual entre “Natrofilas” varia amplamente entre espécies, onde as halófitas representam o extremo superior (REIMANN; BRECKLE, 1993). A suposição geral relacionada à tolerância ao Na^+ entre plantas é que elas compartilham o Na^+ absorvido nos vacúolos e usam como um osmótico orgânico em lugar de ou em conjunto com o K^+ . É amplamente conhecido que o citoplasma celular não tolera altos níveis de Na^+ , já que interfere nas funções metabólicas normais. Isso parece ser verdadeiro para as “Natrofilas” e “Natrofobias” com a única diferença de que as primeiras são capazes de compartilhar o Na^+ absorvido. As “Natrofobias” que têm limitado ou não a habilidade para compartimentar o Na^+ devem gastar quantidades substanciais de energia com a finalidade de prevenir a entrada do Na^+ à planta para sobreviver num ambiente salino (SUBBARAO; JOHANSEN, 2002; SCHROEDER et al., 2002).

O citosol das células nas plantas, tipicamente, contém ao redor de 100 mM de K^+ e raramente tolera o Na^+ em níveis superiores de 20 mM (WALKER et al., 1996; AMTMANN; SANDERS, 1999; WYN JONES, 1999; BLUMWALD et al., 2000). Enzimas isoladas de *Phaseolus* sensível e *Atriples* e *Salicornia* tolerantes são igualmente sensíveis ao Na^+ em bioensaios (GREENWAY; OSMOND, 1972). Isto foi estabelecido para quatro diferentes enzimas, as quais incluíram a aspartato transaminase (sensível) como também a glucose 6-P desidrogenase (tolerante) (GREENWAY; OSMOND, 1972). Isto indica que ainda em espécies “Natrofilicas” como *Atriples* e *Salicornia*, não podem tolerar altos níveis de sódio em seu citoplasma. Elas mantêm esses níveis de Na^+ citoplasmático relativamente constante para compartilhar o excesso de Na^+ em seus vacúolos (GREENWAY; OSMOND, 1972). Esta é uma característica importante de sobrevivência de muitas plantas halófitas sob condições salinas (SUBBARAO; JOHANSEN, 2002; FLOWERS; YEO, 1988).

Muitas plantas pertencem à categoria de “Glicofitas”. Embora, algumas destas como beterrabas, acelga, aipo e nabo têm uma habilidade substancial para absorver e translocar o Na^+ às zonas de crescimento. Para a beterraba, um considerável incremento de Na^+ nas partes superiores podem ocorrer quando o Na^+ está presente no meio nutritivo (SUBBARAO et al., 1999, 2000).

2.1.4 Função do sódio no metabolismo

2.1.4.1 Metabolismo C_4

No ciclo de Calvin de plantas C_4 , o CO_2 é concentrado nas células da bainha. Um extensivo fluxo de metabólitos entre o mesófilo e as células da bainha é requerido para operar este mecanismo de concentração de CO_2 (MARSCHNER, 1995). O sódio exerce função na regeneração do fosfoenol piruvato (PEP), conforme foi observado na planta de *Amaranthus tricolor* por Morato et al. (1992). Também, em muitas plantas C_4 , o sódio tem sido reportado como participante da síntese de clorofila. Além disso, a deficiência de Na^+ tem sido relatada por prejudicar a conversão de piruvato ao PEP (MARSCHNER, 1995). Em certas espécies de C_4 , por exemplo, *A. tricolor*, metabólitos de três carbonos alanina e piruvato se acumulam, enquanto que metabólitos de quatro carbonos PEP, malato e aspartato diminuem por deficiência de Na^+ (JOHNSTON et al., 1988). A deficiência de Na^+ conduz a uma redução na atividade do PSII e às mudanças ultra-estruturais nos cloroplastos do mesófilo, mas não na bainha dos cloroplastos de *A. tricolor* e *Kochia childsii* (JOHNSTON et al., 1989; GROF et al., 1989). Segundo Murata e Sekiva (1992), a fotossíntese em *Panicum coloratum* é estimulada por Na^+ . Em espécies C_4 , a assimilação de nitrato também parece ser confinada às células do mesófilo. Para *A. tricolor*, a atividade da nitrato reductase é substancialmente diminuída nas folhas de plantas deficientes em Na^+ , mas é restabelecida após a suplementação deste (OHTA et al., 1987).

O sódio melhora a absorção do piruvato em cloroplastos isolados de *Panicum miliaceum*, indicando que o Na^+ /piruvato é co-transportado dentro do cloroplasto por bombas de efluxo de Na^+ estimuladas pela luz (MARSCHNER, 1995). Em contraste, nenhum efeito do Na^+ na absorção do piruvato é observado em cloroplastos do mesófilo de *Zea mays*.

2.1.4.2 Substituição de funções do potássio

Depois do nitrogênio, o potássio é o nutriente mineral requerido em maiores quantidades pelas plantas para funções metabólicas e de crescimento (HSIAO; LAUCHLI, 1986). Durante décadas, os nutricionistas de plantas têm mostrado interesse por esse alto requerimento de K^+ . O potássio exerce um papel vital em um grande número de processos bioquímicos e biofísicos nas plantas. Ele é um nutriente altamente móvel e mantém o balanço de cargas; também tem um papel importante na ativação de muitas enzimas e nos processos de transporte na membrana, que é sensível ao fornecimento limitado de K^+ é a manutenção da pressão de turgescência, e como consequência a expansão celular. Bioquimicamente, as enzimas requerem concentrações relativamente baixas de K^+ , ao redor de 10 – 50 mM de K^+ para uma atividade máxima, e esta pode ser reduzida pela substituição por outros cátions monovalentes tanto para o K^+ quanto para o Na^+ e o Rb^+ . Embora, o K^+ é o principal cátion citoplasmático nas células de plantas, realizando inúmeras interações e funções integradas (LEIGH; WYN JONES, 1986; WYN JONES, 1999) entre elas: (i) co-fator na ativação de enzimas, especialmente a síntese de proteínas (tradução); (ii) estabilização da conformação ativa de enzimas e possivelmente de membrana; (iii) regulação do volume citoplasmático; (iv) conservação de energia através das membranas; (v) regulação do pH citoplasmático.

Em geral, as funções do potássio podem-se resumir em físicas (função não específica do potássio como um regulador osmótico no vacúolo) e bioquímicas (funções específicas e não específicas no citoplasma). Embora, muitas funções do K^+ podem ser também completadas pelo Na^+ e ampliar-se para outros cátions monovalentes como o Rb^+ e o Cs^+ , reduzindo desta maneira a quantidade total de K^+ requerida pela planta.

2.1.4.2.1 Controle osmótico

O vacúolo da célula vegetal (ocupa o volume de 90% da célula) proporciona um grande volume tampão, primeiro de íons inorgânicos para suprir os requerimentos osmóticos das plantas terrestres sem uma manutenção de um volume de citosol cheio com energia custosa de solutos orgânicos. O potássio faz uma contribuição ao potencial de solutos (Ψ_s) da célula (LAUCHLI; PFLUGER, 1979). Pesquisas em 200 espécies mostraram que a contribuição do K^+ ao total de Ψ_s variou de 66% a 90%. Os anions inorgânicos participantes são principalmente P_i , Cl^- , NO_3^- e SO_4 (HSIAO e LAUCHLI, 1986). Ainda que as sais de K^+ são os compostos osmóticos mais comuns no vacúolo não tem sido estabelecido o requerimento absoluto para o K^+ neste compartimento comparado com as altas concentrações de outros solutos como o Na^+ (HARVEY et al., 1981), açúcar (LEIGH et al., 1979) e aminoácidos (THOM et al., 1982).

O vacúolo é considerado a organela de armazenagem. Os compostos dentro desta são importantes para gerar e manter a turgescência celular (LEIGH; DERI TOMOS, 1983). Tem sido observado, que o nível de K^+ vacuolar pode ser altamente variável (10 – 200 mM), sendo determinada na maior parte pelas concentrações externas de K^+ na zona de raízes. Em contraste, níveis citoplasmáticos são relativamente estáveis, ao redor de 200 mM para muitas espécies de plantas (WYN JONES, 1999).

2.1.4.2.2 Função estomática

Em muitas espécies, o potássio pode ser o cátion dominante, responsável pelas mudanças de turgescência nas células guarda durante o movimento estomático induzido (MARSCHNER, 1995). Um aumento na concentração de K^+ das células guarda, aumenta o Ψ_s e resulta na absorção de água das células adjacentes, permitindo a abertura estomática. O fechamento dos estômatos está correlacionado com a saída do K^+ e a correspondente diminuição no Ψ_s das células guarda. A seletividade do sistema de transporte de íons pelas plantas do K^+ por em cima do Na^+ proporciona uma limitação fundamental pela qual o Na^+ não pode ser substituinte do K^+

nas funções estomáticas (FLOWES; LAUCHLI, 1983). Embora, esta condição não se cumpra para as halófitas, onde além de poder substituir o K^+ no ajuste osmótico vacuolar, tem sido também observado no ajuste osmótico das células dos estômatos (PERERA et al., 1997; VERY et al., 1998). Em *Commelina communis*, o sódio foi capaz de substituir o K^+ , sendo além mais efetivo. Desta maneira, o sódio pode ter uma função na fisiologia dos estômatos de algumas plantas, ainda sem ter uma função metabólica obrigatória (EVANS; SORGER, 1996).

Baseado nas diferenças entre espécies, no que diz respeito à permeabilidade ao K^+ e ao Na^+ , pode-se supor que em espécies com alta permeabilidade ao Na^+ (ex. *Beta vulgaris*), o potássio pode parcialmente ser substituído pelo Na^+ na função estomática (MARSCHNER, 1995). Desta maneira, o sódio pode funcionar como um osmoregulador da abertura estomática com iguais funções que no vacúolo (FUJINO, 1967; FISCHER, 1968; HUMBLE; HSIAO, 1970; THOMAS, 1970). Essas informações foram confirmadas em beterraba açucareira, onde pode ser verificado que a condutância estomática esteve ao redor do normal quando o K^+ foi substituído pelo Na^+ (GRACIANO et al., 2005).

2.1.4.2.3 Fotossíntese

O potássio é o íon dominante para a entrada de H^+ através da membrana do tilacoide (TESTER; BLATT, 1989) e para o estabelecimento do gradiente de pH transmembrana, o qual é necessário para a síntese de ATP (DILLEY; VERNON, 1965; WU et al., 1991). Participa também na estrutura do cloroplasto e na translocação de assimilados (sacarose), e há indícios de que a armazenagem nos tecidos dreno depende das adequadas concentrações de K^+ no tecido (TALBOTT; ZEIGER, 1998).

Em beterraba, os cloroplastos contêm altas concentrações de Na^+ (MARSCHNER, 1995), e o sódio é incorporado dentro dos cloroplastos de maneira similar ao que ocorre com o K^+ . Em cloroplastos de *Limonium vulgare*, o teor de Na^+ é igualmente alto que o K^+ .

Considerando o efeito benéfico do Na^+ em *Beta vulgaris* é possível que este participe na fosforilação (TAIZ; ZIEGER, 2002), não obstante deve existir como pré-requisito uma alta permeabilidade a esse elemento para que se apresente alta

mobilidade. Embora, o sódio é incapaz de substituir o K^+ na síntese de clorofila em espinafre, alface e beterraba. Nesta última, as taxas de trocas gasosas declinam sob baixo teor de K^+ e alto de Na^+ (YEO, 1999).

2.1.4.2.4 Transporte de íons em longas distâncias

O potássio é o cátion dominante no transporte em longas distâncias como também o principal cátion no estabelecimento do turgor celular e manutenção da eletroneutralidade celular (TAIZ; ZEIGER, 2002; MARSCHNER, 1995).

A alta mobilidade do K^+ no floema e a sua contínua circulação dentro da planta, são indicadores da função especial do K^+ nos processos de transporte de elementos em longas distâncias em plantas superiores (MARSCHNER, 1995). Embora, esta função pode ser feita por outros cátions. Para muitas culturas como o milho, o sódio não é móbil no floema, mas em culturas como beterraba, há relatos da mobilidade do Na^+ no floema e desta maneira ele pode ser tão efetivo como o K^+ em funções como o transporte em longas distâncias (MARSCHNER, 1995).

Em plantas de beterraba, os níveis de NO_3^- nos pontos de crescimento não foram afetados por quedas drásticas na concentração de K^+ nos tecidos quando o Na^+ estava disponível como cátion alternativo (SUBBARAO et al., 2000), sugerindo que o Na^+ pode substituir o potássio nessa função. Embora, substituições de mais de 90% de K^+ por Na^+ , resultou em elevados níveis de NO_3^- nas folhas de beterraba, espinafre e alface (SUBBARAO et al., 2000), indicando que o Na^+ é incapaz de substituir a função do K^+ como ativador da enzima nitrato redutase.

2.1.4.2.5 Ativação de enzimas

O potássio tem um número de funções metabólicas diretas dentro do citoplasma (MARSCHNER, 1995). Muitas das enzimas ativadas pelo K^+ são frequentemente maximizadas em concentrações de 100 mM desse cátion, teor este que está presente no citoplasma. Íons de K^+ têm uma função importante na síntese de proteína e amido

como também no metabolismo respiratório e fotossintético. O sódio também é funcional, mas menos efetivo na ativação de enzimas (WYN JONES et al., 1979), o que significa que muitos dos processos metabólicos e reações enzimáticas têm um requerimento específico. A síntese de proteína (WYN JONES et al., 1979) e a fosforilação oxidativa são igualmente inibidas pelo alto teor de Na^+ *in vitro*, indiferente se foram isolados de glicofíticas ou halofíticas (GREENWAY; OSWOND, 1972). A amido sintetase tem um requerimento de aproximadamente 50 mM de K^+ para uma atividade normal (NITSOS; EVANS, 1969) e cátions monovalentes como o Rb^+ , Cs^+ e o NH_4^+ podem apresentar uma efetividade de 80% comparado com o K^+ , enquanto que o Na^+ apresenta somente 20% de eficiência relativa com o potássio para manter a atividade da amido sintetase (NITSOS; EVANS, 1969). O sódio parece ser incapaz de substituir a função do potássio, ainda que em beterraba, a deficiência de K^+ pode causar o acúmulo de carboidratos solúveis e reduzir açúcares, devido à inibição da amido sintetase (EVANS; SORGER, 1966). No entanto, o Na^+ é mais efetivo em catalisar o transporte da sacarose através do tonoplasto e de estimular o armazenamento da sacarose no tecido de reserva. Em plantas de beterraba, este efeito do Na^+ no armazenamento da sacarose parece estar relacionado com a estimulação da atividade da ATPase no tonoplasto de células armazenadoras (MARSCHNER, 1995).

Nas raízes da beterraba a ATPase é estimulada tanto pelos íons Na^+ quanto pelo K^+ . A alta atividade da ATPase em beterraba açucareira e em raízes de mangaue é obtida pelas combinações de K^+ e Na^+ , mas não com K^+ ou com o Na^+ isolados. Green e Taylor (1964) propuseram que a ativação da ATPase requeira de dois sítios de ligação, um dele para o K^+ e outro para o Na^+ , e a máxima ativação era obtida unicamente quando os dois sítios eram ocupados.

2.1.5 Estimulação do crescimento pelo sódio

A estimulação do crescimento por Na^+ tem interesses tanto práticos quanto científicas, já que possibilita a utilização de um fertilizante barato (MARSCHNER, 1995). Numerosos estudos sugerem que o Na^+ tem efeitos benéficos sobre o crescimento de algumas espécies de plantas (DRAYCOTT; DURRANT, 1976; TAKAHASHI; MAEJIMA,

1998). Esta estimulação está presente principalmente em plantas da família das *Chenopodiaceae*. Em cana-de-açúcar, beterraba e espinafre, o sódio estimula o crescimento ainda com um adequado nível de K^+ (HANEKLAUS et al., 1998). Vários experimentos de campo mostraram que a fertilização com Na^+ melhorou o crescimento e a produção de beterraba açucareira e beterraba forrageira (MARSCHNER, 1995; HANEKLAUS et al., 1998). Embora, os efeitos positivos variaram com o cultivar, tipo de solo e condições climáticas (DRAYCOTT; DURRANT, 1976; DURRANT et al., 1978). Segundo Subbarao et al. (1999) o máximo crescimento em beterraba ocorreu quando o Na^+ e K^+ estiveram presentes simultaneamente.

Entre as não *Chenopodiaceae*, o tomate tem sido reportado a responder positivamente à adição de Na^+ . Por exemplo, um incremento de 12 % em peso seco do tomate ocorreu pela adição de 1 mM NaCl ao meio de cultivo. Além disso, o sódio reduziu os sintomas da deficiência de K^+ e diminuiu o nível crítico foliar de K^+ (BERFORD, 1978). Também há evidências que mostram que a batata responde positivamente ao Na^+ . Baseado numa série de ensaios de campo em solos arenosos foi verificado que aplicações de Na^+ melhoraram a produção em mais de 6% em parcelas com teores de K^+ adequados e ao redor de 10 % em parcelas onde a fertilização não esteve presente.

Para algumas culturas, o sódio tem sido reportado por melhorar a qualidade dos produtos. Para o aipo, o sódio melhorou a resistência à ferrugem (*Septoria petroselin appli*) e desta maneira seu valor no mercado (PARDOSSI et al., 1999). Em cenoura, as aplicações de Na^+ melhoram a doçura das mesmas (HANSON et al., 1997). Em culturas forrageiras, vários estudos indicam que a fertilização com o Na^+ aumenta a produção de leite em gado leiteiro (CHIY; PHILIPS, 1999).

2.1.6 Influência do sódio sobre os níveis críticos de potássio

A presença de sódio no ambiente e sua posterior absorção por aquelas que têm a capacidade para substituir o K^+ pelo Na^+ pode reduzir a quantidade de potássio requerido. Desta maneira, com a presença do sódio, o nível crítico de potássio pode ser reduzido (o mais baixo nível do potássio nos tecidos, que permite atingir 95% da

produção máxima) (GREENWOOD; STONE, 1998). Para beterraba, os níveis de potássio foliar podem cair de 100 g kg^{-1} de matéria seca quando a disponibilidade de K^+ é baixa e os níveis de sódio são altos (SUBBARAO et al., 2000). Esta diminuição no K^+ foliar ocorreu sem nenhum efeito no crescimento ao curto prazo, sugerindo que 4 g kg^{-1} matéria seca pode ser o nível crítico para o potássio nestes tecidos. Outras plantas parecem ter um requerimento altamente específico pelo K^+ , mas isto se dá pelas limitações na absorção e translocação do Na^+ .

É sugerido que como a concentração total de K^+ nos tecidos diminui, o citoplasma mantém uma homeostase do potássio para manter os processos dependentes deste elemento (WYN JONES, 1999). Embora, mudanças iniciais nas concentrações de K^+ nos tecidos estão a dispensas do K^+ vacuolar, com outros solutos que são desviados ao vacúolo para manter o Ψ_s (WYN JONES, 1999). Leigh e Wyn Jones (1984) indicam que a concentração de K^+ citoplasmático poderia declinar abaixo de 15 g kg^{-1} MS, teor que é consistente com a concentração de K^+ crítico de 5 a 20 g kg^{-1} reportado para vários tecidos num número de culturas. Quando outros cátions (ex. Na^+ e Mg^{2+}) são abundantes nos tecidos, as concentrações críticas de K^+ podem atingir teores entre $10 - 20 \text{ g kg}^{-1}$ MS, e quando estão ausentes os teores críticos de K^+ podem incrementar-se entre $40 - 70 \text{ g kg}^{-1}$ MS segundo a espécie (SMITH et al., 1982). Para a beterraba forrageira, beterraba açucareira, beterraba, aveia, cevada, centeio, nabo, trevo dos prados, batata e colza a, os níveis críticos de potássio são mais baixos quando o sódio é fornecido.

2.1.7 Outras perspectivas para o uso do sódio

2.1.7.1 Níveis de sódio nos tecidos

Com o fornecimento de Na^+ , em muitas culturas, este é pouco translocado às estruturas reprodutivas de armazenamento, como sementes, frutos ou raízes, as quais incluem culturas comestíveis (SAUR et al., 2000). Este é o caso para cereais como o trigo e o arroz, frutos como os tomates, e tubérculos como as batatas e raízes como a

batata doce. A principal razão para esta baixa concentração de Na^+ em órgãos reprodutivos ou de armazenagem parece estar na considerável discriminação do Na^+ que ocorre no floema.

Em contraste, estruturas vegetativas mantidas principalmente pelo fluxo no xilema, tendem a apresentar alto teor de sódio. Em condições ambientais onde há concentrações de Na^+ relativamente altas comparado com o K^+ , é possível que para algumas culturas frondosas acumulem Na^+ nas folhas em níveis razoavelmente alto sem afetar negativamente a produtividade ou a qualidade (SAUR et al., 2000). Este fenômeno de usar Na^+ como um nutriente mineral alternativo nos tecidos foliares pudesse ter uma aplicação prática para algumas culturas estabelecidas em estufa como alface ou espinafre, onde uma porção significativa do K^+ aplicado pudesse substituir-se com sais de Na^+ relativamente baratas. Isto também aplica para culturas como beterraba, rabanete e aipo, onde há um grande potencial para substituir o K^+ com Na^+ . Em sistemas de produção ou ecológicos, onde altos teores de Na^+ nos tecidos são requeridos, é provável melhorar esta condição, limitando a disponibilidade do K^+ em presença do Na^+ disponível (SUBBARAO, 2000).

2.1.7.2 Variação genética do sódio nos tecidos

Há consideráveis diferenças nos teores de sódio para tecidos em crescimento entre espécies forrageiras, ainda quando os fornecimentos nas raízes sejam iguais. Certas diferenças podem ser devido à seletividade durante a absorção (SMITH et al., 1980) ou pela diferença no transporte aos pontos de crescimento (MARSCHNER, 1995). A identificação de germoplasma adaptado às condições de baixo K^+ e alto Na^+ pode ser útil no entendimento das funções fisiológicas de cátions monovalentes (ZHU, 2002), além de fornecer materiais melhorados para a produção de forragem em solos com baixo teor de K^+ , especialmente onde os fertilizantes com K^+ são caros ou pouco disponíveis (MARSCHNER, 1995).

2.2 Material e Métodos

2.2.1 Local

O experimento foi realizado no Departamento de Ciências Biológicas, do Campus da ESALQ / USP, no município de Piracicaba – SP. As coordenadas geográficas do local são: 22° 41' de latitude Sul 47° 38' longitude Oeste e 546 m de altitude (HEIFFIG, 2002). O clima do local segundo a classificação de W. Köppen pertence ao tipo Cwah-tropical.

O ensaio foi conduzido em casa de vegetação com cobertura plástica de polietileno, com espessura de 150 micrometros e nas laterais telas plásticas de proteção contra insetos.

2.2.2 Material vegetal e tipo de solo

Com a finalidade de evitar variações causadas pelo material genético foram utilizadas estaquinhas de dois meses de um clone de *Eucalyptus grandis* selecionado pela companhia Suzano. Estas foram transplantadas em vasos com 5 kg de solo, trazidos da Estação Experimental de Itatinga (ESALQ/USP), localizada a 23° 10' latitude Sul e a 48° 40 longitude Oeste, a 857 m de altitude. Para isso, o solo foi destorroado, homogeneizado e secado ao ar, e posteriormente peneirado com uma malha de 2 mm de diâmetro. O solo utilizado era do tipo Latossolo Vermelho-Amarelo Distrófico de textura média (200 g kg⁻¹ de argila), que foi coletado na camada entre 80 e 150 cm da profundidade, devido ao fato de que o solo havia sendo cultivado por vários anos, evitando-se assim a contaminação pelas adubações superficiais, o que foi confirmando pelas análises preliminares, as quais mostraram que o solo apresentava baixos teores de matéria orgânica e de cátions básicos trocáveis (Tabela 1).

Uma vez transplantadas as plantas, estas foram deixadas por cinco dias sob condições ótimas de água para sua aclimatação. Posteriormente, foi dado início ao experimento e que para considerações práticas foi adotado como o tempo zero (t_0).

Tabela 1 - Caracterização química do Latossolo Vermelho-Amarelo na profundidade de 80-150 cm

Atributos	Valor
pH (H ₂ O)	4,5
M.O. (g kg ⁻¹)	13
P (mg kg ⁻¹)	2
Na (mmol _c kg ⁻¹)	0,1
K (mmol _c kg ⁻¹)	0,1
Ca (mmol _c kg ⁻¹)	1
Mg (mmol _c kg ⁻¹)	1
Al (mmol _c kg ⁻¹)	4
H + Al (mmol _c kg ⁻¹)	10
SB (mmol _c kg ⁻¹)	2,1
T (mmol _c kg ⁻¹)	12,1
V (%)	17
m (%)	66

Métodos usados para as determinações foram: pH em água; P, K, Ca e Mg – extração pela resina trocadora de íons; Al – extração pelo KCl 1 mol L⁻¹; Na – extração pelo duplo ácido.

2.2.3 Tratamentos

Um total de 236 plantas foram transplantadas em vasos de 5 kg. Vinte plantas foram escolhidas para conhecer seu estado inicial. Estas não foram adubadas e após um período de cinco dias foram amostradas, caracterizando altura, diâmetro de dossel e biomassa de raiz, caule e folha. As outras plantas foram usadas no experimento, estabelecendo seis tratamentos, os quais foram um experimento factorial entre dois tipos de fertilização: com K⁺ (+K⁺) e com Na⁺ (+Na⁺) e uma testemunha (-K⁺; -Na⁺); e dois níveis de disponibilidade de água no solo: sem estresse (-0,07 MPa) e com estresse (-0,6 MPa) (Tabela 2). Cada tratamento constou de quatro blocos e três plantas por bloco para um total de 12 plantas por tratamento. Este dispositivo experimental foi instalado com três repetições para poder fazer fazer amostragens destrutivas aos dois, quatro e seis meses após sua instalação para um total de 216 plantas.

Foi utilizado um arranjo de blocos completamente ao acaso. Cada uma das variáveis foi submetida á análise de variância, utilizando o teste de Tukey a 0,05 de

probabilidade de erro para comparação de médias. As variáveis foram transformadas quando necessário para que a distribuição esteja normal.

Tabela 2 - Descrição dos tratamentos segundo as condições da umidade no solo e do conteúdo de sódio e potássio

Tratamento	Adubação	
	K	Na
Conteúdo da umidade no solo		
-----0,07 MPa-----		
1	-	-
2	+	-
3	-	+
Conteúdo da umidade no solo		
-----0,6 MPa-----		
4	-	-
5	+	-
6	-	+

-: Sem aplicação.

+: Com aplicação.

2.2.4 Fertilização e irrigação

Para avaliação da adubação, as plantas foram submetidas à dose de 1,07 mmol_c de sódio ou potássio por quilograma de terra ao início do experimento conforme descrito por Teixeira (2006), e à metade da dose inicial ao quinto mês como um reforço da fertilização. Além disso, todos os tratamentos receberam adubações complementares de 83,6 mg N kg⁻¹; 250,8 mg P kg⁻¹; 250,0 mg Ca kg⁻¹, 36,8 mg Mg kg⁻¹, 37,6 mg S kg⁻¹; 0,7 mg B kg⁻¹; 3,3 mg Zn kg⁻¹; 3,1 mg Mn kg⁻¹; 1,3 mg Fe kg⁻¹; 1,2 mg Cu kg⁻¹ e 0,17 mg Mo kg⁻¹ ao início do período de estudo. Para evitar a contaminação por Na⁺ ou K⁺ presentes em fontes comerciais, foram utilizados no experimento unicamente produtos químicos puro para análise (PA), livres desses

minerais. A adubação e a irrigação foram iniciadas aos cinco dias após ter realizado o transplante, conforme as condições experimentais de cada tratamento.

A curva de retenção do solo foi medida para conhecer o teor de umidade no qual o potencial hídrico do solo representava -0,07 e -0,6 MPa (Figura 1). Os pontos de pressão fixados para quantificar os teores de umidade volumétrica foram determinados segundo a metodologia dos pratos de pressão (RICHARDS et al., 1956).

Com a finalidade de atingir os teores de umidade estabelecidos, os tratamentos que foram submetidos ao estresse hídrico passaram por uma fase de transição e adaptação de cinco dias, no qual o ψ_w foi diminuído até -0,6 MPa, permanecendo perto deste valor até o final da experimentação. Entretanto, o outro grupo de plantas foi mantido em capacidade de campo.

Para prevenir a perda de água por evaporação e quantificar só a água transpirada foi colocado um plástico na superfície de cada um dos 216 vasos. Para efeitos práticos de pesagem, foram pesados cada dois dias e durante o tempo que durou o experimento uma amostra de 12 vasos, os quais foram escolhidos para estimar a água a repor. Plantas sem estresse foram irrigadas até recuperar a sua capacidade de campo, p.e., 17,6 % de conteúdo de umidade volumétrica, enquanto que plantas com estresse foram irrigadas até atingir -0,6 MPa, p.e., 12,2 % (Figura 1). Entretanto, a cada 15 dias foram pesados 48 vasos (oito por tratamento) para quantificar a transpiração, que foi calculada pela diferença entre a pesagem de cada vaso após ter sido irrigado e a pesagem ao segundo dia de irrigado.

O peso das mudas foi desprezível dentro dos cálculos de quantificação da transpiração, tendo em conta que cada dois dias eram pesados os vasos, permitindo assim, ter um controle indireto dos incrementos das mudas. Além disso, houve uma correção do peso dos vasos pela determinação da massa seca das plantas que foi feita a cada dois meses, onde o máximo incremento obtido nas mudas foi de 62 gramas ao final da experimentação, portanto, a possível mudança no peso dos vasos não foi devido à variação do peso das mudas senão à perda de umidade através da transpiração que ocorreu cada dois dias.

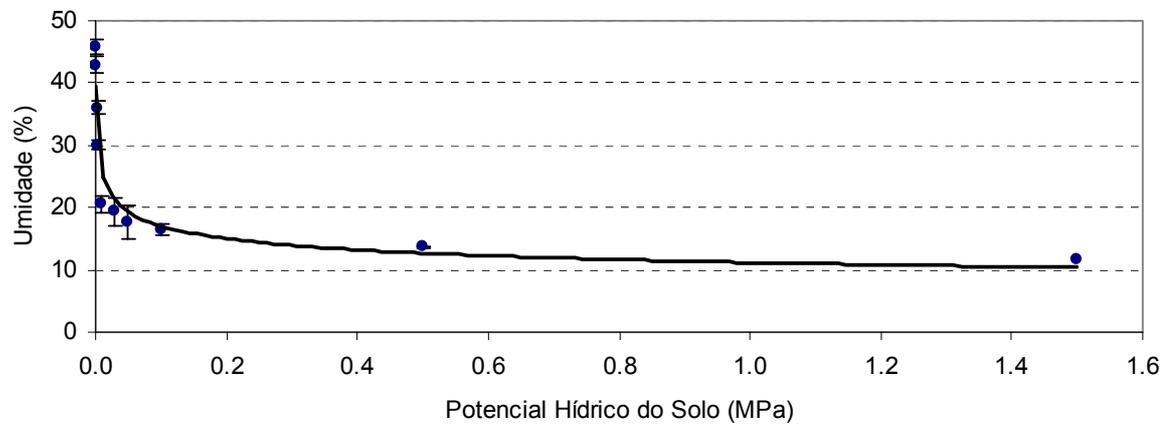


Figura 1 - Relação entre o teor de umidade no solo (%) e o potencial hídrico do solo (MPa). Os pontos são os valores médios ($n=3$). As linhas indicam os desvios padrões ($\pm SD$)

2.2.5 Variáveis analisadas

Entre os meses de junho e novembro de 2007 foram avaliados os diferentes parâmetros (Tabela 3). Mensalmente, avaliou-se o crescimento e cada dois meses as determinações fenométricas, teores de nutrientes foliares e taxa de trocas gasosas, sendo última realizada no sexto mês.

Tabela 3 - Número de árvores amostrado segundo a data de avaliação e tipo de medidas realizadas

Data de avaliação	Parâmetro avaliado	Número de árvores
-----Crescimento-----		
- Maio/2007, (t ₀).		20
- Junho/2007, (t ₀₊₁).		72
- Julho/2007, (t ₀₊₂).		72
- Agosto/2007, (t ₀₊₃).	Altura e diâmetro do caule	72
- Setembro/2007, (t ₀₊₄).		72
- Outubro/2007, (t ₀₊₅).		72
- Novembro/2007, (t ₀₊₆).		72
-----Determinações fenométricas-----		
- Julho/2007, (t ₀₊₂).		72
- Setembro/2007, (t ₀₊₄).	Área foliar (AF), massa seca de raiz, caule e folhas.	72
- Novembro/2007, (t ₀₊₆).		72
-----Teores de nutrientes foliares-----		
- Julho/2007, (t ₀₊₂).		72
- Setembro/2007, (t ₀₊₄).	N, P, K, Ca, Mg, Na.	72
- Novembro/2007, (t ₀₊₆).		72
-----Taxa de trocas gasosas-----		
- Novembro/2007	Fotossíntese, condutância, transpiração.	48
-----Transpiração total da planta-----		
- Maio/2007, (t ₀).		
- Junho/2007, (t ₀₊₁).		
- Julho/2007, (t ₀₊₂).		48
- Agosto/2007, (t ₀₊₃).	Transpiração diária, uso eficiente da água (UEA).	48
- Setembro/2007, (t ₀₊₄).		48
- Outubro/2007, (t ₀₊₅).		
- Novembro/2007, (t ₀₊₆).		

2.2.5.1 Parâmetros de crescimento

O crescimento foi avaliado através da análise da altura e do diâmetro do caule. A determinação da altura foi definida como a medida entre a superfície do solo e a última folha emergida. Por diferença entre uma avaliação e outra se determinou o incremento mensal. Para o diâmetro do caule, tomou-se como ponto de avaliação o caule na altura de 1 cm da superfície do solo, e o incremento foi determinado de forma semelhante ao da altura da planta.

2.2.5.2 Determinações fenométricas

2.2.5.2.1 Fitomassa seca

Aos dois, quatro e seis meses após instalação do experimento se realizou a coleta das plantas, onde se separou folhas, caule e raiz. Posteriormente, estes órgãos foram separados em sacos de papel individualizados, identificados e levados à estufa de secagem, de ventilação forçada de ar à temperatura de 65°C, até peso constante para a determinação da fitomassa seca. O somatório de todos os órgãos resultou em matéria seca total das plantas.

As pesagens foram realizadas em balança digital com precisão de 0,01 gramas.

2.2.5.2.2 Área foliar (AF)

Durante as coletas foi determinada a AF por planta através de um integrador de área foliar modelo LI-3100C (Li-Cor®).

2.2.5.3 Teores de nutrientes nas folhas

As concentrações de nutrientes nas folhas foram determinadas nos tempos T_{0+2} , T_{0+4} e T_{0+6} . Para isso foram coletadas todas as folhas das plantas amostradas, as quais foram secas e moídas. As análises foram feitas no laboratório de ecologia aplicada da ESALQ (LEA). Cada amostra esteve representada pelo conjunto de folhas das três plantas de cada repetição, obtendo assim, quatro amostras por tratamento.

2.2.5.4 Trocas gasosas

As determinações de trocas gasosas foram realizadas através de um sistema aberto portátil de fotossíntese, IRGA (*Infra Red Gas Analyzer*), modelo LI-6400 ((Li-Cor®), sempre nas folhas superiores, completamente expandidas da planta e totalmente expostas à radiação solar. Embora, para evitar flutuações ambientais, trabalhou-se com uma radiação fotosinteticamente ativa (PAR) de $1100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (DE PAULA LIMA et al., 2003). As determinações de fotossíntese, condutância e transpiração foram feitas das 9 h às 11 h no período da manhã.

2.2.5.5 Transpiração total da planta

Por métodos gravimétricos e por diferença de peso entre duas leituras, foi determinada a quantidade de água transpirada. Para isso, as plantas eram irrigadas e pesadas, e dois dias após novamente pesadas. As determinações foram feitas duas vezes por mês. A evaporação não foi tida em conta, devido que os vasos foram cobertos na superfície do solo com um plástico filme no t_0 . Para a determinação da transpiração se utilizaram duas plantas por repetição para um total de oito plantas por tratamento.

2.3 Resultados

2.3.1 Concentração de nutrientes na massa seca total da folha segundo a disponibilidade de água e da adubação

As condições hídricas no solo influenciaram nas concentrações de nutrientes nas diferentes épocas de avaliação, sendo as plantas submetidas ao déficit hídrico as de menor teor de nutrientes na folha (Tabela 4). Embora, estas diferenças não foram diferentes estatisticamente para grande parte dos nutrientes avaliados.

Pelo tipo de adubação, observou-se que as plantas que foram adubadas com potássio apresentaram no tempo t_{0+6} os maiores teores de nitrogênio, fósforo e potássio em comparação com a testemunha e as adubadas com sódio. Entretanto, para as plantas adubadas com sódio se observaram para o tempo t_{0+4} concentrações altas de nitrogênio e fósforo. É provável, que essas concentrações altas de elementos, tinham sido uma resposta para o crescimento ou sobrevivência em condições salinas, já que é necessária uma demanda alta de ATP para a acumulação de íons, enquanto que uma fonte de nitrogênio é requerida para sintetizar solutos orgânicos para o ajuste osmótico (RAVEN, 1985; YEO, 1999; MUNNS, 2002). Não obstante, observou-se uma queda destes elementos para t_{0+6} , devido provavelmente ao uso que pôde ocorrer no t_{0+4} , e, portanto, aplicações adicionais seriam necessárias para não causar danos nas plantas, tendo em conta o período acumulado de submissão destas às condições salinas.

O sódio não inibiu a absorção do potássio, tendo em conta as concentrações obtidas pela testemunha, que apresentou teores ainda mais baixos que as plantas adubadas com sódio, o que significa que provavelmente a deficiência de potássio encontrada nas plantas com sódio foi mais um efeito da falta do elemento que não foi aplicado e não um efeito antagônico deste com o sódio como foi encontrado por Ivaupa et al. (2006). Entretanto, caso contrário ocorreu para o cálcio, onde as adições de sódio comprometeram a absorção do elemento nas duas condições hídricas. O mesmo foi constatado para feijão por Termaat e Munns (1986) e Montero et al. (1998), os quais verificaram que a carência do cálcio esteve relacionada pela presença do sódio, e que esta relação produziu uma redução do crescimento.

Tabela 4 - Concentração de nutrientes na massa seca foliar total das folhas por tratamento segundo a época de avaliação (mg nutriente total)

	0,07 MPa			0,6 MPa		
	-K;- Na	+K	+Na	-K;-Na	+K	+Na
-----Época 1 (t ₀₊₂)-----						
N	240,7 ab	263,9 a	221,6 b	212,4 b	226,5 b	221,3 b
P	13,8 a	15,3 a	16,3 a	13,3 a	14,0 a	16,4 a
K	46,8 c	79,4 ab	39,7 cd	40,2 cd	60,6 b	36,7 d
Ca	80,7 a	74,8 ab	66,5 bc	64,4 bc	56,9 c	58,9 c
Mg	53,2 ab	58,3 a	48,4 bc	49,0 bc	51,5 b	44,4 c
Na	60,3 b	62,4 b	77,4 a	60,0 bc	47,3 c	63,3 b
-----Época 2 (t ₀₊₄)-----						
N	245,0 ab	286,2 ab	315,5 a	250,3 ab	266,8 ab	241,7 b
P	22,5 b	22,2 b	31,8 a	19,4 b	18,2 b	18,9 b
K	50,3 b	101,1 a	47,1 b	42,3 b	89,5 a	40,8 b
Ca	183,3 a	138,4 bc	148,6 b	136,9 bc	96,4 d	109,2 cd
Mg	148,1 ab	167,4 a	112,5 bc	95,1 c	101,7 c	86,7 c
Na	117,8 ab	120,0 ab	133,3 a	87,1 b	95,1 b	112,5 ab
-----Época 3 (t ₀₊₆)-----						
N	165,7 c	250,5 a	190,1 bc	184,9 bc	231,8 ab	151,2 c
P	15,2 bc	21,4 a	14,8 c	13,8 c	17,7 b	13,2 c
K	24,8 d	97,2 a	35,2 c	20,5 de	67,4 b	17,6 e
Ca	160,7 a	168,3 a	130,3 b	128,3 b	129,8 b	79,5 c
Mg	63,4 a	65,9 a	59,8 a	61,5 a	55,5 ab	37,4 b
Na	104,1 ab	98,3 ab	118,7 a	83,7 b	79,4 b	76,4 b

Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey (P<0,05)

2.3.2 Influência da disponibilidade de água e da adubação sobre a altura das plantas e os diâmetros dos caules seis meses depois de estabelecido o experimento

A aplicação do potássio em condições sem estresse (0,07 MPa) provocou um aumento significativo na altura das plantas (Tabela 5). Não obstante, essa resposta foi menor em condições de baixa umidade do solo (0,6 MPa). Isto significa, que as plantas de eucalipto não só respondem ao tipo de adubação senão à interação entre a água e o fertilizante. Entretanto, os baixos valores encontrados tanto para altura quanto para o diâmetro nas plantas submetidas ao sódio refletem o efeito negativo do tipo de adubação, somado ao efeito do estresse hídrico.

Tabela 5 - Altura e diâmetro do caule no tempo t_{0+6} meses segundo a condição hídrica do solo e o tipo de adubação

Parâmetro de crescimento	Sem estresse (-0.07 MPa)			Com estresse (-0.60 MPa)		
	-K; -Na	+K	+Na	-K; -Na	+K	+Na
Altura (cm)	74,1 bc	85,7 a	78,5 b	72,0 cd	78,3 b	67,9 d
Diâmetro (cm)	1,13 a	1,17 a	0,97 c	0,99 bc	1,02 b	0,89 d

Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P < 0,05$).

2.3.3 Influência da disponibilidade de água e da adubação no incremento da altura nos meses de avaliação

Aos dois meses depois de aplicados os tratamentos (MDAT) houve diferenças no incremento na altura entre tratamentos, devido quanto pelo efeito da condição hídrica do solo tanto pelo efeito depressivo do excesso de sódio a 0,60 MPa (Tabela 6). Isto foi observado já que sob condições sem estresse (-0,07 MPa) o incremento foi similar entre os tratamentos.

Para os três MDAT se obteve um maior incremento na altura das plantas submetidas ao potássio, sendo diferente aos outros tratamentos. Embora, foi observado que o estresse hídrico afetou a resposta da planta ao potássio, com uma diminuição de

5,8 cm em comparação às plantas sem estresse. Entretanto, as plantas que foram submetidas ao sódio apresentaram um incremento de altura não diferente da testemunha, mas menor sob condições de estresse. Para o caso das plantas que não foram adubadas com Na^+ nem K^+ , e que apresentaram um crescimento forte, pode ser que devido ao pequeno tamanho das mudas nos primeiros meses a demanda tinha sido baixa e que os teores de nutrientes no solo tinham sido os suficientes para manter esses incrementos.

No quarto e quinto MDAT houve uma queda geral no incremento da altura em todos os tratamentos, a qual esteve relacionada com a redução nas concentrações de nutrientes nas folhas aos quatro meses (Tabela 4), que se pode relacionar com o esgotamento dos nutrientes subministrados no solo, devido ao uso que houve destes nos primeiros três meses para o crescimento das plantas.

Para o sexto mês houve um crescimento significativamente maior para os tratamentos que receberam K^+ ou Na^+ sob condições ótimas de água que a testemunha. Estas diferenças estiveram relacionadas com a adubação feita ao final do quinto mês, que permitiu incrementos na altura respeito à testemunha de até 2,5 cm para o caso das plantas que não apresentaram estresse hídrico e até 1,2 cm sob estresse (Tabela 6).

Tabela 6 - Incremento na altura por tratamento segundo o mês de avaliação

Mês depois de aplicado o tratamento	Sem estresse (-0.07 MPa)			Com estresse (-0.60 MPa)		
	-K; -Na	+K	+Na	-K; -Na	+K	+Na
---MDAT---	-----Incremento em altura (cm mês ⁻¹)-----					
2º.	13,80 ab	15,44 a	13,20 ab	12,50 b	13,28 ab	10,15 c
3º.	19,74 b	25,06 a	19,61 b	15,74 bc	19,26 b	14,32 c
4º.	3,54 a	6,56 a	5,81 a	5,99 a	5,38 a	5,76 a
5º.	7,11 a	7,62 a	9,21 a	8,90 a	10,64 a	8,45 a
6º.	2,46 b	4,44 a	4,93 a	2,75 b	3,83 ab	3,90 ab

Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P < 0,05$).

2.3.4 Influência da disponibilidade de água e da adubação no incremento do diâmetro

O incremento no diâmetro do caule foi afetado negativamente pela adubação com sódio desde o segundo mês (Tabela 7). Embora, observou-se em todos os tratamentos uma diminuição no incremento através do tempo, devido provavelmente ao esgotamento dos nutrientes, tendo em conta as baixas concentrações obtidas nas folhas.

O diâmetro do caule não apresentou um comportamento similar ao ocorrido para a altura ao sexto mês, onde houve uma resposta positiva pela aplicação de fertilizante um mês antes. O anterior significa que possivelmente a resposta não seja tão rápida como para a altura, e que maior tempo pode ser necessário para encontrar diferenças por efeito da fertilização.

Tabela 7 - Incremento no diâmetro por tratamento segundo o mês de avaliação

Tempo (meses)	Sem estresse (-0.07 MPa)			Com estresse (-0.60 MPa)		
	-K; -Na	+K	+Na	-K; -Na	+K	+Na
	-----Incremento em diâmetro (cm mês ⁻¹)-----					
2º.	0,23 a	0,21 ab	0,19 bc	0,20 abc	0,21 ab	0,17 c
3º.	0,25 ab	0,26 a	0,24 ab	0,22 bc	0,20 cd	0,18 d
4º.	0,11 a	0,09 a	0,07 a	0,09 a	0,07 a	0,06 a
5º.	0,15 b	0,21 a	0,10 c	0,13 b	0,15 b	0,08 c
6º.	0,07 a	0,07 a	0,06 a	0,04 a	0,08 a	0,08 a

Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey (P<0,05).

2.3.5 Massa seca da planta e sua relação com a disponibilidade de água e com a adubação

A acumulação de matéria seca nas diferentes partes da planta foi influenciada tanto pela disponibilidade de água no solo quanto pelo tipo de adubação (Tabela 8).

Sob condições de estresse hídrico, observou-se uma diminuição na massa seca desde o início de avaliação (T_{0+2}). Para o caso das plantas que foram adubadas com K^+ e que foram submetidas a estresse houve reduções na massa seca foliar no T_{0+6} de 30% respeito às que foram irrigadas, e reduções de 23 e 21% em caule e raízes respectivamente. Da mesma forma ocorreu com a testemunha e com as plantas adubadas com Na^+ , sendo que para este último o mais crítico, devido às reduções em massa seca foliar, caule e raiz de 39, 28 e 13 %, respectivamente.

Para o tipo de adubação, observou-se que as plantas submetidas ao potássio responderam com uma maior massa seca em comparação com os outros tratamentos nas diferentes épocas de avaliação. Não obstante, a resposta foi mais baixa sob condições de estresse (30 % menos), mas maior do que a aplicação do Na^+ nas mesmas condições hídricas (Tabela 8).

Sob condições ótimas de água, observou-se que a testemunha e aquelas plantas que receberam sódio tiveram uma massa seca foliar frente ao potássio de 33 e 46 % menor respectivamente, o que pode ser parcialmente atribuído à queda precoce das folhas entre o quarto e o sexto mês. Embora, esta não foi calculada.

Para o caso de estresse hídrico, a redução na massa seca foliar no T_{0+6} para as plantas com sódio foi de 39,7% menos respeito à testemunha. Entretanto, para as plantas com K^+ houve um incremento de 30,5 %.

A massa seca do caule apresentou o mesmo comportamento que a massa seca foliar, apresentando os menores valores quando as plantas foram submetidas a estresse hídrico e à adubação com Na^+ . Desta forma, em plantas bem hidratadas houve uma queda na massa seca do caule em relação à testemunha em 14,6 % em plantas com sódio, enquanto que com K^+ houve um incremento de 30 %. Entretanto, sob condições de estresse a redução foi de 24 % para as plantas com sódio respeito a sua testemunha, enquanto que para as plantas com K^+ o incremento foi de 23 %.

Ainda que se apresentou um incremento na altura das plantas que foram submetidas ao sódio no T_{0+6} , não houve uma resposta similar na massa seca do caule, sendo provável a ocorrência de danos por causa do Na^+ nos primeiros meses e que foram acumulados até o final de avaliação. Embora, pode ocorrer que respostas positivas sejam obtidas numa fase onde a planta tenha a capacidade de assimilá-lo sem causar danos em seu crescimento, tendo em conta os incrementos na altura apresentados ao sexto mês.

Além da baixa massa de raízes que tiveram as plantas que foram adubadas com Na^+ , observou-se que o incremento em massa do quarto ao sexto mês foi de somente 15 % em condições sem estresse e 20% com estresse. Caso contraria ocorreu para a testemunha e para as adubadas com potássio em condições hidratadas, onde os incrementos foram de 23 e 32 % respectivamente, e 15 e 38 % sob estresse, indicando uma resposta negativa ao sódio não só na capacidade de desenvolver um sistema radicular, senão também na capacidade de acumular massa seca no tempo.

Tabela 8 - Massa seca da folha, caule e raiz por tratamento segundo as idades de avaliação

Tempo (meses)	Sem estresse (-0.07 MPa)			Com estresse (-0.60 MPa)		
	-K; -Na	+K	+Na	-K; -Na	+K	+Na
-----Massa seca da folha (g planta ⁻¹)-----						
T_{0+2}	9,6 ab	10,1 a	8,3 c	8,6 bc	8,7 bc	7,6 c
T_{0+4}	24,8 ab	26,5 a	19,1 bc	17,2 c	17,0 c	15,1 c
T_{0+6}	21,6 bc	32,5 a	17,4 c	17,4 c	22,7 b	10,5 d
-----Massa seca do caule (g)-----						
T_{0+2}	6,4 ab	7,2 a	5,4 bc	5,6 bc	6,1 b	5,0 c
T_{0+4}	18,7 b	21,5 a	16,2 c	14,9 c	16,5 c	12,5 d
T_{0+6}	23,9 b	31,1 a	20,4 c	19,4 c	23,8 b	14,7 d
-----Massa seca da raiz (g)-----						
T_{0+2}	4,1 a	4,2 a	3,6 a	3,8 a	4,1 a	3,5 a
T_{0+4}	13,4 a	13,8 a	10,0 bc	11,0 b	10,0 bc	8,2 c
T_{0+6}	17,4 b	20,4 a	11,8 cd	13,1 c	16,0 b	10,2 d

Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P < 0,05$)

2.3.6 Influência da disponibilidade de água e da adubação na matéria seca total e na razão raiz: massa total

Dois meses após iniciado o experimento (T_{0+2}), o acúmulo de matéria seca nas plantas com estresse foi de 6 – 13% menor do que nas irrigadas e de 26 – 29% menor no T_{0+6} (Tabela 9). Períodos de seca com potenciais hídricos do solo de -0,6 MPa podem ser comuns sob condições de campo quando eucaliptos são plantados em áreas secas, indicando o potencial de resposta negativo que pode ter o eucalipto à irrigação se as condições climáticas vão ser mantidas nesses potenciais (DYE, 1996; O'GRADY et al., 1999; STONEMAN et al., 1996).

A fertilização com K^+ provocou um incremento na massa seca total das plantas bem hidratadas, que esteve representado numa alta massa seca foliar, caule e raiz. Embora, sob condições de estresse hídrico a fertilização foi ineficiente no estímulo do crescimento em todas as épocas de avaliação. Este comportamento pode ser resultado de vários fatores, sendo o fechamento dos estômatos uma resposta ao estresse hídrico, fator limitante do crescimento. Uma redução da absorção de nutrientes através do fluxo de massa sob teores hídricos baixos também pode estar envolvida na resposta observada, como foi sugerido por Graciano et al. (2005). Por outro lado, observou-se que independente dos teores de umidade, a adubação com Na^+ diminuiu a produção de matéria seca total de eucalipto (Tabela 2). Segundo Munns (2002), esta resposta pode estar relacionada com mudanças nas relações hídricas, provocando uma sensibilidade da planta nos primeiros meses. Por tanto, é preciso testar a hipótese de resposta ao Na não só num solo mais pobre em K^+ como foi avaliado em culturas como beterraba (*Beta vulgaris*), tomate (*Lycopersicum esculentum*), arroz (*Oryza sativa*) e algodão (*Gossypium hirsutum* L.) (MARSCHNER, 1995; ZHOU; SHANG, 1998; HOHJO et al., 2001; LIU; LIU, 1996; ZHANG et al., 2006), senão também avaliar a resposta ao sódio em casa de vegetação durante um período maior, onde as demandas de potássio pela planta sejam altas e o estoque baixo.

Tabela 8 - Massa seca total e relação Raiz:Total por tratamento segundo a idade de avaliação

Tempo (meses)	Sem estresse (-0.07 MPa)			Com estresse (-0.60 MPa)		
	-K; -Na	+K	+Na	-K; -Na	+K	+Na
-----Massa seca total (g)-----						
T ₀₊₂	20,0 ab	21,6 a	17,2 cd	17,9 bcd	18,9 bc	16,1 d
T ₀₊₄	56,9 a	61,8 a	45,2 b	43,0 b	43,5 b	35,8 c
T ₀₊₆	62,9 b	84,0 a	49,5 c	49,9 c	62,5 b	35,3 d
-----Raiz:total-----						
T ₀₊₂	20,4 a	19,5 a	20,6 a	21,4 a	21,6 a	21,5 a
T ₀₊₄	23,6 ab	22,4 b	22,0 b	25,5 a	23,1 ab	23,0 ab
T ₀₊₆	27,9 ab	24,2 b	24,4 b	26,2 ab	25,7 ab	28,9 a

Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey (P<0,05)

2.3.7 Influência da disponibilidade de água e da adubação na área foliar total por planta e da área por folha

Para área foliar total se observou que nos meses de avaliação, as plantas com K⁺ e sem estresse apresentaram os mais altos valores, sendo diferente com os outros ao final do experimento (Tabela 10). Embora, sob condições de estresse houve uma diminuição da área média das folhas, indicando a importância da água para expansão celular. O estresse causado pelo Na⁺, teve o mesmo efeito de redução da área média das folhas. Entretanto, a testemunha não mostrou diferenças na área foliar por efeito do estado hídrico. Caso similar ocorreu para as plantas com Na⁺ nas duas primeiras épocas de avaliação. Não obstante, ao final do experimento se observou que as plantas submetidas a estresse hídrico apresentaram menor área total, sendo diferentes com as que estiveram bem irrigadas.

Para a testemunha e para as plantas que foram adubadas com Na⁺ nas duas condições hídricas, observou-se uma diminuição na área foliar no T₀₊₆ comparado com

as obtidas os quatro meses (T_{0+4}), sendo explicado pela queda precoce de folhas. Para as plantas com Na^+ , esta redução foi maior só sob condições de estresse, apresentando uma redução de 35% respeito à obtida no quarto mês. Para as plantas com K^+ , a diminuição foi observada pela condição hídrica e não pela época.

Tabela 10 - Área foliar total por planta e área media das folhas por tratamento segundo a idade de avaliação

Tempo (meses)	Sem estresse (-0.07 MPa)			Com estresse (-0.60 MPa)		
	-K; -Na	+K	+Na	-K; -Na	+K	+Na
-----Área foliar total (cm ²)-----						
T_{0+2}	1973,5 b	2293,2 a	1896,2 b	1775,0 b	1878,9 b	1719,5 b
T_{0+4}	3628,9 ab	3777,8 a	3353,4 abc	2838,9 bc	2768,2 bc	2706,9 c
T_{0+6}	2812,8 bc	3848,1 a	2520,5 bc	2585,8 bc	3287,1 ab	1800,9 c
-----Área foliar media por folha (cm ²)-----						
T_{0+2}
T_{0+4}	10,2 a	10,0 a	7,7 b	7,3 b	6,4 b	7,5 b
T_{0+6}	8,6 ab	10,3 a	8,0 b	7,0 b	7,7 b	4,9 c

Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P < 0,05$)

...dado numérico não disponível

2.3.8 Influência da disponibilidade de água e da adubação na transpiração diária e na eficiência de uso da água (EUA)

A transpiração diária foi 25% menor em plantas com estresse hídrico do que em plantas sem o estresse (Tabela 11), enquanto que não houve diferenças na transpiração pelo tipo de fertilização dentro de cada condição hídrica nas diferentes épocas de avaliação.

A resposta similar na transpiração segundo o tipo de adubação indica que as plantas adubadas com sódio em comparação às de potássio apresentaram a partir do

T₀₊₄ uma maior perda de água, tendo em conta a menor massa seca (Tabela 8) e, portanto uma menor área foliar (Tabela 10). É assim, como no T₀₊₆ sob condições sem estresse houve uma perda de 20,7 g de H₂O g MS⁻¹, representando um 81,6 % mais de água perda. As maiores perdas foram para as plantas estressadas, onde a transpiração o perda de água foi de 144 % comparado com as adubadas com potássio. Munns (2002) considera que o aumento da transpiração é um mecanismo que permite reduzir a concentração de sais nos órgãos que transpiram, devido à alta diluição do sódio causada pela água que é transpirada.

Aos seis meses de avaliação, as plantas que foram submetidas à fertilização com K⁺ nas duas condições hídricas apresentaram uma maior eficiência no uso da água (EUA) que as plantas que foram adubadas com sódio (Tabela 11), devido provavelmente à menor perda de água como também à maior produção de massa seca (GRACIANO et al., 2005). Desta maneira, para o primeiro caso, reduções na abertura estomática podem estar acontecendo por efeito do controle no movimento estomático, tendo em conta os teores de potássio apresentados na folha. Caso contraria ocorreu nas plantas adubadas com sódio, onde provavelmente este elemento não cumpriu com o controle estomático, devido à reduzida seletividade no transporte de íons necessários para diminuir o potencial osmótico das células guardas (FLOWERS; INUCHLI, 1983; PEREIRA et al., 1997; VERY et al., 1998).

A diferença dos resultados obtidos para a EUA pelo tipo de adubação, não houve uma resposta similar por parte da condição hídrica, sendo provável que os efeitos do déficit hídrico sejam variáveis e que, portanto, outros parâmetros como a fotossíntese, respiração e transpiração sejam afetados numa faixa ampla de fatores ambientais (SANDS; MULLIGAN, 1990). Não obstante, Stape et al. (2004) mostraram que a EUA em plantações de eucaliptos no Brasil estava correlacionada positivamente com a disponibilidade de água. Embora, este comportamento não foi observado nesta pesquisa, talvez porque se trata de uma fase juvenil de crescimento, ao passo que na investigação conduzido por aqueles autores tratava-se de plantas estabelecidas em campo.

Respeito às diferenças na EUA entre tratamentos, estas não foram devidas exclusivamente à partição de matéria seca entre as folhas e os outros compartimentos

da planta, senão à combinação entre a alta produção de matéria seca (Tabela 9) e a baixa transpiração (Tabela 11). A maior produção de matéria seca com aplicação de K^+ junto com menores transpirações sugere um melhor controle estomático das plantas, enquanto que com Na^+ , o problema foi a baixa produção de massa seca.

Tabela 11 - Transpiração diária na planta toda e eficiência no uso da água (EUA) por tratamento segundo a idade de avaliação

Tempo (meses)	Sem estresse (-0.07 MPa)			Com estresse (-0.60 MPa)		
	-K; -Na	+K	+Na	-K; -Na	+K	+Na
----- Transpiração (g H ₂ O dia ⁻¹ planta ⁻¹)-----						
T ₀₊₁	130,9 a	135,6 a	131,0 a	109,3 b	102,7 bc	91,2 c
T ₀₊₂	154,7 a	153,3 a	153,6 a	122,4 b	129,8 b	118,6 b
T ₀₊₃	207,3 ab	187,2 b	214,8 a	141,7 c	152,4 c	139,9 c
T ₀₊₄	250,6 a	229,2 a	246,5 a	159,3 b	150,1 b	177,7 b
T ₀₊₅	192,6 a	178,7 a	203,4 a	158,8 a	158,0 a	180,9 a
T ₀₊₆	211,9 a	184,0 a	174,2 ab	117,6 c	120,1 c	134,0 bc
-----Transpiração (mg H ₂ O dia ⁻¹ cm ⁻² de folha)-----						
T ₀₊₂	78,4 a	66,7 a	81,1 a	69,1 a	69,5 a	69,5 a
T ₀₊₄	69,0 a	60,7 a	73,4 a	57,1 a	59,3 a	66,1 a
T ₀₊₆	77,0 a	48,0 ab	68,1 ab	45,9 ab	36,8 b	75,3 a
-----EUA (g MS kg ⁻¹ água)-----						
T ₀₊₂	2,6 ab	2,8 ab	2,3 b	2,9 ab	3,0 a	2,9 ab
T ₀₊₄	2,7 ab	3,1 a	2,1 c	3,0 a	3,0 a	2,4 bc
T ₀₊₆	2,0 b	2,9 a	1,5 c	2,2 b	2,9 a	1,5 c

Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey (P<0,05)

2.3.9 Taxa de trocas gasosas

A taxa de fotossíntese não foi diferente estatisticamente entre os tratamentos (Figura 2). Embora, houve uma maior fotossíntese para as plantas que foram adubadas com potássio e sem estresse hídrico. Para a condutância estomática ainda que não houve diferença por efeito da condição hídrica entre os tratamentos, a testemunha apresentou maiores valores sob condições de estresse comparado aos obtidos para as plantas adubadas com o potássio ou sódio. Esta alta condutância presente na testemunha sob condições de estresse hídrico faz que seja menos eficiente no controle da perda de água. Entretanto, uma diminuição da condutância estomática por efeito do baixo teor de umidade no solo foi reportado em plântulas de *Eucalyptus globulus* (SASSE; SANDS, 1996). Embora, nesse experimento a condutância das plântulas bem irrigadas foi de 69,3, enquanto que sob estresse hídrico foi de 40 mmol H₂O m⁻² s⁻¹, valores que foram baixos comparados aos obtidos nosso experimento (uma média para todos os tratamentos de 177 e 128 mmol H₂O m⁻² s⁻¹ nas condições de sem estresse e com estresse hídrico respectivamente). A condutância estomática em *E. grandis* é sensível às mudanças no déficit hídrico do solo, devido provavelmente ao efeito do potencial hídrico da folha (MIELKE et al., 1999), o qual cai sob estresse hídrico. O mecanismo que regula a resposta dos estômatos quando o solo está seco depende do incremento na concentração do ácido abscísico (THOMAS; EAMUS, 1999), que é liberado ao xilema pelas raízes quando a disponibilidade de água no solo diminui para posteriormente as células guarda responder às altas concentrações de ácido abscísico para o fechamento dos estômatos (SAUTER et al., 2001; TAYLOR et al., 2000).

Para a transpiração, observou-se que a condutância exerce uma regulação na perda de água, que variou segundo o tratamento (Figura 4), o que concorda com os resultados obtidos por Whitehead e Beadle (2004). É provavelmente que a condutância dependa do potencial hídrico da folha (MIELKE et al., 1999), que diminui sob condições de estresse. Portanto, condutâncias estomáticas altas permitiram atingir altas transpirações, as quais estiveram relacionadas com os teores de umidade no solo. Embora, foi observado que a testemunha sob condições de estresse apresentou uma alta transpiração que se refletiu numa baixa capacidade para controlar a perda de água

em condições adversas, enquanto que as plantas que estiveram submetidas à adubação apresentaram um melhor controle na transpiração e que dependeu das condições hídricas. Estudos complementares em condições de deficiência mais forte em K^+ serão necessários para avaliar o efeito da substituição deste pelo Na^+ nas folhas de eucaliptos sobre as trocas gasosas.

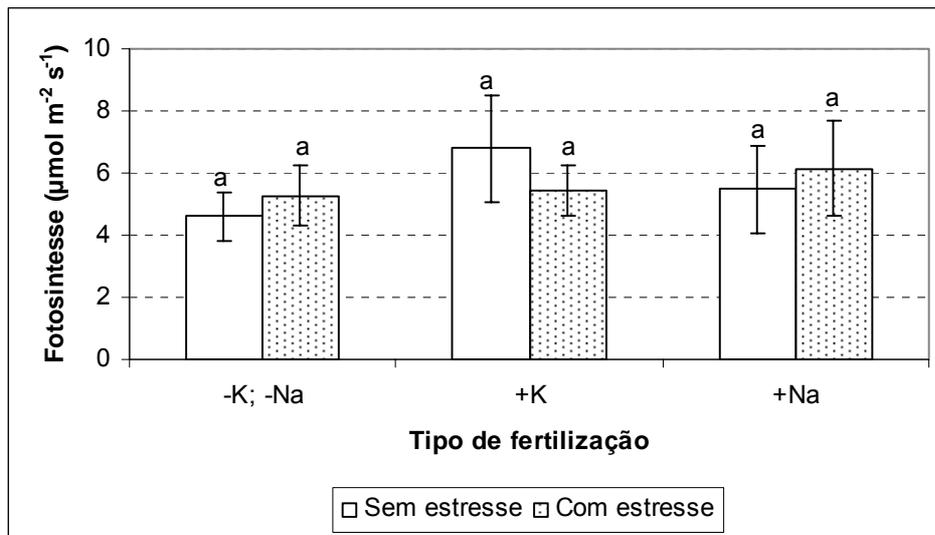


Figura 2 - Fotossíntese pelo tipo de fertilização e condição hídrica do solo. Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P < 0,05$)

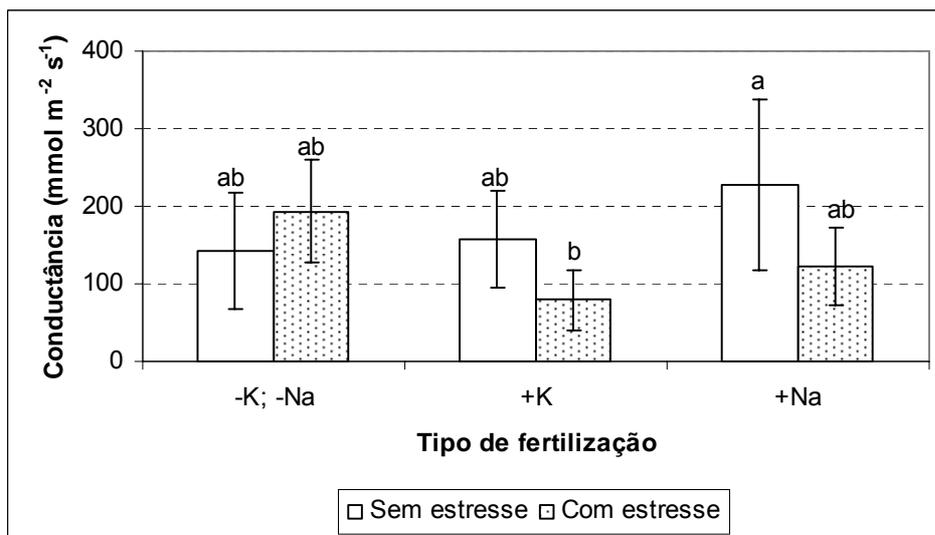


Figura 3 - Condutância pelo tipo de fertilização e condição hídrica do solo. Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P < 0,05$)

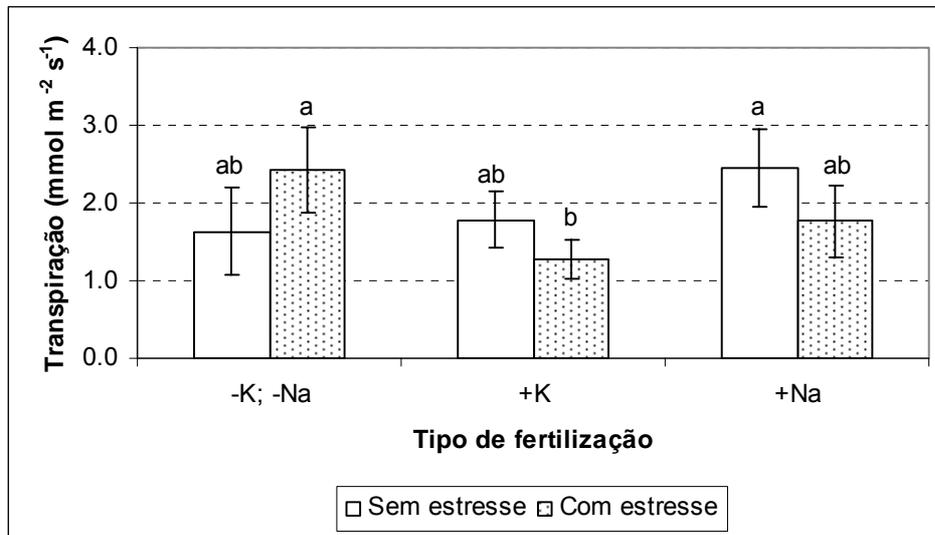


Figura 4 - Transpiração pelo tipo de fertilização e condição hídrica do solo. Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P < 0,05$)

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

- O sódio não inibiu a absorção do potássio, tendo em conta as concentrações obtidas pela testemunha, que apresentou teores ainda mais baixos que as plantas adubadas com sódio, o que significa que provavelmente a deficiência de potássio encontrada nas plantas com sódio foi mais um efeito da falta do elemento que não foi aplicado e não um efeito antagônico deste com o sódio.
- O eucalipto não só responde ao tipo de adubação senão à interação entre a água e o fertilizante, tendo em conta as melhores respostas no crescimento das plantas sob condições ótimas de água.
- A acumulação de matéria seca nas diferentes partes da planta foi influenciada tanto pela disponibilidade de água no solo quanto pelo tipo de adubação. Para o caso das plantas que foram adubadas com K^+ e que foram submetidas a estresse houve reduções na massa seca foliar no T_{0+6} de 30% respeito às que foram irrigadas, e reduções de 23 e 21% em caule e raízes respectivamente. Da mesma forma ocorreu com a testemunha e com as plantas adubadas com Na^+ , sendo que para este último o mais crítico, devido às reduções em massa seca foliar, caule e raiz de 39, 28 e 13 %, respectivamente.
- Períodos de seca com potenciais hídricos do solo de -0,6 MPa podem expressar uma resposta negativa no acúmulo de massa seca em eucalipto, sempre e quando essas condições climáticas sejam mantidas por períodos longos.
- A resposta similar na transpiração entre plantas adubadas com sódio e potássio indica que a perda de água foi maior para as adubadas com sódio, tendo em conta a menor massa seca e, portanto uma menor área foliar. É assim, como sob condições sem estresse houve uma perda de 81,6 % mais de água, enquanto que em plantas estressadas, a perda de água foi de 144 % comparado com as adubadas com potássio.

- As plantas que foram submetidas à fertilização com K^+ nas duas condições hídricas apresentaram uma maior eficiência no uso da água (EUA), devido provavelmente às reduções na abertura estomática, que permitiram diminuir a perda de água.
- Os maiores valores de condutância estomática presente na testemunha, faz que seja menos eficiente no controle da perda de água que as plantas adubadas com o potássio ou sódio.

REFERÊNCIAS

AMTMANN, A.; SANDERS, D. Mechanism of Na⁺ uptake by plant cells. **Advance of Botanical Research**, Birmingham, v. 29, p. 75–112, 1999.

ASHLEY, M.; GRANT, M.; RODRIGUEZ-NAVARRO, A.; RUBIO, F. Plant responses to potassium deficiencies: a role for potassium transport proteins. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 57, p. 425–436, 2006.

BARROS, N.; NOVAIS, R. Eucalypt nutrition and fertilizer regimes in Brazil. In: ATTIWILL, P.M.; ADAMS, M.A. (Ed.). **Nutrition of eucalypts**. Collingwood: CSIRO Publ., 1996. p. 335–355.

BERFORD, R. Effect of replacing nutrient potassium by sodium on uptake and distribution of sodium in tomato plants. **Plant and Soil**, The Hague, v. 50, p.399–409, 1978.

BERNARZ, C.; OOSTERHUIS, D. Leaf photosynthesis and carbon isotope discrimination of cotton in response to potassium deficiency. **Environmental and Experimental Botany**, Amsterdam, v. 39, p. 131–139, 1998.

_____. Physiological changes associated with potassium deficiency in cotton. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 22, n. 2, 303–313, 1999.

BLUMWALD, E.; AHARON, G.; APSE, M. Sodium transport in plants cells. **Biochemistry and Biophysical Acta**, Amsterdam, v. 1465, p. 140–151, 2000.

BONNEAU, X. Optimization of mineral nutrition in a coconut plantation taking and experimental approach in situ. **Experimental Agriculture**, Cambridge, v. 52, n. 4, p. 405–418, 1996.

BOUILLET, J.; SAFOU-MATONDO, R.; LACLAU, J.; NZILA, RANGER, J.; DELEPORTE, P. Pour une production durable des plantations d'*Eucalyptus* au Congo: la fertilisation. **Bois et Forêts des Tropiques**, Montpellier, v. 279, p. 23–35, 2004.

CHEESEMAN, J. Mechanism of salinity tolerance in plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 87, p. 547–550, 1988.

CHIY, P.; PHILLIPS, C. Sodium fertilizer application to pasture. Turnover and defoliation of leaf tissue. **Grass and Forage Science**, London, v. 54, p. 297–311, 1999.

COOPER, R.; PADEN, W.; PHILLIPPE, M. Effects of application sodium in fertilizer on yields and composition of the cotton plant. **Soil Science**, Madison, v. 23, p. 87–103, 1953.

DE PAULA LIMA, W.; JARVIS, P.; RHIZOPOULOU, S. Stomatal responses of *Eucalyptus* species to elevated CO₂ concentration and drought stress. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 60, p. 231-238, 2003.

DILLEY, R.; VERNON, L. Ion and water transport processes related to light dependent shrinkage of spinach chloroplast. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, Amsterdam, v. 111, p. 365–375, 1965.

DRAYCOTT, A.; DURRANT, M. Response by sugar beet to potassium and sodium fertilizers, particularly in relation to soils containing little exchangeable potassium. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 87, p. 105–112, 1976.

DYE, P. Response of *Eucalyptus grandis* trees to soil water deficits. **Tree Physiology**, Victoria, v. 16, p. 233–238, 1996.

EVANS, H.; SORGER, G. Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. **Annual Review Plant Physiology**, California, v. 17, p. 47–76, 1966.

FAO. **State of the world's forest**. Rome, 2005. 146 p.

FLOWERS, T.; LAUNCHLI, A. Sodium versus potassium: substitution and compartmentation. In: PIRSON, A.; ZIMMERMANN, M.H. (Ed.). **Encyclopedia of plant physiology**. Berlin: Academic Press, 1983. p. 651–681. (New Series, 15B).

FLOWERS, T.; YEO, A. Ion relations of salt tolerance. In: BAKER, D.; HALL, J. (Ed.). **Solute transport in plant cells and tissues**. New York: Academic Press, 1988. p. 392–416.

FUJINO, M. Role of adenosine triphosphate and adenosine triphosphatase in stomatal movement. **Science Bulletin. Faculty of Education Nagasaki University**, Nagasaki, v. 18, p. 1– 47, 1967.

GLENN, E.; BROWN, J.; BLUMWALD, E. Salt tolerance and crop potential of halophytes. **Critical Review in Plant Science**, Philadelphia, v. 18, p. 227–255, 1999.

GRACIANO, C.; GUIAMÉT, J.; GOYA, J. Impact of nitrogen and phosphorus fertilization on drought responses in *Eucalyptus grandis* seedlings. **Forest Ecology of Management**, Amsterdam, v. 212, p. 40–49, 2005.

GREEN, A.; TAYLOR, C. Kinetics of (Na+K) stimulated adenosine triphosphatase (ATPase) of rabbit kidney microsome. **Biochemistry and Biophysics Research Communication**, New York, v. 14, p. 118–123, 1964.

GREENWAY, H.; MUNNS, R. Mechanism of salt tolerance in nonhalophytes. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Amsterdam, v. 31, p. 149–190, 1980.

- GREENWAY, H.; OSMOND, C. Salt response of enzymes from species differing in salt tolerance. **Plant Physiology**, Rockville, v. 49, p. 256–259, 1972.
- GREENWOOD, D.; STONE, D. Prediction and measurement of the decline in the critical-K, the maximum-K and total cation plant concentrations during the growth of field vegetable crops. **Annals of Botany**, Oxford, v. 82, p. 871 – 881. 1998.
- GROF, G.; JOHNSTON, M.; BROWNELL, P. Effect of sodium nutrition on the ultrastructure of chloroplast of C₄ plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 89, p. 539–543, 1989.
- HANEKLAUS, S.; KNUDSEN, L.; SCHNUG, E. Relationship between potassium and sodium in sugar beet. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, London, v. 29, p. 1793–1798, 1998.
- HARVEY, D.; HALL, J.; FLOWERS, T.; KENT, B. Quantitative ion localization within *Suaeda maritima* leaf mesophyll cells. **Planta**, Berlin, v. 151, p. 555–560, 1981.
- HOHJO, M.; GANDA, M.; MARUO, T.; SHINOHARA, Y.; ITO, T.; MALOUPA, E.; GERASOPOULOS, G. Effects of NaCl application on the growth, yield and fruit quality in NFT-tomato plants. **Acta Horticulturae**, Wageningen, n. 548, p. 469–475, 2001.
- HANSON, O.; STENSTRUP, L.; KNUDSEN, L. Trials with sodium for carrots. **Gartnertidende**, Denmark, v. 112, p. 8–9, 1997.
- HSIAO, T.; LAUCHLI, A. Role of potassium in plant-water relations. **Advances in Plant Nutrition**, Connecticut, v. 2, p. 281–312, 1986.
- IVAUPA, S.; ASHER, F.; SULLIVAN, J. Effects of sodium on potassium nutrition in three tropical root crop species. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 29, p. 1095-1108, 2006.
- JOHNSTON, M.; GROF, C.; BROWNELL, P. The effect of sodium nutrition on the pool sizes of intermediates of the C₄ photosynthetic pathway. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collinwood, v. 15, p. 749–760, 1988.
- LACLAU, J.; RANGER, J.; BOUILLET, J.; NIZLA, J.; DELEPORTE, P. Nutrient cycling in a clonal stand of Eucalyptus and an adjacent savana ecosystem in Congo. 1. Chemical composition of rainfall. Troughfall and stemflow solutions. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 176. p. 105-119, 2003.
- LEIGH, R.; WYN JONES, R. A hypothesis relating critical potassium concentrations for growth to the distribution and functions of this ion in the plant cell. **New Phytologist**, Madison, v. 97, p. 1–13, 1984.
- _____. Cellular compartmentation in plant nutrition: the selective cytoplasm and the promiscuous vacuole. **Advances in Plant Nutrition**, Connecticut, v. 2, p. 249–279, 1986.

LEIGH, R.; APREES, T.; FULLER, W.; BANFIELD, J. The location of acid invertase activity and sucrose in vacuoles of storage root of beetroot (*Beta vulgaris*). **Biochemical Journal**, Auckland, v. 178, p. 539–547, 1979.

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

MIELKE, M.; OLIVA, M.; DE BARROS, N.; PENCHEL, R.; MARTINEZ, C.; DE ALMEIDA, A. Stomatal control of transpiration in the canopy of a clonal *Eucalyptus grandis* plantation. **Trees**, Berlin, v. 13, p. 152–160, 1999.

MONTERO, E.; CABOT, C.; POSCHENRIEDER, C.; BARCELO, J. Relative importance of osmotic-stress and ion-specific effects on ABA – mediated inhibition of leaf expansion growth in *Phaseolus vulgaris*. **Plant Cell and Environment**, Logan, v. 21, p. 54–62, 1998.

MUNNS, R. Comparative physiology of salt and water stress. **Plant, Cell and Environment**, Logan, v. 25, p. 239–250, 2002.

MURATA, S.; SEKIYA, J. Effects of sodium on photosynthesis in *Panicum coloratum*. **Plant and Cell Physiology**, Oxford v. 33, p. 1239–1242, 1992.

NITSOS, R.; EVANS, H. Effects of univalent cations on the activity of particular starch synthetase. **Plant Physiology**, Rockville, v. 44, p. 1260–1266, 1969.

O'GRADY, A.; EAMUS, D.; HUTLEY, L. Transpiration increases during the dry season: patterns of tree water use in eucalypt open-forest of northern Australia. **Tree Physiology**, Berlin, v. 19, p. 591–597, 1999.

OHTA, D.; MATOH, T.; TAKAHASHI, E. Early responses of sodium-deficient *Amaranthus tricolor* L. plants to sodium application. **Plant Physiology**, Rockville, v. 84, p. 112–117, 1987.

PARDOSSI, A.; BAGNOLI, G.; MALORGIO, F.; CAMPIOTTI, C.; TOGNONI, F. NaCl effects on celery (*Apium graveolens* L.) grown in NFT. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 81, p. 229–242, 1999.

PERERA, L.; SILVA, R.; MANSFIELD, T. Avoidance of sodium accumulation by the stomatal guard cells of the halophyte *Aster tripolium*. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 48, p. 707–711, 1997.

RAVEN, J. Regulation of pH and generation of osmolarity in vascular plants: a cost-benefit analysis in relation to efficiency of use of energy nitrogen and water. **New Phytologist**, Madison, v. 101, p. 25–77, 1985.

REIMANN, C.; BRECKLE, S. Sodium relations in Chenopodiaceae: a comparative approach. **Plant Cell and Environment**, Logan, v. 16, p. 323–328, 1993.

- RICHARDS, L.; GARDNER, W.; OGATA, G. Physical process determining water loss from soil. **Soil Science Society of America Proceedings**, Madison, v. 20, p. 310–314, 1956.
- SANDS, R.; MULLIGAN, D. Water and nutrient dynamic and tree growth. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 30, p. 91–111, 1990.
- SASSE, J.; SANDS, R. Comparative responses of cuttings and seedlings of *Eucalyptus globulus* to water stress. **Tree Physiology**, Victoria, v. 16, p. 287–294, 1996.
- SAUR, E.; NAMBIAR, E.; FIFE, D. Foliar nutrient retranslocation in *Eucalyptus globulus*. **Tree Physiology**, Victoria, v. 16, p. 1105–1112, 2000.
- SAUTER, A.; DAVIES, W.; HARTUNG, W. The long distance abscisic acid signal in the droughted plant: the fate of the hormone on its way from root to shoot. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 52, p. 1991 – 1997. 2001.
- SCHROEDER, I.; GIERTH, M.; MASER, P. Molecular mechanism of potassium and sodium uptake in plants. **Plant and Soil**, The Hague, v. 247, p. 43-54, 2002.
- SGARBI, F. **Produtividade do *Eucalyptus* sp em função do estado nutricional e da fertilidade do solo em diferentes regiões do Estado de São Paulo**. 2002. 114 p. Dissertação (Mestrado em Recursos Florestais) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2002.
- SHONE, M.; CLARKSON, D.; SANDERSON, J. The absorption and translocation of sodium by maize seedlings. **Planta**, Berlin, v. 86, p. 301–314, 1969.
- SILVEIRA, R.L. **Efeito do potássio no crescimento, nas concentrações dos nutrientes e nas características da madeira juvenil de progênies de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden cultivadas em solução nutritiva**. 2000. 169 p. Tese (Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidad de São Paulo, Piracicaba, 2000.
- SMITH, G.; MIDDLETON, K.; EDMONDS, A. sodium nutrition of pasture plants. I. Translocation of sodium and potassium in relation to transpiration rates. **New Phytologist**, Madison, v. 84, p. 603–612, 1980.
- SMITH, G.; LAUREN, D.; CORNFORTH, I.; AGNEW, M. Evaluation of putrescine as a biochemical indicator of potassium requirements of lucerne. **New Phytologist**, Madison, v. 91, p. 419–428, 1982.
- STAPE, J.; BINKLEY, D.; RYAN, G.; GOMES, A. Water use, water limitation, and water use efficiency in a *Eucalyptus* plantation. **Bosque**, Valdivia, v. 25, n. 2, p. 35–41, 2004.

STONEMAN, G.; CROMBIE, D.; WHITFORD, K.; HINGSTON, F.; GILES, R.; PORTLOCK, C.; GALBRAITH, J.; DIMMOCK, G. Growth and water relations of *Eucalyptus marginata* (Jarrah) stands in response to thinning and fertilization. **Tree Physiology**, Victoria, v. 16, p.267–274, 1996.

SUBBARAO, G.; JOHANSEN, C. Physiological mechanism relevant to genetic improvement of salinity tolerance in crop plants. In: PESSARAKLI, M. (Ed.). **Handbook of plant and crop physiology**. New York: Marcel Dekker, 2002. p. 857–880.

SUBBARAO, G.; WHEELER, R.; STUTTE, G. Low potassium enhances sodium uptake in redbeet under moderate saline conditions. **Journal of Plant Nutrition**, London, v. 23, p. 1449 – 1470. 2000.

SUBBARAO, G.; ITO, O.; BERRY, W.; WHEELER, R. Sodium: a functional plant nutrient. **Plant Science**, London, v. 22, p. 391– 416, 2003.

SUBBARAO, G.; WHEELER, R.; STUTTE, G.; LEVINE, L. How far can sodium substitute for potassium in redbeet?. **Journal of Plant Nutrition**, London, v. 22, p. 1745–1761, 1999.

TAKAHASHI, E.; MAEJIMA, K. comparative research on sodium as a beneficial element for crop plants. **Memoirs of the Faculty of Agriculture of Kinki University**, Kinki, p. 57–72, 1998.

TALBOTT, L.; ZEIGER, E. The role of sucrose in guard cell osmoregulation. **Journal Experimental Botany**, Oxford, v. 49, p. 329–337, 1998.

TAYLOR, I.; BURBIDAGE, A.; THOMPSON, J. Control of abscisic synthesis. **Journal Experimental Botany**, Oxford, v.51, p.1563 – 1574. 2000.

TEIXEIRA, P.C.; GONCALVES, J.L.M.; ARTHUR JUNIOR, J.C. Crescimento e partição de matéria seca de mudas de eucalipto em função da adubação potássica e água do solo. **Revista Ceres**, Viçosa, v, 53, p. 656 – 665. 2006.

TERMAAT, A.; MUNNS, R. Use of concentrated macronutrient solutions to separate osmotic from NaCl specific effects on plant growth. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collinwood, v. 13, p. 509–522, 1986.

TESTER, M.; BLATT, M. Direct measurement of K⁺ channels in thylacoid membranes by incorporation of vesicles into planar lipid bilayers. **Plant Physiology**, Rockville, v. 91, p. 249–252, 1989.

THOM, M.; MARETZKI, A.; KOMOR, E. Vacuoles from sugarcane suspension cultures. I. Isolation and partial characterization. **Plant Physiology**, Rockville, v. 69, p. 1315–1319, 1982.

- THOMAS, D. The regulation of stomatal aperture in tobacco leaf epidermal strip. I. The effects of ions. **Australian Journal of Biological Science**, Collingwood, v. 23, p. 961–979, 1970.
- THOMAS, D.; EAMUS, D. The influence of predawn leaf water potential on stomatal responses to atmospheric water content at constant C_i and on stem hydraulic conductance and foliar ABA concentrations. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 50, p. 243–251, 1999.
- VERY, A.; ROBINSON, M.; MANSFIELD, T.; SANDERS, D. Guard cell cation channels are involved in Na^+ induced stomatal closure in a halophyte. **Plant Journal**, Heslington, v. 14, p. 509–521, 1998.
- VILLORA, G.; PULGAR, G.; MORENO, D.; ROMERO, L. Salinity treatments and their effect on nutrient concentration in Zucchini plants (*Cucurbita pepo* L. var. Moschata). **Australian Journal of Experimental Agriculture**, Collingwood, v. 37. p. 605–608, 1997.
- WALKER, D.; SANDERS, D.; MAATHUIS, F. High-affinity potassium uptake in plants. **Science**, Washington, v. 273, p. 977–978, 1996.
- WHITEHEAD, D.; BEADLE, C. Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*: a review. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 193, p. 113–140, 2004.
- WU, W.; PETERS J.; BERKOWITZ, G. Surface charge-mediated effects of Mg^{2+} , on K^+ flux across the chloroplast envelope are associated with regulation of stromal pH and photosynthesis. **Plant Physiology**, Rockville, v. 97, p. 580–587, 1991.
- WYN JONES, R. Cytoplasmic potassium homeostasis: review of the evidence and its implications. In: OOSTERHUIS, D.; BERKOWITZ, G., (Ed.). **Frontiers in potassium nutrition: new perspectives on the effects of potassium on physiology of plants**. Saskatoon: Potash and Phosphate Institute of Canada, 1999. p. 13–22.
- WYN JONES, R.; BRADY, C.; SPEIRS, J. Ionic and osmotic relations in plants cells. In: LAIDMAN, D.; WYN JONES, R. (Ed.). **Advances in the biochemistry of cereals**. New York: Academic Press, 1979. p. 63–103.
- YEO, A. Short and long term effects of salinity on leaf growth in rice (*Oryza sativa* L.). **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 42, p. 881–889, 1999.
- ZHANG, Y.; LI, Q.; ZHOU, X.; ZHAI, C.; LI, R. Effects of partial replacement of potassium by sodium on cotton seedling development and yield. **Journal of Plant Nutrition**, London, v. 29, p. 1845–1854, 2006.
- ZHOU, J.; SHANG, L. The characteristics of Na uptake and the effect of K on Na uptake in the rhizosphere of sugar beet. **Sugar Crops of China**, China, v. 3, p. 1–6, 1998.

ZHU, J. Genetic analysis of plant salt tolerance using *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, Rockville, v. 124, p. 941–948, 2002.

_____. Salt and drought stress signal transduction in plants. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 53, p. 247–273, 2003.