



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E ENGENHARIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

JESSILY MEDEIROS QUARESMA

**ACLIMATAÇÃO DA MAQUINARIA FOTOSSINTÉTICA DO CLONE DE
SERINGUEIRA FX 3864 A CICLOS DE DEFICIÊNCIA HÍDRICA**

JERÔNIMO MONTEIRO – ES

2016

JESSILY MEDEIROS QUARESMA

**ACLIMATAÇÃO DA MAQUINARIA FOTOSSINTÉTICA DO CLONE DE
SERINGUEIRA FX 3864 A CICLOS DE DEFICIÊNCIA HÍDRICA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em Ciências Florestais, na Área de Concentração Ciências Florestais.
Orientador: Prof. Dr. Sc. José Eduardo Macedo Pezzopane
Coorientador: Prof. Dr. Sc. Paulo Cezar Cavatte
Coorientadora: Dra. Sc. Talita Miranda Teixeira Xavier

JERÔNIMO MONTEIRO – ES

2016

**ACLIMATAÇÃO DA MAQUINARIA FOTOSSINTÉTICA DO CLONE DE
SERINGUEIRA FX 3864 A CICLOS DE DEFICIÊNCIA HÍDRICA**

Jessily Medeiros Quaresma

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em Ciências Florestais na Área de Concentração Ciências Florestais.

Aprovada em 14 de julho de 2016.



Dr. José Ricardo Macedo Pezzopane

Embrapa
Examinador Externo



Prof. Dr. Paulo Cezar Cavatte

UFES
Examinador Externo



Dr^a. Talita Miranda Teixeira Xavier

UFES
Examinadora Externa



Prof. Dr. José Eduardo Macedo Pezzopane

UFES
Orientador

Dados Internacionais de Catalogação-na-publicação (CIP)
(Biblioteca Setorial de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Espírito Santo, ES, Brasil)

Q1a Quaresma, Jessily Medeiros, 1990-
Aclimação da maquinaria fotossintética do clone de seringueira
FX 3864 a ciclos de deficiência hídrica / Jessily Medeiros Quaresma. – 2016.
62 f. : il.

Orientador: José Eduardo Macedo Pezzopane.
Coorientadores: Paulo Cezar Cavatte ; Talita Miranda Teixeira Xavier.
Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) – Universidade Federal do
Espírito Santo, Centro de Ciências Agrárias e Engenharias.

1. Seringueira. 2. Trocas gasosas. 2. Estresse hídrico.
I. Pezzopane, José Eduardo Macedo. II. Cavatte, Paulo Cezar.
III. Xavier, Talita Miranda Teixeira. IV. Universidade Federal do Espírito Santo.
Centro de Ciências Agrárias e Engenharias. V. Título.

CDU: 630

À minha Maria (Mainha), pelo amor, incentivo, confiança e exemplo de vida.

Dedico

Ao meu Pai Joady e sua companheira Elizete, pela confiança e apoio.

Aos meus irmãos, Jesly e Jamys (pedaços de mim) pela companhia, confiança e aprendizado.

Às minhas tias, em especial Jeane, pelo apoio, confiança e ensinamentos.

Aos demais familiares, minhas raízes e segurança nas horas de tempestade.

Ofereço

AGRADECIMENTOS

A Deus, nosso Criador e Salvador.

À Universidade Federal do Espírito Santo, em especial ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, pela oportunidade e auxílio para a realização desse curso.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

À empresa Vale pela infraestrutura e a empresa NR Seringueira pela doação das mudas, para realização do trabalho.

À Fundação de Aperfeiçoamento Espírito Santense (FAPES) pelo fomento para a realização da pesquisa.

Ao professor José Eduardo Macedo Pezzopane, pela orientação, conhecimentos compartilhados, empenho e dedicação para realização deste trabalho. E pelo acréscimo de melhorias à minha formação profissional e pessoal.

Aos professores Paulo Cezar Cavatte e Talita Miranda Teixeira Xavier pela amizade, disposição e colaboração de real relevância à realização deste trabalho.

Ao pesquisador José Ricardo Macedo Pezzopane pelas contribuições para melhoria deste trabalho.

Aos amigos do laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal, Erilva, Mariana, Siléia, Elias, Hamilton, Rogério e Jonas, pela amizade, força, colaboração, conhecimentos compartilhados e por dividirmos uma parte de nossas vidas juntos, com vocês os dias se tornaram mais leves, grata.

Aos amigos e colegas conquistados ao longo do curso de Mestrado em Ciências Florestais, pelo companheirismo, diversão e apoio.

Aos amigos de longas datas pelo apoio, incentivo e por acreditarem em minha capacidade, mesmo quando relutei.

Obrigada!

“Toute réussite déguise une abdication”.

(Toda vitória oculta uma abdicação)

(Simone De Beauvoir, Mémoires d'une jeune fille rangée. Paris, Éditions Gallimard, 1958)

RESUMO

QUARESMA, Jessily Medeiros. **Aclimação da maquinaria fotossintética do clone de seringueira FX 3864 a ciclos de deficiência hídrica**. 2016. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) – Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES. Orientador: Prof. Dr. Sc. José Eduardo Macedo Pezzopane. Coorientadores: Prof. Dr. Sc. Paulo César Cavatte e Dra. Sc. Talita Miranda Teixeira Xavier.

A seringueira é uma espécie nativa da Amazônia, explorada comercialmente pela produção de látex para fabricação da borracha natural. Contudo, no Brasil estudos têm mostrado que a produtividade dos seringais pode ser afetada pela variação climática nos ambientes em que a cultura está inserida, principalmente quanto à limitação hídrica, e relatam que plantas submetidas a sucessivos estresses hídricos são capazes de desenvolver de forma mais rápida, respostas de aclimação, potencializando seu desempenho quando submetidas novamente ao mesmo estresse. E assim, o objetivo do estudo foi testar a hipótese de que mudas clonais de seringueira FX 3864 submetidas a três ciclos de deficiência hídrica são capazes de apresentar respostas de aclimação bem mais evidentes do que plantas submetidas a apenas um ciclo. Para isso foram monitoradas variáveis ecofisiológicas e microclimáticas durante todo o estudo, que foi desenvolvido em casa de vegetação, no município de Jerônimo Monteiro, ES. O experimento teve duração de 167 dias (outubro/2015 a abril/2016) e as mudas tinham 47 dias de enxertia ao iniciar os tratamentos. O delineamento experimental foi o inteiramente casualizado (DIC). Os tratamentos consistiram em ciclos de deficiência hídrica (DH): controle (plantas sempre irrigadas); 1C (plantas submetidas à um ciclo); 2C (plantas submetidas à dois ciclos); e 3C (plantas submetidas à três ciclos). Cada ciclo de DH foi caracterizado por duas fases, a inicial com a desidratação das plantas pela suspensão da irrigação até que a taxa de assimilação líquida (A) das plantas atingisse o valor zero ($A \leq 0$), e a final com a reposição da água do substrato para próximo a capacidade de campo (CC). Após a reidratação das plantas, quando a taxa de A alcançou 90% da taxa das plantas do controle se iniciou um novo ciclo de deficiência hídrica. Os resultados mostraram que as plantas do tratamento 3C obtiveram maiores taxas de A , condutância estomática (g_s), transpiração (E) e eficiência instantânea do uso da água

(pela relação A/E) durante o terceiro ciclo de DH, encerrando o ciclo com 25% de água disponível (AD) no substrato, em relação as plantas 2C e 1C. O status hídrico das plantas do 3C, observado pelo conteúdo relativo de água (CRA) ao final do terceiro ciclo de DH, permaneceu semelhante ao das plantas-controle, indicando uma maior manutenção da turgescência nas células destas plantas. Já as plantas do 1C foram afetadas com a DH, pois mesmo com 44% de AD no substrato o status hídrico no interior das células foi reduzido significativamente, e em consequência os processos fisiológicos. Quanto aos pigmentos fotossintéticos as plantas do tratamento 3C acumularam maiores teores de pigmentos cloroplastídicos, com destaque para clorofila a e carotenóides em relação as plantas 2C e 1C. E, portanto, conclui-se que as plantas submetidas a três ciclos de DH aclimataram a sua maquinaria fotossintética ao longo dos estresses hídricos a que foram submetidas, ao contrário das plantas submetidas a um ciclo de DH, pois um único ciclo promoveu danos severos ao seu metabolismo causando intensa redução nas suas taxas fisiológicas e consequente abscisão foliar.

Palavras-chave: *Hevea brasiliensis*, trocas gasosas, estresse hídrico.

ABSTRACT

QUARESMA, Jessily Medeiros. **Acclimation of the photosynthetic machinery of the rubber tree clone FX 3864 by water stress cycles**. 2016. Dissertation (Master's in Forest Science) – Federal University of Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES. Advisor: Prof. Dr. Sc. José Eduardo Macedo Pezzopane. Coauthors: Prof. Dr. Sc. Paulo César Cavette and Dr. Sc. Talita Miranda Teixeira Xavier.

The rubber tree is a native Amazon species commercially exploited for its latex, which is used for the production of natural rubber. However, studies in Brazil have shown that the productivity of the rubber trees can be affected by climatic variation in the environments in which the culture is inserted, mainly as to water limitation, and report that plants subjected to successive water stress are able to develop faster acclimation responses, enhancing their performance when subjected again to the same stress. So the purpose of the study was to test the hypothesis that clonal seedlings of the rubber tree FX 3864 submitted to three water stress cycles are able to present much more evident acclimation responses than plants subjected to just one cycle. Ecophysical and microclimate variables were monitored throughout the whole experiment, which was conducted in a greenhouse in the town of Jerônimo Monteiro, ES. The experiment lasted 167 days (October 2015 to April 2016) and the seedlings were grafted 47 days before the treatments initiated. The experimental design was completely randomized (CRD). The treatments consisted of cycles of water deficiency (WD): control (regularly irrigated plants); 1C (plants subjected to one cycle); 2C (plants subjected to two cycles); and 3C (plants subjected to three cycles). Each cycle of WD was characterized by two phases, the first phase with plant dehydration by withholding irrigation until the net assimilation rate (A) of the plants reached zero ($A \leq 0$), and the second phase with the replacement of water substrate to near field capacity (FC). After the rehydration of the plants, when the rate of A reached 90% of the rate of the control plants, a new cycle of water deficiency was initiated. The results showed that the plants of treatment 3C obtained higher rates of A , stomatic conductance (g_s), and transpiration (E) and instantaneous efficiency in the use of water (by the relationship of A/E) during the third cycle of WD, ending the cycle with 25% of available water (AW) in the substrate, in relation to the plants of 2C and 1C. The water status of the 3C plants, observed by the relative water content (RWC) to the end of the third cycle of WD, remained similar to

the control plants, indicating a higher maintenance of turgor in the plant cells. The 1C plants were affected by WD, because even with 44% AW in the substrate, the fluid status within the cells was significantly reduced, and consequently the physiological processes. As to the photosynthetic pigments, the plants of treatment 3C accumulated higher levels of chloroplastid pigments, especially chlorophyll and carotenoids in relation to plants 2C and 1C. Therefore, we concluded that the plants subjected to three cycles of WD acclimated their photosynthetic machinery throughout the water stresses to which they were subjected, unlike the plants subjected to one WD cycle, because one single cycle promoted severe damage to their metabolism causing severe reduction in their physiological rates and consequent leaf abscission.

Keywords: *Hevea brasiliensis*, gas exchange, water deficiency.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Panorâmica da disposição das plantas para o estudo, em casa de vegetação durante o período experimental de 167 dias, no município de Jerônimo Monteiro, ES.....26
- Figura 2 – Sensores SQ-311 radiômetro *PAR* quântico com 10 sensores da marca Apogee (A), CS500 de temperatura e umidade da marca Vaisala (B) e *datalogger* Campbell Scientific CR-10X (C e D), utilizados para controle do microclima estabelecido em casa de vegetação, durante o período experimental de 167 dias, no município de Jerônimo Monteiro, ES.....27
- Figura 3 – Modelo esquemático dos tratamentos, os ciclos de deficiência hídrica submetidos a grupos de plantas do clone de seringueira FX 3864 ao longo de 167 dias de experimentação, em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. (Tratamentos: CONTROLE, plantas sempre irrigadas; 1C, plantas submetidas à um ciclo; 2C, plantas submetidas à dois ciclos; e 3C, plantas submetidas à três ciclos). %AD (CC) – água disponível no substrato próxima à capacidade de campo; $A \leq 0$ – assimilação líquida menor ou igual a zero, momento de reidratar as plantas.....30
- Figura 4 – Variação diária da taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E), concentração interna celular de CO_2 (C_i), eficiência instantânea (A/E) e intrínseca do uso da água (A/g_s), em plantas do clone de seringueira FX 3864 ao final do primeiro ciclo de deficiência hídrica (DH) em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. (Tratamentos: controle; e 3C – submetidas a três ciclos de DH). Os valores observados são as médias \pm desvio padrão ($n = 6$).....37
- Figura 5 – Variação diária da taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E), concentração interna celular de CO_2 (C_i), eficiência instantânea (A/E) e intrínseca do uso da água (A/g_s), em plantas do clone de seringueira FX 3864 após 25 dias submetidas ao segundo ciclo de

deficiência hídrica (DH) em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. (Tratamentos: controle; 3C – submetidas a três ciclos de DH; e 2C – a dois ciclos de DH). Os valores observados são as médias \pm desvio padrão (n = 6).....38

Figura 6 – Variação diária da taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E), concentração interna celular de CO_2 (C_i), eficiência instantânea (A/E) e intrínseca do uso da água (A/g_s), em plantas do clone de seringueira FX 3864 após 21 dias submetidas ao terceiro ciclo de deficiência hídrica (DH) em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. (Tratamentos: controle; 3C – submetidas a três ciclos de DH; 2C – a dois ciclos de DH; e 1C – a um ciclo de DH). Os valores observados são as médias \pm desvio padrão (n = 6).....39

Figura 7 – Taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e eficiência instantânea do uso da água (A/E) em plantas do clone de seringueira FX 3864 após 21 dias submetidas ao terceiro ciclo de deficiência hídrica (DH) no horário das 8 às 9 horas, em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. (Tratamentos: controle; 3C – submetido a três ciclos de DH; 2C - dois ciclos de DH; e 1C – um ciclo de DH). Os valores observados são as médias \pm desvio padrão (n = 6). Letras diferentes indicam efeito significativo dos ciclos de DH para as variáveis fisiológicas (Teste *F* e *Tukey*, $P \leq 0,05^*$).....40

Figura 8 – Relação entre taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s) e transpiração (E) com a porcentagem de água disponível (%AD) no solo, em plantas do clone de seringueira FX 3864 submetidas ao terceiro ciclo de deficiência hídrica (DH) (Tratamentos: controle; 3C – submetido a três ciclos de DH; 2C - dois ciclos de DH; e 1C – um ciclo de DH), em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. Os valores observados são as médias \pm desvio padrão (n = 6), os asteriscos (**) indicam efeito significativo dos ciclos de DH para as variáveis fisiológicas (Teste *F* e *t*, $P \leq 0,01^*$).....42

Figura 9 – Conteúdo relativo de água (CRA) em folhas de plantas do clone de seringueira FX 3864 21, 30 e 36 dias após o início do terceiro ciclo de deficiência hídrica (DH) comparadas com as plantas-controle, em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. (Tratamentos: controle; 3C – submetido a três ciclos de DH; 2C - dois ciclos de DH; e 1C – um ciclo de DH). Os valores observados são as médias \pm desvio padrão (n = 4). Letras diferentes dentro dos dias (21; 30; e 36) indicam efeito significativo dos ciclos de DH para a variável (Teste *F* e *t*, $P \leq 0,05^*$).....43

Figura 10 – Teores de pigmentos fotossintéticos clorofilas *a* (*Chl_a*), clorofilas *b* (*Chl_b*), carotenóides (*Chl_{c+x}*) e clorofilas totais (*Chl_{totais}*) em plantas do clone de seringueira FX 3864 submetidas a ciclos de deficiência hídrica (DH) em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. (Tratamentos: controle; 3C – submetido a três ciclos de DH; 2C - dois ciclos de DH; e 1C – um ciclo de DH). Os valores observados são as médias \pm desvio padrão (n = 4). Letras diferentes indicam efeito significativo dos ciclos de DH para as variáveis (Teste *F* e *Tukey*, $P \leq 0,05^*$).....44

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	15
2 REVISÃO DE LITERATURA	18
2.1 ESPÉCIE ESTUDADA	18
2.1.1 Clones de seringueira.....	20
2.2 MUDANÇAS CLIMÁTICAS: AMBIENTE E PLANTA	21
2.3 ÁGUA NA PLANTA: DEFICIÊNCIA HÍDRICA E O METABOLISMO	22
2.3.1 Transpiração e Déficit de Pressão de Vapor (DPV)	25
3 METODOLOGIA	26
3.1 LOCAL DO ESTUDO E INSTALAÇÃO DO EXPERIMENTO	26
3.1.1 Caracterização microclimática.....	27
3.2 MATERIAL VEGETAL	29
3.3 LÂMINA DE IRRIGAÇÃO E ÁGUA DISPONÍVEL NO SUBSTRATO	30
3.4 TRATAMENTOS E ANÁLISES A SEREM SUBMETIDAS	30
3.4.1 Ciclo de deficiência hídrica, trocas gasosas e relações hídricas	32
3.4.2 Pigmentos fotossintéticos.....	33
3.4.3 Estatística.....	34
4 RESULTADOS	35
4.1 CICLOS DE DEFICIÊNCIA HÍDRICA.....	35
4.2 TROCAS GASOSAS: CARACTERIZAÇÃO E EFEITO DOS TRATAMENTOS ..	37
4.3 RELAÇÕES HÍDRICAS E FISIOLOGIA	42
4.4 PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS	45
5 DISCUSSÃO	46
6 CONCLUSÃO	52
REFERÊNCIAS	53

1 INTRODUÇÃO

A seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell.-Arg.), árvore nativa da região Amazônica, em função da produção de látex, matéria prima da borracha natural utilizada na produção de pneus, materiais cirúrgicos e bélicos (IAC, 2015) é considerada a espécie mais importante do seu gênero (GONÇALVES et al., 1989). Também apresenta potencial madeireiro para a indústria moveleira e construção civil (IRSG, 2007; ALLWI, 2006).

Atualmente, a produção de borracha natural no mundo supera 11 milhões de toneladas, sendo 80% desta produção proveniente dos países do sudeste da Ásia, com destaque à Indonésia, Tailândia e Malásia. O maior consumidor de borracha natural do mundo é a China, consumindo mais de 30% da produção, seguido por países europeus (10% da produção). O Brasil, que já foi o maior produtor e exportador de borracha natural no mundo, em 2012 produziu cerca de 1,51% (172 mil toneladas) da produção mundial, contudo para suprir o consumo interno de 343 mil toneladas necessitou importar cerca de 100% da sua produção neste ano (IRSG, 2015). Em 2014, no Brasil, a área plantada com seringueira alcançou 229,059 hectares, sendo os estados de São Paulo, Mato Grosso, Bahia, Minas Gerais e Espírito Santo, responsáveis pelas maiores áreas de cultivo (IBÁ, 2014).

A produtividade da seringueira é influenciada diretamente pelos fatores genéticos, ecológicos e fisiológicos. Além disso, a presença do patógeno *Microcyclus ulei* (P. Henn.) v. Arx., fungo responsável pelo mal-das-folhas, tem sido o principal agente limitante da expansão da heveicultura nas regiões aptas ao cultivo da espécie (GASPAROTTO; PEREIRA, 2012).

Os programas de melhoramento genético com seringueira têm estudado as respostas ecofisiológicas dos diferentes clones em diversas condições edafoclimáticas, para testar o potencial produtivo e a capacidade de tolerância às doenças dos clones. Um dos clones de seringueira mais plantados no Brasil é o FX 3864, um clone secundário desenvolvido pela Companhia Ford, resultado do cruzamento entre os clones primários PB 86 x FB 38. Este material genético se destaca pela sua resistência ao mal-das-folhas no Sul da Bahia e tem sido cultivado em larga escala no Planalto do Estado de São Paulo e no Norte do Espírito Santo (IAC, 2015).

Os dados reunidos do *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC, 2014), confirmam alterações climáticas significativas no mundo para os próximos 20 anos. Essas modificações estarão relacionadas à distribuição irregular de chuvas e variações extremas na temperatura (ondas de calor ou frio), resultantes do aumento da concentração dos gases do efeito estufa na atmosfera. Assim, as previsões indicam que estas modificações ambientais influenciarão a produção agrícola e florestal, bem como as práticas culturais aplicadas às culturas em diferentes partes do mundo, gerando perdas à economia (ROOS et al., 2011; CHAKRABORTY et al., 2008).

Nesse contexto o desempenho das plantas quanto ao crescimento, desenvolvimento e produção é resultado da capacidade de aclimação das mesmas às tensões sujeitas pelas modificações ambientais que estarão submetidas, promovendo o desenvolvimento mecanismos de resistência específicos que envolvem respostas fisiológicas, bioquímicas e moleculares (WANG; VINOGRAD; ALTMAN, 2003).

No entanto, a disponibilidade hídrica é o maior limitante à sustentabilidade dos sistemas agriculturáveis (PAIVA et al., 2005; PIMENTEL, 2004), bem como causa perdas na produtividade dos sistemas florestais (SOUZA et al., 2006; FLEXAS et al., 2002), por afetar as funções vitais do metabolismo da planta, gerenciadas pela água (TAIZ; ZEIGER, 2013). Assim, a capacidade de aclimação à baixa disponibilidade hídrica, bem como a capacidade de recuperação após períodos de desidratação, é fundamental para o crescimento e a produtividade das culturas (GALLÉ; FELLER, 2007).

Alguns estudos tem mostrado que plantas expostas a sucessivos estresses bióticos ou abióticos são capazes de se aclimatar e expressar respostas rápidas aos danos causados ao longo do período de estresse, ou seja, sugerem que, possivelmente, as plantas desenvolvem um tipo de capacidade de “memória” do estresse, conhecida na literatura como “*stress imprint*” ou aclimação diferencial, o que promoveria uma rápida e eficiente resposta de defesa das plantas submetidas novamente ao mesmo agente causador do estresse (IWASAKI; PASZKOWSKI, 2014; BRUCE et al., 2007; GOH et al., 2003). Uma possível explicação de como o metabolismo das plantas se altera por exposição a várias tensões de estresse são as flutuações nos níveis de metabólitos de sinalização e ou os fatores de transcrição (BRUCE et al., 2007).

Portanto, o processo de aclimação diferencial em plantas submetidas a sucessivos episódios de estresse, ainda é recente e aborda principalmente estudos específicos da expressão de genes, com limitações para respostas fisiológicas e ou morfológicas. Assim, o presente estudo se propõe a responder a seguinte pergunta: As mudas clonais de seringueira FX 3864 se aclimatam a três ciclos de deficiência hídrica e conseguem potencializar a eficiência do uso da água sem causar danos irreversíveis ao seu desenvolvimento?

Com base neste problema de pesquisa e pelo monitoramento de variáveis ecofisiológicas, foi testada a hipótese de que plantas submetidas a três ciclos de deficiência hídrica são capazes de apresentar respostas de aclimação fisiológica bem mais evidentes do que plantas que foram submetidas a apenas um ciclo, visto que, é característico das espécies vegetais desenvolverem mecanismos para resistir às condições adversas do meio, e também por ser uma espécie nativa do Brasil com relevante capacidade de aclimação. Portanto, o objetivo do estudo foi mostrar a aclimação da maquinaria fotossintética do clone de seringueira FX 3864 submetido a três ciclos de deficiência hídrica.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 ESPÉCIE ESTUDADA

A seringueira, *Hevea brasiliensis* Muell.-Arg., é uma árvore perene com polinização cruzada, eudicotiledônia e monóica, pertence à família *Euphorbiaceae* (FENG et al., 2009). Espécie nativa da América do Sul e cultivada no mundo, principalmente no Sudeste da Ásia (VENKATACHALAM et al., 2009), ocorre naturalmente desde a bacia Amazônica, estendendo-se ao sul em direção ao Mato Grosso, e ao norte em direção à parte alta da bacia do Orinoco e parte das Guianas, somando extensa superfície que cobre áreas do Brasil, Bolívia, Peru, Colômbia, Equador, Venezuela, Guiana Francesa, Suriname e Guiana (GONÇALVES; ORTOLANI; CARDOSO, 1997).

Entre as 11 espécies conhecidas que compreendem o gênero *Hevea*, a seringueira se destaca por ser a única plantada e explorada comercialmente, por apresentar maior capacidade produtiva e qualidade (física e química) do látex, caracterizado como principal fonte de borracha natural produzida no mundo, e pela variabilidade genética quanto os caracteres de tolerância ao cancro-do-tronco, ao oídio, à antracnose e ao mal-das-folhas (GUZZO et al., 2014; GONÇALVES; CARDOSO; ORTOLANI, 1990; GONÇALVES et al., 1989).

A borracha natural é utilizada principalmente na fabricação de pneumáticos para a indústria automobilística (75% da produção mundial), materiais cirúrgicos, bélicos, entre outros (IAC, 2015; MARTINS et al., 2000).

Estudos também demonstram o potencial madeireiro de clones de *H. brasiliensis* desde a década de 80, chamados de LCT (*Latex Timber Clones*) pelo *Rubber Research Institute of Malaysia*. São clones produtivos tanto para látex como para madeira, sendo usado na construção civil, indústria moveleira, fabricação de celulose, painéis, componentes estruturais e brinquedos, principalmente nos países asiáticos como Tailândia, Sri Lanka, Índia e Malásia (IRSG, 2007; ALLWI, 2006; KADIR, 1998; MALIK; CHOON, 1998; YAHAYA, 1998). No Brasil, também existem os clones LCT mesmo que em menor escala, mas também aptos à produção de madeira pelas características de fuste e incremento médio anual (IMA), desenvolvidos e

recomendados pelo Instituto Agrônomo de Campinas (IAC). São eles: RRIM 600; FX 2261; FX 985; FX 3864; FX 3844; FX 4163; IAN 8773; IAN 617; e FX 25, para cultivo nos estados de São Paulo, Bahia e Mato Grosso (GONÇALVES; CARDOSO; BORTOLETTO, 1998).

Em média, o Brasil produziu em 2012 172 mil toneladas de borracha natural, e o estado de São Paulo representa 54% da produção do país, considerado, o principal produtor de borracha natural no país, seguidos dos estados do Mato Grosso, Bahia e Espírito Santo (IAC, 2015).

A produtividade da seringueira é influenciada diretamente pelos fatores genéticos, ecológicos e fisiológicos (GASPAROTTO; PEREIRA, 2012). Com isso, conhecimentos sobre o comportamento das plantas nas diferentes condições climáticas de plantio da cultura são importantes para o desenvolvimento de cultivares adaptada a diferentes regiões ecológicas, de modo a evitar perdas na produção do seringal e gerar maior retorno econômico ao produtor, bem como garantir o sucesso da heveicultura nas diversas regiões do país (GONÇALVES; CARDOSO; BORTOLETTO, 1998).

Em geral, a seringueira se desenvolve em temperaturas médias anuais superiores ou iguais a 20°C contudo, para se obter maior fluxo de látex a variação de temperatura entre 18 e 28°C é considerada ótima (IAC, 2015). A suscetibilidade da seringueira ao mal-das-folhas, principal doença limitante à sua produção, ocorre principalmente na fase juvenil (e ou reenfolhamento) em condições de baixas temperaturas, o plantio da espécie em regiões que a temperatura não ultrapassa os 16°C é inviável (IAC, 2015). As condições edáficas para produção da seringueira exigem solos profundos de baixa densidade e bem drenados, que possibilitam o maior desenvolvimento das raízes, suprimento de água, nutrição mineral e sustentação das mesmas (CUNHA, et al., 2000).

Em consequência da exigência climática da seringueira e sua susceptibilidade para doenças incidentes em regiões com umidade acima de 60% no período de reenfolhamento anual da seringueira (GASPAROTTO; PEREIRA, 2012), estudos de zoneamento agroclimático para heveicultura no Brasil foram executados como base para o conhecimento da aptidão da espécie às mais diversas regiões, com destaque para os estados de São Paulo (GONÇALVES; AGUIAR; GOUVÊA, 2006; GONÇALVES et al., 1993), Rio de Janeiro (CARMO et al., 2003), Bahia (CECÍLIO et al., 2006) e o Espírito Santo (SILVA et al., 2013).

2.1.1 Clones de seringueira

Os programas de melhoramento genético no Brasil com mudas clonais de seringueira se iniciaram em 1937, após surtos do fungo *Microcyclus ulei* nos plantios da Ford no Estado do Pará. Contudo, no Instituto Agrônomo (IAC) o programa de melhoramento genético da seringueira teve início em 1960, com destaque para a produção de látex, crescimento e vigor dos clones, crescimento do caule no período da “sangria”, espessura e regeneração de casca, tolerância ao vento e à seca do painel e resistência à principal doença, o mal-das-folhas. Ainda assim, uma das principais limitações na recomendação de clones é período de testes de campo ser longo (GONÇALVES et al., 2001).

Assim, os clones gerados dentro dos programas de melhoramento genético ou em outras instituições são testados em diversas condições edafoclimáticas das zonas de produção da borracha natural no Brasil, para confirmar o seu potencial produtivo e capacidade de resistência às doenças. Para minimizar a limitação de tempo para os testes de campo com os clones, os institutos de pesquisa testam clones elites originados de outras regiões do mundo, em solos e clima de áreas onde a heveicultura prevalece (TERRA, 2012).

Os clones de seringueira são classificados em primários, secundários e terciários, em que: clones procedentes de parentais desconhecidos são os primários; os clones secundários são obtidos a partir de árvores matrizes provenientes de cruzamentos controlados entre dois clones primários; e os clones terciários são obtidos de cruzamentos em que pelo menos um parental é secundário (IAC, 2015).

O clone utilizado para o presente estudo será o FX 3864, clone secundário desenvolvido pela Companhia Ford, resultado do cruzamento dos clones primários PB 86 x FB 38. É um clone caracterizado pela sua tolerância ao mal-das-folhas no Sul da Bahia e tem sido cultivado em larga escala no Planalto do Estado de São Paulo e no Norte do Espírito Santo (IAC, 2015).

2.2 MUDANÇAS CLIMÁTICAS: AMBIENTE E PLANTA

As discussões sobre as mudanças climáticas no planeta Terra foram o tema de maior debate no século XX, entretanto, a problemática gerou movimentação já em 1988 para que a Organização Meteorológica Mundial (OMM) e a UNEP (*United Nations Environment Programme*) desenvolvessem o primeiro IPCC (*Intergovernmental Panel on Climate Change*), publicado em 1990 (ASSAD et al., 2004). Um documento que prevê alterações de risco dos fatores climáticos no mundo, como distribuição irregular de chuvas e variações drásticas nas temperaturas (ondas de calor ou frio). Estas mudanças no clima têm sido como principal agente intensificador, ao longo do último século, o aumento da emissão dos gases do efeito estufa na atmosfera, em função da queima de combustíveis fósseis, a intensificação das atividades agrícolas e o desmatamento (IPCC, 2014; SMITH, 2011; ROYER et al., 2011).

O aumento considerável nos últimos anos na concentração dos gases responsáveis pelo efeito estufa na atmosfera tem sido observado (CANADELL et al., 2007; SPAHNI et al., 2005; SIEGENTHALER et al., 2005), sendo mais significativo nos continentes em relação aos oceanos (HANSEN et al., 2006), o que sugere que a atividade humana (industrial) é um fator determinante no aquecimento global (PACHAURI; REISINGER, 2007; MARENGO; SOARES, 2003). Assim, estima-se que estas variações no clima influenciaram a produção agrícola e florestal, bem como as práticas culturais aplicadas às culturas, em diferentes partes do mundo (ROOS et al., 2011; CHAKRABORTY et al., 2008).

Segundo dados do IPCC (2014), a temperatura na superfície terrestre para o período dos anos de 2016 a 2035 pode variar de 0,3 a 0,7°C, já para o período de 2081 a 2100 pode variar de 0,3°C, no cenário otimista, a 4,8°C no cenário pessimista, em decorrência do aumento da concentração dos gases estufas. Na maior parte das regiões do mundo, as temperaturas extremas no verão com acréscimo de ondas de calor foram mais frequentes e por um período de maior duração, bem como a ocorrência de invernos rigorosos.

O aumento da temperatura eleva a capacidade do ar em reter vapor d'água aumentando a demanda evaporativa, causando limitação hídrica nos ambientes. Portanto, as alterações no ciclo hidrológico referentes a diminuição de chuvas e

aumento na temperatura, causadas pelas mudanças climáticas, podem aumentar significativamente a duração e severidade do déficit hídrico anual nas regiões e provocar variações na produtividade das culturas no Brasil, provocando perdas à economia (CERRI et al., 2007; ASSAD et al., 2004).

O comportamento das plantas quanto ao crescimento, desenvolvimento, acúmulo de massa e produção é resultado da capacidade de aclimação das mesmas às modificações ambientais e tensões em que estarão sujeitas durante este período de adaptação, exercendo mecanismos de tolerância específicos que envolvem uma complexa cadeia de processos fisiológicos, bioquímicos e moleculares (GONÇALVES; SILVA; GUIMARÃES, 2009; WANG; VINO CUR; ALTMAN, 2003). Estresses abióticos, como temperaturas extremas, seca, salinidade ou toxicidade química representam sérias limitações para o estabelecimento de culturas agrícolas e florestais, causando redução significativa na produção média das principais espécies vegetais cultivadas (LIBERATO et al., 2006; SANTOS JUNIOR; GONÇALVES; FELDPAUSCH, 2006; VINO CUR; ALTMAN, 2005).

Contudo, as mudanças climáticas globais podem ser consideradas a principal ameaça ao funcionamento dos ecossistemas vegetais, com possíveis respostas negativas sobre os outros componentes da biosfera e de todo o sistema Terra (BERRY; BEERLING; FRANKS, 2010; COATES; MOODY; SAIDI, 2011).

2.3 ÁGUA NA PLANTA: DEFICIÊNCIA HÍDRICA E O METABOLISMO

O principal constituinte dos vegetais é a água, representa 50% da produção de massa fresca nas plantas lenhosas e, aproximadamente, 80 a 95% nas plantas herbáceas, portanto desempenha papel fundamental na vida da planta e é indispensável para o funcionamento dos processos fisiológicos como transporte de solutos e gases, expansão celular e regente para atividades metabólicas (TAIZ; ZEIGER, 2013; LARCHER, 2000).

Quando a taxa de transpiração da planta é superior à taxa de absorção de água pelas raízes ocorre deficiência hídrica, que pode ser consequência da baixa

disponibilidade de água no solo, presença de sais em excesso e variação de temperaturas (BRAY, 1997).

Entre os fatores ambientais que podem causar estresse à planta, a disponibilidade hídrica é o maior limitante à sustentabilidade dos sistemas agrícolas (PAIVA et al., 2005; PIMENTEL, 2004), da mesma maneira que causa perdas na produtividade dos sistemas florestais (SOUZA et al., 2006; FLEXAS et al., 2002), por afetar diretamente as funções do metabolismo da planta, uma vez que a água é responsável por todo o funcionamento fisiológico para produção de massa (TAIZ; ZEIGER, 2013).

A deficiência hídrica causa alterações fisiológicas, bioquímicas e moleculares em plantas, que variam de acordo com a taxa e a intensidade do estresse (CORREIA et al., 2014). Inicialmente, quando submetida ao estresse hídrico, a planta direciona seu metabolismo para um estado de aclimação, em seguida, quando o estresse é intensificado, ocasiona dano funcional e perda de partes da planta (CHAVES, MAROCO; PEREIRA, 2003). Durante a aclimação, pode ocorrer regulação osmótica e aumento da elasticidade da parede celular, o que garante a planta manter a turgescência celular, que é perdida como resultado da escassez de água (TAIZ; ZEIGER, 2013; COOPMAN et al. 2008). A inibição do crescimento foliar e o fechamento estomático resultam em limitação direta das trocas gasosas, reduzindo as taxas de transpiração e fotossíntese (TAIZ; ZEIGER, 2013; BEDON et al. 2011; CONFORTO, 2007), com a redução da assimilação de carbono pela planta a produtividade decresce (COSTA e SILVA et al., 2004).

A capacidade de retomada da planta após deficiência hídrica é uma característica relacionada com a recuperação do potencial hídrico, abertura estomática, condutividade hidráulica das raízes e da ativação dos processos bioquímicos e fotoquímicos (TAIZ; ZEIGER, 2013). Algumas plantas desenvolveram mecanismos para lidar com o estresse hídrico, seja evitar a seca ou tolerar a desidratação, tais mecanismos são resultados de número significativo de alterações moleculares, bioquímicas, fisiológicas, morfológicas e anatômicas (ASHRAF et al., 2011).

As estratégias das plantas para superar o estresse hídrico envolvem um conjunto de ações relacionadas à sensibilidade e à tolerância a outros estresses abióticos, que varia entre os genótipos vegetais. Assim, a capacidade de aclimação à baixa disponibilidade hídrica, bem como a capacidade de recuperação após

períodos de desidratação, é fundamental para o crescimento e a produtividade das culturas (GALLÉ; FELLER, 2007).

Estudos têm mostrado que plantas expostas a sucessivos estresses bióticos ou abióticos são capazes de se aclimatar e expressar respostas rápidas e intensas aos danos causados ao longo do período de estresse, ou seja, sugerem que, possivelmente, as plantas desenvolvem um tipo de capacidade de “memória” do estresse conhecida na literatura como “*stress imprint*”, o que promoveria uma rápida e eficiente resposta de defesa das plantas submetidas novamente ao mesmo agente causador do estresse (IWASAKI; PASZKOWSKI, 2014; BRUCE et al., 2007; GOH et al., 2003). Uma possível explicação de como o metabolismo das plantas se altera por exposição a várias tensões são as flutuações nos níveis de metabólitos de sinalização e ou os fatores de transcrição, os genes (BRUCE et al., 2007).

Estudos futuros ainda são necessárias para estabelecer o mecanismo molecular pelo qual as plantas armazenam informações sobre a exposição ao estresse causado por variáveis bióticas e abióticas. Contudo, algumas evidências sobre essa teoria são observadas em estudos com gramíneas, em que as plantas apresentaram respostas de defesa mais eficientes quando submetidas a sucessivos ciclos de deficiência hídrica (WALTERA et al., 2011). E em plantas de *Arabidopsis thaliana* foi observado que a cada ciclo de deficiência hídrica houve uma maior expressão dos genes que atribuem a capacidade de tolerância à seca, comparadas com as plantas não estressadas, respostas que possibilitaram estas plantas intensificar sua defesa e recuperação diante do fator estressante (DING et al., 2012).

Respostas de aclimação das plantas lenhosas ao estresse hídrico e reidratação foram observadas nos estudos de Silva (2014) que em clones de *Coffea canephora* submetidos a um e três ciclos de deficiência hídrica (DH), concluiu que as plantas submetidas a três ciclos de DH acumularam um maior número de respostas diferenciais de aclimação fisiológica, bioquímica e metabólica em comparação com as plantas que sofreram um ciclo de DH; Correia et al. (2014) e utilizando dois clones de *E. globulus* submetidos a uma fase de seca e a reidratação observaram que um dos clones obteve respostas mais rápida e dinâmica da aclimação fisiológica na utilização da água para o crescimento; Albuquerque et al. (2013) observaram que o status hídrico e as trocas gasosas de mudas de mogno-africano se estabeleceram rapidamente após a reidratação, depois de um período de deficiência hídrica; Gallé et al (2011) submeteram duas espécies do Mediterrâneo a três ciclos de deficiência

hídrica e observaram que ambas desenvolveram mecanismos de aclimação fisiológica após dois ciclos de DH; Gonçalves et al. (2009) observaram em mudas de andiroba submetidas a deficiência hídrica e reidratação que após o restabelecimento da água no substrato, as plantas recuperaram as características fotossintéticas e o potencial hídrico foliar; Flexas et al (2009) e Pou et al. (2008) utilizando uma espécie de videira híbrida adaptada à seca, submetida a estresse hídrico e depois reidratação, constataram que a regulação estomática dessa espécie promove uma eficiente manutenção do status hídrico da planta, mantendo o CRA elevado mesmo em condições de déficit hídrico; Lechner et al. (2008); Gallé; Feller (2007); Costa e Silva et al (2004).

2.3.1 Transpiração e Déficit de Pressão de Vapor (DPV)

A transpiração é influenciada pelas condições ambientais, principalmente pela temperatura, DPV e radiação solar (TAIZ; ZEIGER, 2013; INOUE; RIBEIRO, 1988), e ocorre pela diferença na concentração de vapor entre o ar e o interior da folha, o movimento estomático regula a perda de água pelas folhas, portanto ajusta a transpiração de acordo com o suprimento de água da planta (FRANCO; LÜTTGE, 2002), e conseqüentemente evita estresse hídrico em condições de deficiência no solo ou ar (CUNNINGHAM, 2004).

Quanto maior o DPV, maior a capacidade de a planta perder água. Com a umidade relativa (%UR) do ar alta, o gradiente de difusão que impulsiona a perda de água é, aproximadamente, 50 vezes maior que o gradiente que move a absorção de CO₂ (TAIZ; ZEIGER, 2013) com isso, o controle estomático evita elevadas taxas de transpiração. Portanto, o DPV intensifica a transpiração, e valores elevados ao longo do dia podem causar fechamento dos estômatos e reduzir o crescimento, uma vez que a fotossíntese é limitada (TAIZ; ZEIGER, 2013; LARCHER, 2000).

3 METODOLOGIA

O experimento consistiu da avaliação da capacidade de aclimação da maquinaria fotossintética do clone de seringueira FX 3864 submetidos a ciclos de deficiência hídrica, instalado em delineamento inteiramente casualizado. Os tratamentos consistiram de ciclos de deficiência hídrica (controle, 1C, 2C e 3C), com 4 unidades amostrais por tratamento, cada unidade é composta de uma planta por vaso. Os ciclos de deficiência hídrica foram caracterizados por duas fases: a inicial, com a desidratação das plantas pela suspensão da irrigação até a taxa de assimilação líquida (A) das plantas atingisse valores menores ou igual a zero ($A \leq 0$); e a final, com a reidratação das plantas repondo a água disponível (AD) do substrato para próximo da capacidade de campo (CC).

3.1 LOCAL DO ESTUDO E INSTALAÇÃO DO EXPERIMENTO

O estudo foi conduzido em casa de vegetação do Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal da Universidade Federal do Espírito Santo, localizado no município de Jerônimo Monteiro – ES (latitude 20°47'25" S, longitude 41°23'48" W, e altitude de 120 m). As condições de temperatura e umidade relativa do ar foram controladas, e seguiu proposta de Costa (2015) para o crescimento desta variedade clonal, no período de 30 de outubro de 2015 a 13 de abril de 2016 totalizando 167 dias de experimentação (FIGURA 1).

Figura 1 – Panorâmica da disposição das plantas para o estudo, em casa de vegetação durante o período experimental de 167 dias, no município de Jerônimo Monteiro, ES.



Fonte: o autor.

3.1.1 Caracterização microclimática

Os dados microclimáticos foram obtidos por estação meteorológica automática instalada na casa de vegetação. Foram instalados sensores de temperatura e umidade relativa do ar (Marca Vaisala, modelo CS500) e radiômetros quânticos lineares da marca Apogee (SQ-311) em um *datalogger* (Campbell Scientific Inc, CR-10X), programado para coletar dados de leituras pontuais a cada 10 segundos e armazenamento contínuo a cada 5 minutos (FIGURA 2A, 2B e 2C). As médias horárias ao longo do dia de DPV (Déficit de Pressão de Vapor do Ar) foram obtidas a partir da temperatura (T), para o cálculo da pressão de saturação do vapor de água ($e_s = 0,6108 \cdot 10^{[(7,5 \cdot T)/(237,3 + T)]}$) e da umidade relativa do ar (%UR), utilizada para o cálculo da pressão parcial de vapor ($e_a = [(\%UR \cdot e_s)/100]$), e, sendo o DPV a diferença entre as pressões de “ e_s ” e “ e_a ” (PEREIRA; ANGELOCCI; SENTELHAS, 2002).

Com os radiômetros quânticos foi medido a radiação fotossinteticamente ativa – PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) – diariamente, durante todo o experimento. Os dados foram

coletados em *datalogger* (Campbell Scientific Inc, CR-10X), de leituras pontuais integralizadas e com armazenamento contínuo a cada 5 minutos. Com os dados foi feita uma caracterização diária da incidência de radiação *PAR* durante o período experimental.

Figura 2 – Sensores SQ-311 radiômetro *PAR* quântico com 10 sensores da marca Apogee (A), CS500 de temperatura e umidade da marca Vaisala (B) e *datalogger* Campbell Scientific CR-10X (C e D), utilizados para controle do microclima estabelecido em casa de vegetação, durante o período experimental de 167 dias, no município de Jerônimo Monteiro, ES.



Fonte: o autor.

Para caracterizar o microclima ao longo dos ciclos de DH foi utilizado os dados diários coletados da estação automática de temperatura do ar máxima e mínima, e a temperatura de base de 16°C (PEZZOPANE; PEDRO JR.; ORTOLANI, 1995 proposto

por LEMOS FILHO, 1991) para determinar o total de graus-dia acumulado, de acordo com Melo; Tenente; Oliveira (2006) durante o período de aplicação de cada tratamento. Foi calculada também a temperatura média diária, o DPV médio e a radiação PAR acumulada ao longo dos ciclos de DH.

3.2 MATERIAL VEGETAL

Foram utilizadas mudas clonais de seringueira da variedade FX 3864, com 30 dias de enxertia do tipo borbulhia em placa com janela aberta, que consiste na sobreposição de pequena porção de casca com gema em uma abertura no hipobíoto (porta-enxerto) da variedade clonal IAN 893. As mudas foram produzidas em tubetes de 980 cm³ com substrato comercial composto por casca de pinus bioestabilizada, vermiculita e outros compostos. Este método de propagação vegetativa é amplamente utilizado para produção de clones de seringueira por garantir plantas homogêneas e produtivas (CONFORTO, 2007).

As mudas foram transplantadas para vasos de 21 litros, contendo aproximadamente 17 Kg de substrato e permaneceram crescendo durante 17 dias em casa de vegetação com condição de umidade do substrato próxima da capacidade de campo (CC). Após este período de estabelecimento das mudas, se iniciou a aplicação dos tratamentos.

O substrato utilizado nos vasos foi constituído por solo extraído da profundidade de aproximadamente, 40 a 80 cm, caracterizado como Latossolo Vermelho – Amarelo (47%), areia lavada (13%), esterco bovino (7%) e substrato comercial composto por casca de pinus bioestabilizada, vermiculita, moinha de carvão vegetal, espuma fenólica e alguns aditivos (33%).

A análise química do substrato foi realizada segundo o método da Embrapa (1997), e conforme a necessidade os tratamentos culturais foram realizados como recomendado para a cultura (PEREIRA et al., 2000).

3.3 LÂMINA DE IRRIGAÇÃO E ÁGUA DISPONÍVEL NO SUBSTRATO

A determinação da lâmina de água no substrato foi realizada conforme metodologia da Embrapa (1997), obtendo-se a umidade gravimétrica (U) dos pontos correspondentes às tensões: 0, 010 MPa, com 21,6% para capacidade de campo (CC); e 1,5 MPa, com 13,5% para o ponto de murcha permanente (PMP). A densidade do substrato (Ds) foi de 1,13 g cm⁻³, obtida pelo método da proveta (EMBRAPA, 1997).

A lâmina de irrigação (L) para os vasos na CC, foi calculada pela equação proposta por Sousa et al., (2003): $L = [(CC - U_a) / 10] * D_s * Z$; em que U_a corresponde à umidade atual do substrato (% de peso); D_s a densidade do substrato; e Z a profundidade do sistema radicular (20 cm). Em seguida, para transformar a lâmina de irrigação em volume (L/vaso), foi multiplicada pela área do vaso.

A água disponível (AD) presente no substrato por vaso foi de 8,1%, calculada com os valores da umidade volumétrica na curva de retenção do substrato, pela equação: $AD = CC - PMP$ (CENTURION; ANDREOLI, 2000).

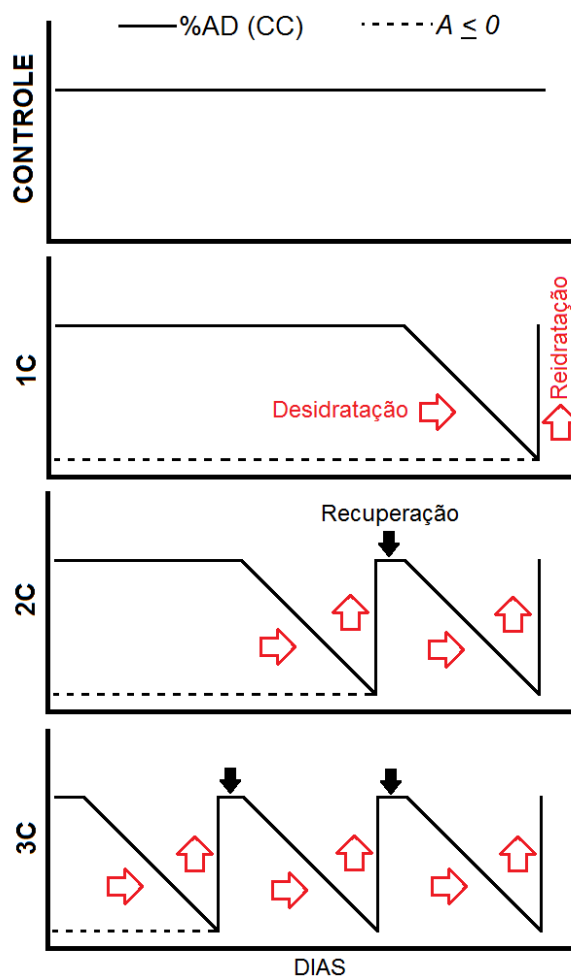
Após o período de estabelecimento das mudas, os vasos foram irrigados até saturação hídrica, e ficaram sem irrigação até a drenagem completa da água gravitacional, em seguida pesados para determinação do peso na CC de cada vaso. A manutenção para reposição da água disponível (AD) no substrato foi feita por pesagens a cada dois dias, e pela diferença do peso anterior se obteve o consumo de água transpirada, com o consumo e o valor da porcentagem de AD por vaso foi calculado pelo método de regra de três simples, e acompanhado a evolução da perda de umidade volumétrica no substrato durante os ciclos de DH.

3.4 TRATAMENTOS E ANÁLISES A SEREM SUBMETIDAS

As mudas do clone de seringueira foram submetidas à ciclos de deficiência hídrica diferenciados. Um grupo de plantas permaneceu sempre irrigado, com a umidade do solo próxima à CC, caracterizadas como “plantas-controle”. Outro grupo foi submetido a um ciclo de deficiência hídrica (1C), enquanto que outros dois grupos

submetidos à dois (2C) e a três (3C) ciclos de DH. Para evidenciar as respostas das plantas submetidas aos tratamentos, houve sincronia para aplicação dos mesmos, ou seja, quando o grupo de plantas que foi submetido a três ciclos de deficiência hídrica recebeu o terceiro ciclo, o grupo submetido à dois ciclos recebeu o segundo, e o submetido à apenas um ciclo recebeu o seu único, somente neste momento as avaliações ecofisiológicas foram realizadas a nível de comparação entre os tratamentos (FIGURA 3).

Figura 3 – Modelo esquemático dos tratamentos, os ciclos de deficiência hídrica submetidos a grupos de plantas do clone de seringueira FX 3864 ao longo de 167 dias de experimentação, em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. (Tratamentos: CONTROLE, plantas sempre irrigadas; 1C, plantas submetidas à um ciclo; 2C, plantas submetidas à dois ciclos; e 3C, plantas submetidas à três ciclos). %AD (CC) – água disponível no substrato próxima à capacidade de campo; $A \leq 0$ – assimilação líquida menor ou igual a zero, momento de reidratar as plantas.



Fonte: o autor.

3.4.1 Ciclo de deficiência hídrica, trocas gasosas e relações hídricas

A caracterização e o acompanhamento dos ciclos de deficiência hídrica foram realizados a partir da pesagem dos vasos a cada dois dias, para obtenção do consumo de água transpirada e acompanhar o decréscimo %AD presente no substrato. As medidas de trocas gasosas foram realizadas, para definir o momento de reidratar as plantas e iniciar um novo ciclo. Após a reidratação as plantas permaneceram irrigadas até o reestabelecimento de aproximadamente 90% da taxa de assimilação líquida (A) das plantas-controle, para garantir que as plantas submetidas ao ciclo de déficit hídrico estivessem recuperadas, e só então um novo ciclo foi iniciado.

Durante a aplicação dos ciclos de deficiência hídrica foi determinado a taxa de assimilação líquida (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), transpiração foliar (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), a eficiência instantânea do uso da água ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$) pela relação A/E e a eficiência intrínseca do uso da água ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$) pela relação A/g_s , com auxílio de analisador de gás por infravermelho portátil (IRGA, Li-Cor modelo LI-6400) com fonte luminosa fixa em $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e concentração de CO_2 ambiente (400 partes por milhão – ppm).

As medidas de trocas gasosas foram realizadas em duas (2) folhas totalmente expandidas do terço médio superior de cada unidade amostral presente nos tratamentos (no total de seis repetições por tratamento). Ao longo do terceiro ciclo de DH foram feitas medidas a cada três dias, sempre nos horários de 8 as 9 horas, um dia após a pesagem e irrigação das plantas-controle, e foram relacionadas com a evolução da %AD no substrato ao longo da desidratação durante o terceiro ciclo. Para caracterizar as variações diárias, também foram feitas medidas de trocas gasosas nos horários centrais de 8:30, 10:30, 12:30 e 14:30 horas ao final de cada ciclo de deficiência hídrica.

A perda de água foi quantificada apenas por transpiração (E) da planta, pois os vasos foram pintados com tinta branca e cobertos com isopor para evitar a evaporação da água diretamente do substrato. E os dados do decréscimo da água disponível (%) no substrato foi relacionado com os dados das variáveis fisiológicas A , g_s e E , obtidos ao longo do terceiro ciclo de DH.

Ao final último ciclo de deficiência hídrica para cada grupo de plantas individualmente, foi determinado o conteúdo relativo de água foliar (CRA). Foram utilizados seis (6) discos foliares com 1,46 cm de diâmetro por repetição (quatro por tratamento), e o CRA calculado por $CRA (\%) = 100 * [(MF - MS) / (MT - MS)]$ onde: MF é a massa fresca obtida por gravimétrica logo após coleta do material vegetal; MT a massa túrgida determinada após imersão dos discos em água por 24 horas; e MS massa seca após secagem em estufa a $80^{\circ}C \pm 5^{\circ}C$ (MARENCO; LOPES, 2005; DUAN et al., 2005).

3.4.2 Pigmentos fotossintéticos

A determinação dos pigmentos fotossintéticos foi realizada somente ao final do experimento, quando cada grupo de plantas finalizava seu último ciclo de deficiência hídrica, nas folhas que surgiram após o segundo ciclo de DH.

A extração dos pigmentos fotossintéticos clorofilas (*Chl*) *a*, *b*, totais e carotenóides foi realizada com uso do dimetilsulfóxido (DMSO), por conferir maior estabilidade ao extrato (RICHARDSON, DUGAN; BERLYN, 2002). O extrato foi obtido com nove discos foliares de 1,15 cm de diâmetro para cada repetição (total de quatro por tratamento), colocados em tubos de ensaio envoltos com papel alumínio e em seguida incubados com 7 mL de DMSO por $65^{\circ}C$ durante 12 horas. Quando o material vegetal apresentou coloração esbranquiçada o volume da solução foi ajustado para 10 mL com DMSO e transferida para cubetas, para seguir com as leituras da absorbância em espectrofotômetro nos comprimentos de onda de 480 nm para carotenóides totais, 665 nm *Chl_a*, e 649 nm *Chl_b* (CONFORTO et al., 2014; DAUD; CONFORTO; FERES, 2012). As concentrações dos pigmentos foram calculadas de acordo com as fórmulas propostas por Wellburn (1994):

- $Chl_a = [(12,19 * A_{665}) - (3,45 * A_{649})] * V / (1000 * M)$;
- $Chl_b = [(21,99 * A_{649}) - (5,32 * A_{665})] * V / (1000 * M)$;
- $C_{(c+x)} = \{[(1000 * A_{480}) - (2,14 * Chl_a) - (70,16 * Chl_b)] / 220\} * V / (1000 * M)$;

Em que:

A_{nm} = absorvância em seu respectivo comprimento de onda;

V = volume de DMSO em mL utilizado para a extração;

M = massa fresca foliar em g.

Os teores dos pigmentos fotossintéticos foram expressos em g mL⁻¹.

3.4.3 Estatística

O experimento foi instalado e analisado em delineamento inteiramente casualizado (DIC) com quatro tratamentos, os ciclos de deficiência hídrica e o controle e quatro (4) unidades amostrais por tratamento. Cada unidade amostral foi constituída de uma planta por vaso.

Os dados observados para as variáveis estudadas foram testados quanto a normalidade e homogeneidade, e por análise das variâncias (ANOVA) dos tratamentos pelo teste F (Fisher-Snedecor) ($*P < 0,05$ e $^{ns}P > 0,05$), e as médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste de Tukey ($*P < 0,05$ e $^{ns}P > 0,05$) para os pigmentos e as trocas gasosas e pelo teste *t* - Student ($*P < 0,05$ e $^{ns}P > 0,05$) para o CRA.

Para os dados obtidos das variações diárias fisiológicas relacionadas com o ambiente foi realizada análise estatística descritiva. E para avaliar o comportamento dos dados fisiológicos em função da AD do substrato ao longo do último ciclo de DH foi utilizado análise de regressão linear simples ($\hat{y} = a + bx$), com o ajuste de retas ao conjunto de dados. Os coeficientes das equações foram testados pelo teste *t* - Student ($*P < 0,05$ e $^{ns}P > 0,05$) para determinar a existência ou não, de relação entre as variáveis e a variação em y para uma dada variação em x.

As análises estatísticas foram realizadas por meio do *software* Assistat 7.7 (SILVA; AZEVEDO, 2002).

4 RESULTADOS

4.1 CICLOS DE DEFICIÊNCIA HÍDRICA

Durante a aplicação dos ciclos de deficiência hídrica o microclima estabelecido manteve a temperatura média e o DPV semelhantes. O acúmulo de energia para desenvolvimento das plantas ao longo dos ciclos de DH, representado pelas variáveis radiação fotossinteticamente ativa (*PAR*) acumulada e o somatório dos graus-dia (Σ GD), foram maiores para o tratamento que resistiu à deficiência hídrica por mais dias, o 3C (TABELA 1).

Tabela 1 – Caracterização do microclima estabelecido, da aplicação e duração dos ciclos de deficiência hídrica submetidos a grupos de plantas do clone de seringueira FX 3864, ao longo de 167 dias de experimentação, em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. T – Temperatura média, e DPV – Déficit de Pressão de Vapor do ar, para cada ciclo de DH. PAR – Radiação Fotossinteticamente Ativa, e Σ GD – somatório de Graus-Dia, acumulados ao longo dos ciclos de DH. (Tratamentos: 3C – submetidas a três ciclos de DH; 2C – a dois ciclos de DH; e 1C – a um ciclo de DH).

Tratamentos	Ciclo 1				
	Duração (dias)	T média (°C)	DPV (Kpa)	PAR acumulada (mol m ⁻² s ⁻¹)	Σ GD
3C	46	26,2	0,22	367,08	501,03
	Ciclo 2				
	Duração (dias)	T média (°C)	DPV (Kpa)	PAR acumulada (mol m ⁻² s ⁻¹)	Σ GD
2C	25	26,6	0,37	244,15	280,08
3C	42	26,4	0,30	370,07	453,49
	Ciclo 3				
	Duração (dias)	T média (°C)	DPV (Kpa)	PAR acumulada (mol m ⁻² s ⁻¹)	Σ GD
1C	21	27,1	0,32	180,97	244,99
2C	30	27,1	0,32	267,19	356,88
3C	36	27,0	0,34	317,35	421,62

No ciclo 1 apenas as plantas do grupo 3C estavam sob deficiência hídrica, e o mesmo teve duração de 46 dias, ou seja, ao final as plantas obtiveram taxa de assimilação líquida menor ou igual a zero ($A \leq 0$). Em seguida, os vasos foram irrigados, retornando à água disponível para próximo a capacidade de campo (CC).

Após cinco dias da reidratação as plantas atingiram em torno de 90% da A média das plantas-controle ($\sim 9,36 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), e assim, iniciou-se um novo ciclo de deficiência hídrica. No ciclo 2 estavam sob DH as plantas do grupo 2C (submetidas ao seu primeiro ciclo de DH) e 3C (em seu segundo ciclo de DH), nesse ciclo as plantas do tratamento 2C encerraram seu primeiro ciclo de DH após 25 dias, com $A \leq 0$. As plantas do tratamento 3C obtiveram a taxa de $A \leq 0$ após 42 dias de DH no segundo ciclo de DH. Observa-se, portanto, que as plantas que já haviam sido submetidas por um ciclo de DH levaram 17 dias a mais que as submetidas ao seu primeiro ciclo de DH para encerrar o ciclo, com taxa de $A \leq 0$.

Ao final do segundo ciclo de DH as plantas que sofreram o primeiro estresse (tratamento 2C) apresentaram intensa abscisão foliar, assim, o intervalo para aplicação do terceiro ciclo de DH foi mais longo (52 dias para o tratamento 2C e 35 dias para o 3C), para que o clone pudesse se recuperar totalmente e a aplicação do último ciclo pudesse ocorrer simultaneamente com todos os tratamentos. O grupo de plantas submetido ao tratamento 3C sofreu abscisão foliar mínima em relação ao 2C e, embora tenham ficado 35 dias em recuperação, após 10 dias da reidratação já apresentaram 90% da A média das plantas-controle nesse período ($\sim 5,7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Ao terceiro ciclo de DH as plantas levaram um menor período de dias para atingirem $A \leq 0$ em relação aos ciclos anteriores, contudo, nesse ciclo todos os tratamentos estavam sob DH (1C, 2C e 3C). A duração obteve padrão semelhante aos ciclos anteriores, com as plantas que ainda não haviam passado por qualquer estresse hídrico encerrando o ciclo, com a taxa de $A \leq 0$, antes das que já haviam sido submetidas a ciclos de desidratação. As plantas do tratamento 1C em seu primeiro e único ciclo de DH, finalizaram-no após 21 dias de desidratação, e sofreram intensa abscisão foliar. As plantas do tratamento 2C em seu segundo ciclo de DH, encerraram-no após 30 dias e as do tratamento 3C, em seu terceiro ciclo de DH, após 36 dias de desidratação. Durante este ciclo as plantas do grupo 3C não sofreram abscisão foliar e resistiram por maior tempo para alcançar o limite do ciclo de DH, em comparação com as plantas dos outros tratamentos (1C e 2C), comportamento também observado no segundo ciclo de DH.

4.2 TROCAS GASOSAS: CARACTERIZAÇÃO E EFEITO DOS TRATAMENTOS

Ao final do primeiro ciclo de DH foi observado que a variação diária das taxas de assimilação líquida (A), condutância estomática (g_s) e transpiração (E) das plantas 3C (em seu primeiro ciclo de DH) apresentaram valores baixos, em torno de zero, ao longo do dia. Neste primeiro ciclo, a desidratação das plantas promoveu uma falha na produção de fotoassimilados, ou seja, uma limitação na fase bioquímica da assimilação de carbono, pois com a taxa de $A \leq 0$ a concentração celular interna de CO_2 (C_i) aumentou em aproximadamente 50% (em relação as plantas-controle), e a eficiência instantânea (A/E) e intrínseca do uso da água (A/g_s) foi reduzida na mesma proporção principalmente às 12 horas (FIGURA 4), quando a temperatura do ar atinge o maior valor do dia.

No ciclo 2 estavam sob DH as plantas do tratamento 3C (no segundo ciclo de DH) e as do 2C (sob o primeiro ciclo de DH). Ao final do ciclo 2 para as plantas 2C (25 dias de DH), foi observado que quando estas chegaram ao limite estabelecido, com $A \leq 0$, as plantas 3C ainda realizavam em média 20% das taxas de A , g_s e E das plantas-controle (FIGURA 5). Quanto à concentração de C_i , foi observado comportamento de limitação bioquímica nas plantas sob deficiência hídrica semelhante ao ciclo anterior, as 12 horas, em menor intensidade nas plantas do tratamento 3C. Os dados da eficiência instantânea (A/E) e eficiência intrínseca (A/g_s) do uso da água, mostram que logo as 8 horas da manhã as plantas do tratamento 2C estavam em torno de zero, e foi aumentando ao longo do dia, quando as 14 horas se assemelhou aos demais tratamentos. Já para as plantas do tratamento 3C foi observado que a variação ao longo do dia das variáveis A/E e A/g_s foram semelhantes com as das plantas-controle (FIGURA 5). Essa leitura foi realizada ao final do ciclo 2 para as plantas do tratamento 2C, e as do tratamento 3C só encerraram o segundo ciclo de DH após 16 dias.

Após 21 dias do início do terceiro ciclo de DH, foi observado que as plantas do tratamento 2C obtiveram comportamento semelhante as do 3C no ciclo anterior, comportamento intermediário para as taxas das variáveis fisiológicas A , g_s , E , C_i , A/E e A/g_s em relação as plantas-controle. As plantas do tratamento 3C obtiveram valores semelhantes aos das plantas-controle para todas as variáveis fisiológicas e as 12 horas as taxas de A/E e A/g_s foram maiores, mantendo as relações hídricas da planta eficientemente funcionando, mesmo com a desidratação. As plantas submetidas ao

tratamento 1C foram afetadas severamente com a desidratação por limitação bioquímica na maquinaria fotossintética e perda de turgescência das células, como foi observado as 12 horas pelas taxas das variáveis C_i , A/E e A/g_s (FIGURA 6). Neste último ciclo de DH, as plantas do tratamento 2C encerraram o ciclo 9 após as plantas do tratamento 1C, e as do tratamento 3C só 15 dias após as do 2C.

Figura 4 – Variação diária da taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E), concentração interna celular de CO_2 (C_i), eficiência instantânea (A/E) e intrínseca do uso da água (A/g_s), em plantas do clone de seringueira FX 3864 ao final do primeiro ciclo de deficiência hídrica (DH) em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. (Tratamentos: controle; e 3C – submetidas a três ciclos de DH). Os valores observados são as médias \pm desvio padrão ($n = 6$).

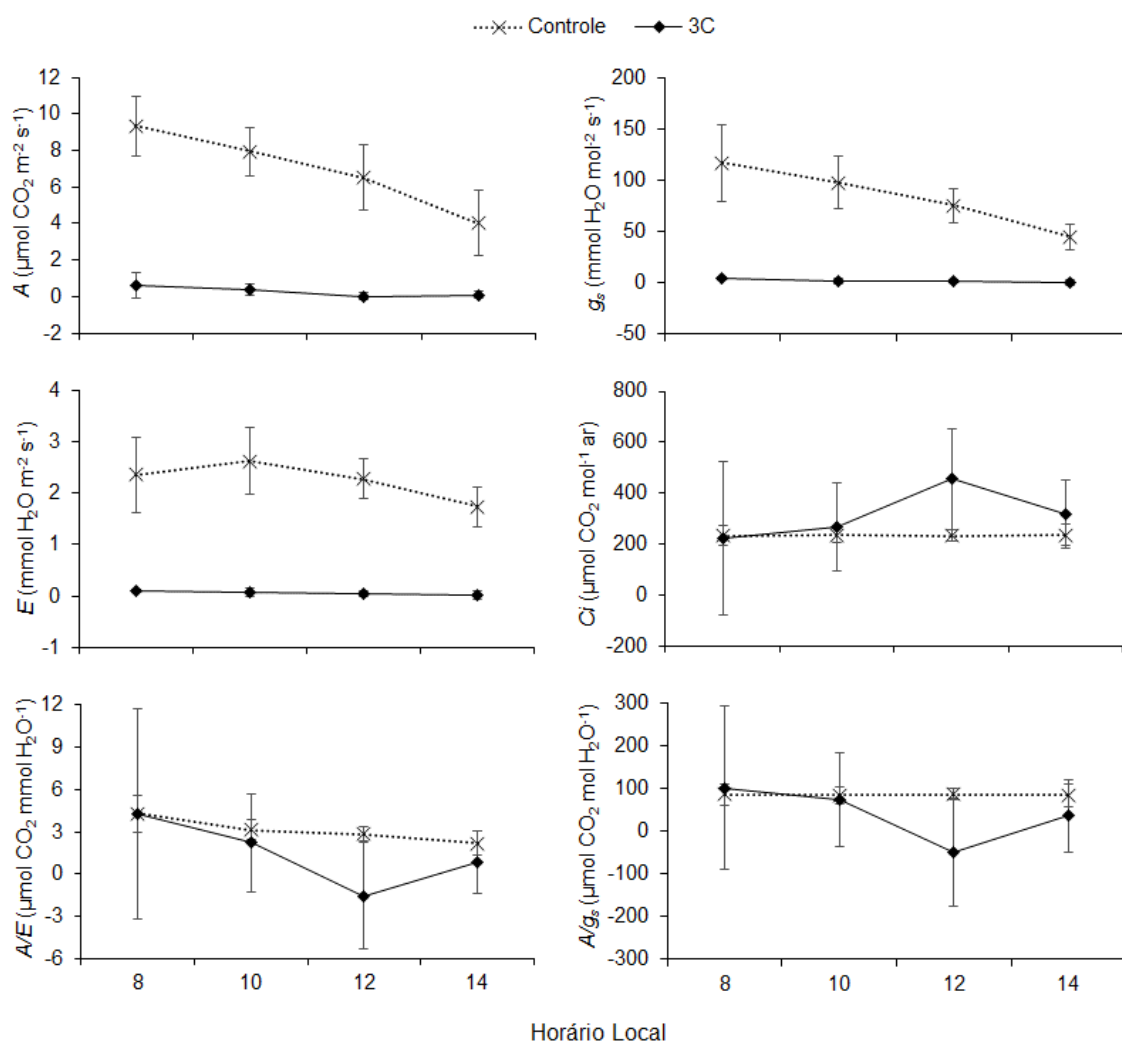


Figura 5 – Variação diária da taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E), concentração interna celular de CO_2 (C_i), eficiência instantânea (A/E) e intrínseca do uso da água (A/g_s), em plantas do clone de seringueira FX 3864 após 25 dias submetidas ao segundo ciclo de deficiência hídrica (DH) em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. (Tratamentos: controle; 3C – submetidas a três ciclos de DH; e 2C – a dois ciclos de DH). Os valores observados são as médias \pm desvio padrão ($n = 6$).

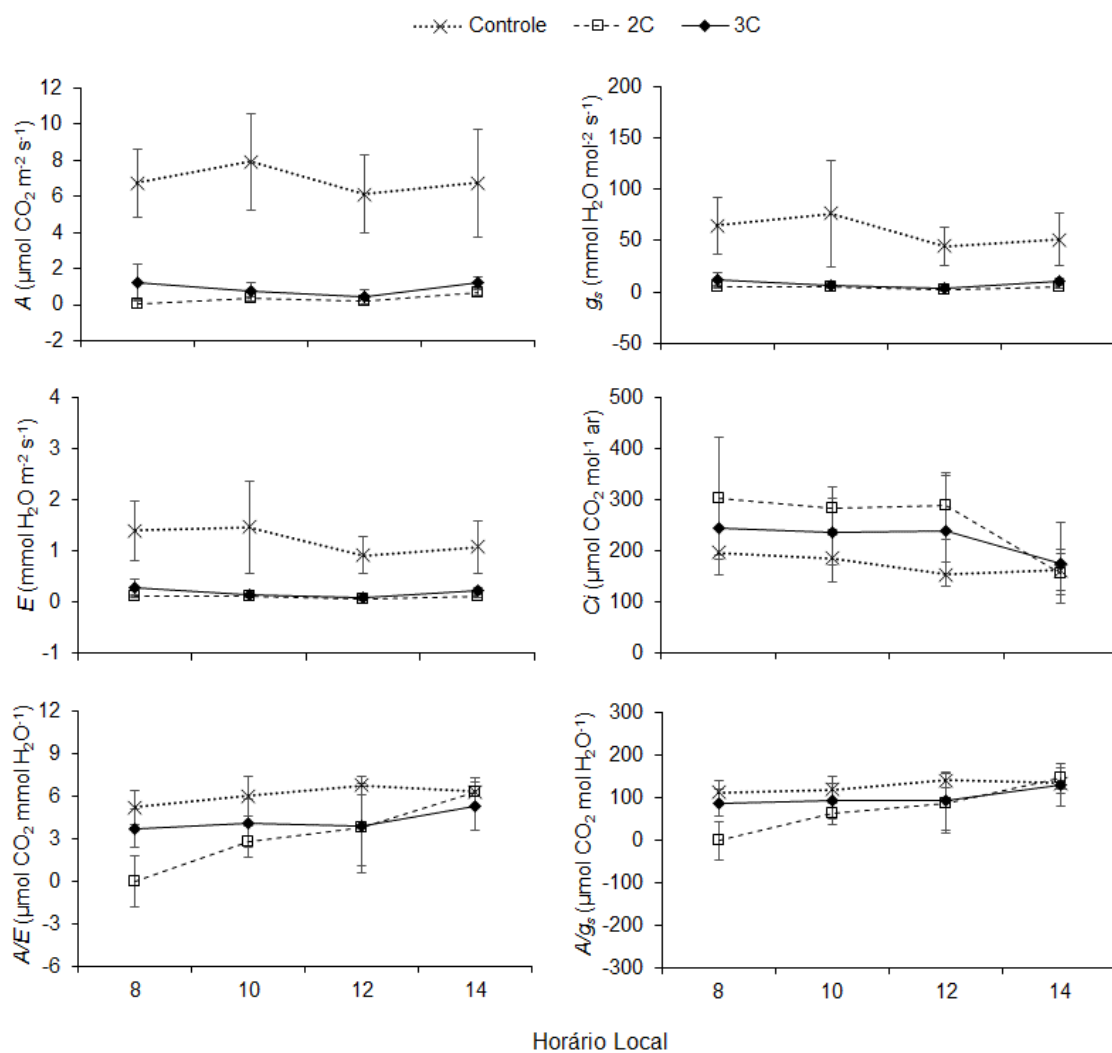
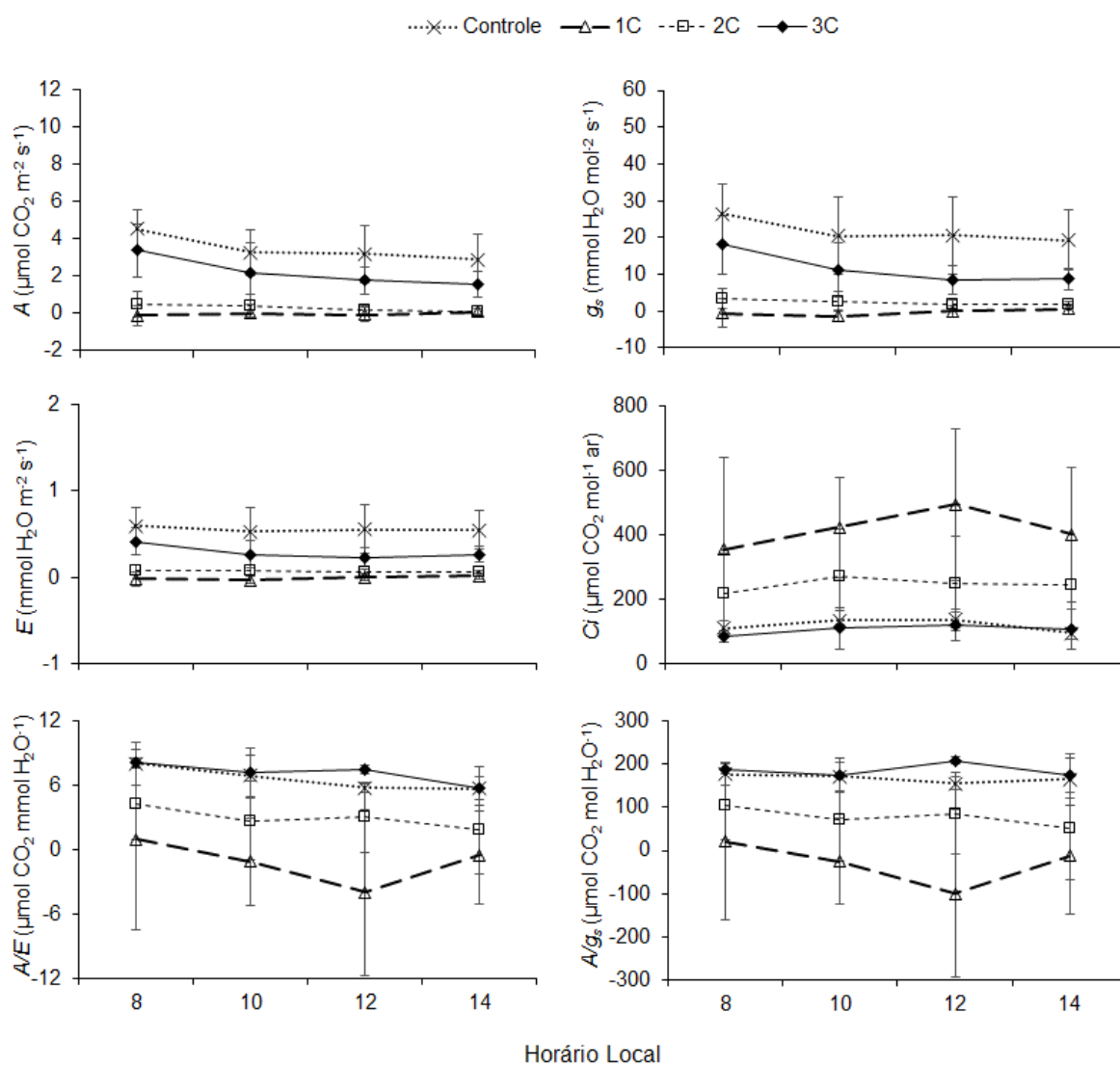
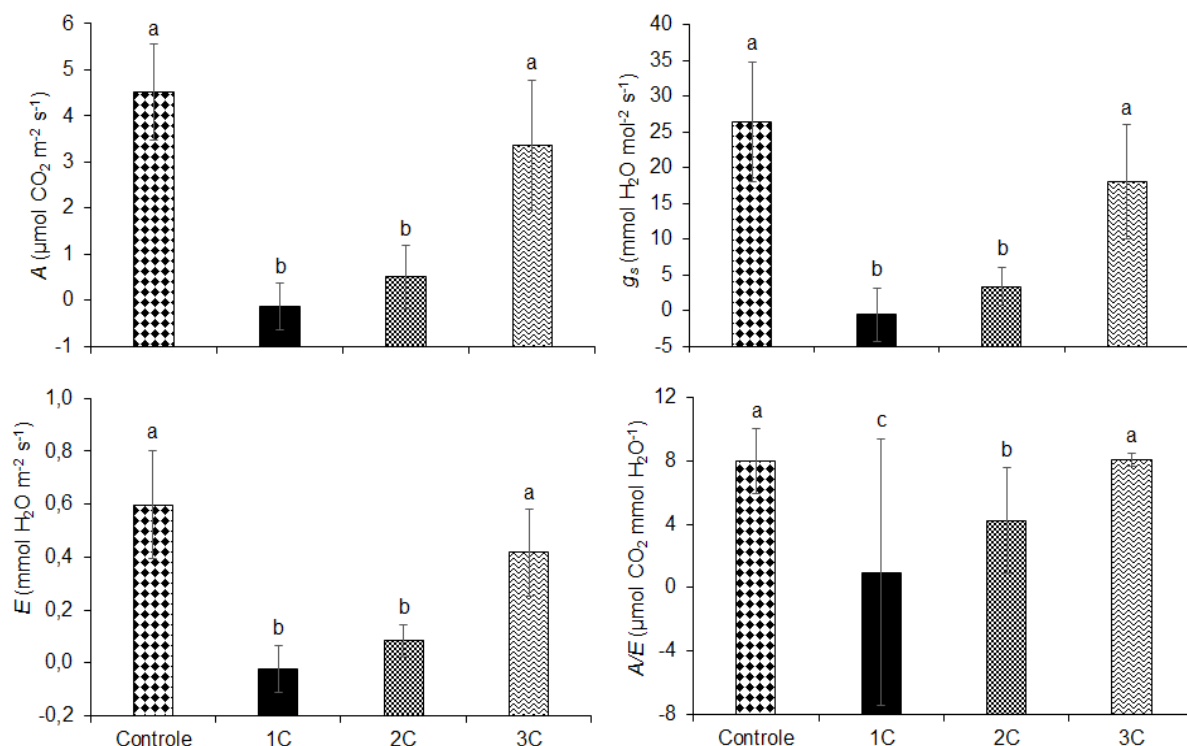


Figura 6 – Variação diária da taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E), concentração interna celular de CO_2 (C_i), eficiência instantânea (A/E) e intrínseca do uso da água (A/g_s), em plantas do clone de seringueira FX 3864 após 21 dias submetidas ao terceiro ciclo de deficiência hídrica (DH) em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. (Tratamentos: controle; 3C – submetidas a três ciclos de DH; 2C – a dois ciclos de DH; e 1C – a um ciclo de DH). Os valores observados são as médias \pm desvio padrão ($n = 6$).



De acordo com a análise de variância realizada aos 21 dias de DH durante o ciclo 3 no horário das 8 às 9 horas, foi observado que houve efeito significativo dos tratamentos de DH para as variáveis fisiológicas A , g_s , E e A/E (FIGURA 7). As plantas submetidas ao tratamento 3C obtiveram as taxas de A , g_s , E e a eficiência instantânea do uso da água (A/E) superiores aos demais (2C e 1C) e semelhantes as plantas controle. Ao longo dos ciclos de DH embora as plantas 3C tenham reduzido sua fotossíntese líquida conseguiram aproveitar o máximo de água mantendo a hidratação da maquinaria fotossintética para a produção dos fotoassimilados. Quanto as plantas do grupo 2C, observa-se que elas alcançaram valores intermediários (entre 3C e 1C) das taxas de trocas gasosas, que indicam que elas tendem a ter comportamento semelhante as plantas 3C caso fossem expostas a mais um ciclo de DH (FIGURA 7).

Figura 7 – Taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e eficiência instantânea do uso da água (A/E) em plantas do clone de seringueira FX 3864 após 21 dias submetidas ao terceiro ciclo de deficiência hídrica (DH) no horário das 8 às 9 horas, em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. (Tratamentos: controle; 3C – submetido a três ciclos de DH; 2C - dois ciclos de DH; e 1C – um ciclo de DH). Os valores observados são as médias \pm desvio padrão ($n = 6$). Letras diferentes indicam efeito significativo dos ciclos de DH para as variáveis fisiológicas (Teste F e $Tukey$, $P \leq 0,05^*$).



4.3 RELAÇÕES HÍDRICAS E FISIOLOGIA

Com o acompanhamento da quantidade de AD no substrato ao longo dos ciclos de DH, observou-se que as plantas submetidas ao tratamento 3C a partir do segundo ciclo de desidratação que foi submetida conseguiu usar o máximo de água presente no substrato para manter o metabolismo, encerrando o terceiro ciclo de DH com apenas 25% de AD no substrato. Assim como, também foi observado para as plantas do tratamento 2C que em seu segundo ciclo de DH utilizaram valor semelhante aos das plantas do 3C de AD (TABELA 2).

Tabela 2 – Porcentagem de água disponível (%AD) no substrato ao final de cada ciclo de deficiência hídrica (DH), quando a taxa de assimilação líquida atingiu valor menor ou igual a zero ($A \leq 0$), em plantas do clone de seringueira FX 3864, ao longo de 167 dias de experimentação, em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. (Tratamentos: 3C – submetidas a três ciclos de DH; 2C – a dois ciclos de DH; e 1C – a um ciclo de DH).

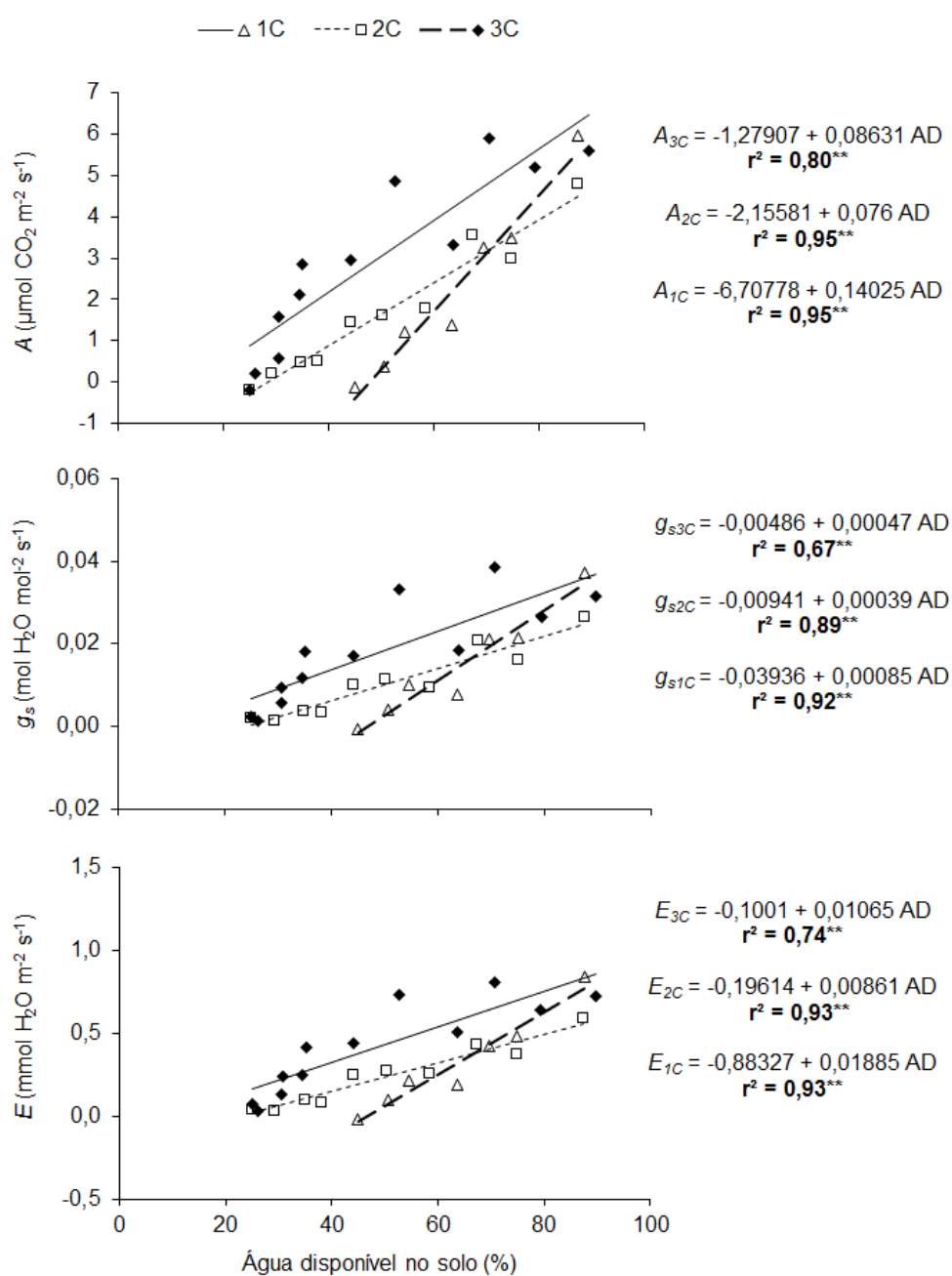
Tratamentos	%AD quando $A \leq 0$		
	Ciclo 1	Ciclo 2	Ciclo 3
1C	-	-	44,9
2C	-	84,7	24,9
3C	88,6	60	25,0

A relação entre as variáveis fisiológicas (A , g_s e E) e a água disponível (%AD) presente no substrato ao longo do terceiro ciclo de DH foi significativa entre os tratamentos para A , g_s e E (FIGURA 8).

As plantas do tratamento 3C (que estavam no terceiro ciclo de DH) sofreram uma redução menos acentuada das taxas de A , g_s e E a medida que a %AD do substrato diminuía com a desidratação, conforme observado na inclinação da reta (FIGURA 8), promovendo uma manutenção eficiente da turgescência celular pela maior abertura estomática para um mesmo valor de %AD no substrato, realizando ainda maiores taxas de A , em comparação com as dos tratamentos 1C e 2C. As plantas do tratamento 2C obtiveram comportamento intermediário quanto aos valores de A , g_s e E , com a inclinação da reta abaixo da observada para as plantas 3C (FIGURA 8), embora encerraram o ciclo 3 de DH com a %AD no substrato semelhante a do tratamento 3C. Nas plantas 1C, em seu único ciclo de DH, a redução das taxas de A , g_s e E foi intensificada com a desidratação, observado pela inclinação mais

vertical da reta para os dados, e as plantas encerraram o terceiro ciclo de DH em apenas 21 dias com 45% da AD no substrato (FIGURA 8).

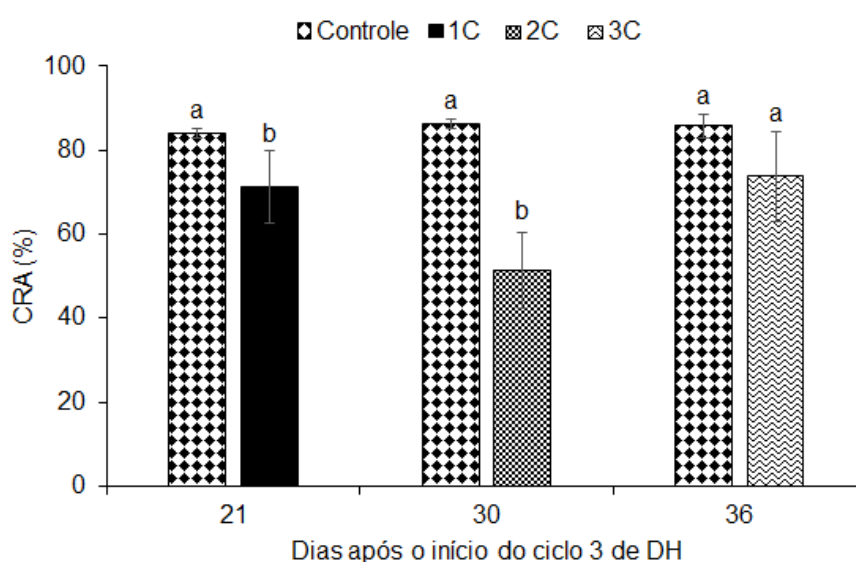
Figura 8 – Relação entre taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s) e transpiração (E) com a porcentagem de água disponível (%AD) no solo, em plantas do clone de seringueira FX 3864 submetidas ao terceiro ciclo de deficiência hídrica (DH) (Tratamentos: controle; 3C – submetido a três ciclos de DH; 2C - dois ciclos de DH; e 1C – um ciclo de DH), em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. Os valores observados são as médias \pm desvio padrão ($n = 6$), os asteriscos (**) indicam efeito significativo dos ciclos de DH para as variáveis fisiológicas (Teste F e t , $P \leq 0,01^*$).



O conteúdo relativo de água (%CRA) nas folhas das plantas dos tratamentos 3C, 2C e 1C, comparado com o das plantas-controle durante o último ciclo de DH, indica que também houve diferença significativa entre os tratamentos exceto para as o tratamento 3C (FIGURA 9). Essa variável foi mensurada ao término do ciclo 3 para cada grupo de plantas, dias após o início do terceiro ciclo.

Foi observado que as plantas do tratamento 3C estavam com o suprimento de água nas folhas semelhante ao das plantas-controle, confirmando a eficiência na manutenção da turgescência celular e o melhor aproveitamento da %AD no substrato (FIGURA 9) depois de ter sofrido três ciclos de DH, comparadas com as plantas do 1C e 2C que obtiveram CRA menor que as plantas-controle, ao passar por dois e um ciclo de DH, respectivamente.

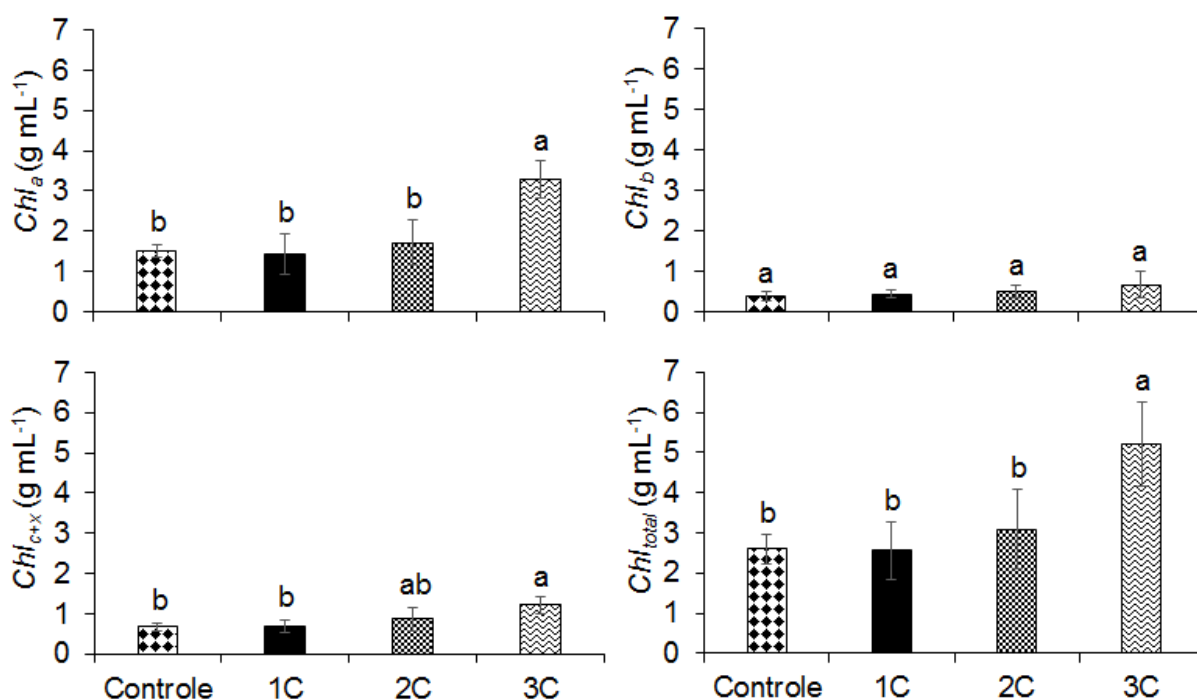
Figura 9 – Conteúdo relativo de água (CRA) em folhas de plantas do clone de seringueira FX 3864 21, 30 e 36 dias após o início do terceiro ciclo de deficiência hídrica (DH) comparadas com as plantas-controle, em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. (Tratamentos: controle; 3C – submetido a três ciclos de DH; 2C - dois ciclos de DH; e 1C – um ciclo de DH). Os valores observados são as médias \pm desvio padrão ($n = 4$). Letras diferentes dentro dos dias (21; 30; e 36) indicam efeito significativo dos ciclos de DH para a variável (Teste F e t , $P \leq 0,05^*$).



4.4 PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

A análise de variância mostrou que ao final do experimento a concentração de pigmentos fotossintéticos Chl_a e Chl_{c+x} foi maior nas plantas submetidas a três ciclos de DH (tratamento 3C), favorecendo o maior valor de Chl_{totais} . Os teores de clorofila b (Chl_b) foram semelhantes entre todos os tratamentos. As plantas 2C obtiveram teores de Chl_{c+x} intermediários (FIGURA 11).

Figura 10 – Teores de pigmentos fotossintéticos clorofilas a (Chl_a), clorofilas b (Chl_b), carotenóides (Chl_{c+x}) e clorofilas totais (Chl_{totais}) em plantas do clone de seringueira FX 3864 submetidas a ciclos de deficiência hídrica (DH) em casa de vegetação no município de Jerônimo Monteiro, ES. (Tratamentos: controle; 3C – submetido a três ciclos de DH; 2C - dois ciclos de DH; e 1C – um ciclo de DH). Os valores observados são as médias \pm desvio padrão ($n = 4$). Letras diferentes indicam efeito significativo dos ciclos de DH para as variáveis (Teste F e Tukey, $P \leq 0,05^*$).



5 DISCUSSÃO

As plantas submetidas à deficiência hídrica sofrem desidratação celular e como estratégia de defesa desenvolvem mecanismos para superar a escassez de água no solo. Inicialmente reduzem a expansão celular, em seguida regulam a abertura e fechamento estomático para evitar a perda excessiva de água pela transpiração e, finalmente se ajustam osmoticamente pelo acúmulo de solutos no interior das células garantindo a turgescência celular, como consequência desses processos ocorre a redução nas taxas fotossintética e de transpiração à medida que o estresse se intensifica (TAIZ; ZEIGER, 2013; BEDON et al., 2011; CONFORTO, 2007). Com a reidratação das plantas após o déficit hídrico, se o dano causado não for severo a planta tende a se recuperar fisiologicamente (CORREIA et al., 2014; ALBUQUERQUE et al., 2013; GALLÉ et al., 2011; GONÇALVES et al., 2009; FLEXAS et al., 2009; POU et al., 2008; GALLÉ; FELLER, 2007).

A escassez de água provoca aquecimento foliar pelo excesso de energia que o fotossistema não consegue dissipar e pode provocar a fotoinibição crônica que está associada ao dano e substituição da proteína D1 do centro de reação do fotossistema II (PSII). Quando o fluxo de CO₂ para o interior da folha diminui, devido à redução de g_s , a taxa de assimilação líquida de carbono (A) é reduzida à medida que o déficit hídrico se intensifica assim, ocorre aumento da fotorrespiração, ou seja, o aumento da atividade oxigenase da enzima ribulose-1,5-bifosfato-carboxilase-oxigenase (Rubisco), e como consequência a limitação no crescimento das plantas sob estresse (TAIZ; ZEIGER, 2013). Como foi observado ao longo dos ciclos de deficiência hídrica (DH) do presente estudo no clone de seringueira FX 3864.

Contudo, há estudos recentes que apontam a importância da fotorrespiração na manutenção de diversos processos metabólicos da planta, como a dissipação do excesso de energia da cadeia de transporte de elétrons no cloroplasto, principalmente em condições de estresse (FERNIE et al., 2013; FLORIAN et al., 2013). Portanto, com o aumento da fotorrespiração ocorre redução na eficiência do uso da radiação em função da diminuição da produção de biomassa, com uma mesma quantidade de luz absorvida pelas folhas.

Os ciclos de DH aplicados às plantas do presente estudo, tiveram períodos de tempo diferentes, e à medida que as plantas do clone FX 3864 cresciam, o tempo

para que atingissem a taxa de assimilação líquida menor ou igual a zero ($A \leq 0$) foi reduzido (TABELA 1), isso porque no crescimento a planta demanda maior quantidade de reservas para manter seu metabolismo, como foi observado nas plantas do tratamento 2C (submetidas a dois ciclos de DH) e 1C (submetidas a um ciclo de DH) ao longo do seu primeiro ciclo de DH (ciclo 2 e ciclo 3, respectivamente), em que a desidratação foi mais intensa e fator limitante da taxa de A , pois as plantas haviam permanecido por mais tempo sem estresse hídrico que as do tratamento 3C (submetidas a três ciclos de DH).

Estudos mostram efeito significativo do déficit hídrico na redução de folhas e partição de assimilados para as mesmas em clones de seringueira (CONFORTO, 2007; CONCEIÇÃO et al., 1985). O primeiro efeito biofísico do déficit hídrico no clone FX 3864 foi a murcha das folhas, pois com a intensidade do DH ocorreu a diminuição da turgescência celular e aumento na temperatura foliar pela incidência de radiação, como consequência o fechamento estomático, assim o crescimento foi afetado pela inibição da expansão celular e houve a senescência e abscisão foliar, principalmente nas plantas que passaram por dois e um ciclo de DH (tratamento 2C e 1C) durante a aplicação do terceiro ciclo de DH. Sob deficiência hídrica a redução na área foliar de plantas por abscisão, pode ser considerada uma estratégia de sobrevivência, com o objetivo de diminuir a área disponível à perda de água (TAIZ; ZEIGER, 2013).

O fechamento estomático com a inibição do crescimento foliar é uma das primeiras respostas em defesa à deficiência hídrica, com o objetivo de proteger as plantas contra as perdas excessivas de água, mas também restringi a difusão de CO_2 para o interior da célula, sendo a principal causa da limitação de assimilação de carbono na folha, ou seja, limitação bioquímica da maquinaria fotossintética (PEREZ-MARTIN et al., 2014; COSTA E SILVA et al., 2004; CHAVES et al., 2003). Como foi observado nas variações diárias das trocas gasosas, principalmente as 12 horas, quando a temperatura do dia registrada era o maior valor, nas plantas que estavam passando pelo seu primeiro ciclo de DH (FIGURAS 4, 5 e 6).

A limitação hídrica resulta na diminuição da turgescência celular e consequente fechamento estomático, assim a transpiração decresce como alternativa de defesa da planta para manter água no interior das folhas (TAIZ; ZEIGER, 2013; BEDON et al., 2011; FLEXAS; MEDRANO, 2002; LARCHER, 2000).

Após 21 dias do início do terceiro ciclo de DH as plantas do tratamento 3C indicaram uma aclimatação na maquinaria fotossintética, por suportarem mais tempo

a condição de seca que as dos tratamentos 2C e 1C, e por manter as taxas das variáveis fisiológicas semelhantes as plantas-controle (FIGURA 6). Os valores da concentração interna de CO_2 (C_i) nas plantas do tratamento 3C foram semelhantes ao das plantas-controle ao longo do dia (FIGURA 6) indicando o bom funcionamento da maquinaria fotossintética, sem limitação bioquímica. Ao contrário do que foi observado nas plantas do tratamento 2C e 1C ao final do terceiro ciclo de DH (FIGURA 6), pois a desidratação elevou a taxa de C_i o que pode indicar a inibição da atividade da Rubisco no processo de fixação do CO_2 , e sua regeneração, principalmente por danos causados pela desidratação na maquinaria fotossintética (TEZARA et al., 2002).

No terceiro ciclo de DH as plantas do tratamento 3C maximizaram a eficiência instantânea do uso da água (A/E) semelhantes à das plantas-controle indicando que, essas plantas mantiveram a turgescência celular por ajuste osmótico como estratégia para superar o estresse hídrico e permaneceram com as maiores taxas de A , g_s e E em relação às plantas 2C e 1C (FIGURA 7) evidenciando a aclimação da maquinaria fotossintética, após sucessivos períodos de DH. Em clones de seringueira, Coutinho e Conforto (2001) também observaram maior eficiência no uso da água em plantas mantidas sob períodos de deficiência hídrica. As plantas do tratamento 2C permaneceram em um padrão intermediário quanto as trocas gasosas, indicando que possivelmente chegariam ao nível de aclimação das plantas 3C, caso fossem submetidas a mais um ciclo de DH nas mesmas condições microclimáticas adotadas para esse estudo. Já as plantas 1C sofreram danos intensos em sua fisiologia ao serem submetidas à um ciclo de DH (FIGURA 7).

O status hídrico das plantas depende do conteúdo de água presente no solo, da capacidade de absorção das raízes e da condutividade hidráulica dos tecidos das raízes e parte aérea da planta (TAIZ; ZEIGER, 2013). O ajuste osmótico mantém a turgescência celular e os processos dependentes dela, como expansão e crescimento celulares, abertura estomática e assimilação de CO_2 , além disso, mantém um gradiente de potencial de água favorável à absorção de água pelas raízes das plantas. Os solutos acumulados no interior da célula durante o ajuste osmótico protegem a planta contra o estresse mantendo as células túrgidas e contra a produção de espécies reativas de oxigênio (TAIZ; ZEIGER, 2013; KAR, 2011; CHINNUSAMY; JAGENDORF; ZHU, 2005).

No estudo das relações hídricas e a fisiologia da planta, observou-se que as plantas do tratamento 2C e 3C, ao final do terceiro ciclo de DH, utilizaram ao máximo

o conteúdo de água presente no substrato disponível para absorção pelas raízes, ao contrário das plantas do 1C (TABELA 2). O acompanhamento da água disponível (%AD) no substrato e as taxas fisiológicas (A , g_s e E), ao longo do terceiro ciclo de DH, mostrou que os valores observados foram inversamente proporcionais, ou seja, à medida que a DH se intensificou as taxas de trocas gasosas diminuíram (FIGURA 8). Contudo, o status hídrico das plantas foi significativamente diferente ao final do experimento, quando comparadas as plantas que foram submetidas a mais de um ciclo de DH com a que sofreu apenas um ciclo de DH.

As plantas do tratamento 3C realizaram maiores taxas de A , g_s e E para um mesmo valor de %AD presente no substrato, quando comparadas as plantas do 2C e 1C, ou seja, mantiveram a turgescência celular pelo ajuste osmótico e, conseqüentemente, ajustaram de forma eficiente o movimento estomático, durante o período da desidratação (FIGURA 8). Foi observado que a quantidade de %AD presente no substrato foi diretamente relacionada com o status hídrico da planta pelo conteúdo relativo de água (CRA) das folhas.

Quando as plantas do tratamento 3C chegaram ao limite ($A \leq 0$) a %AD no substrato atingiu o nível de 25%, mas o status hídrico foliar permaneceu semelhante ao das plantas-controle, corroborado pelo CRA de 74% (FIGURA 9), indicando que apesar da baixa disponibilidade de água disponível no substrato, as plantas conseguiram manter suas células túrgidas para realizar a assimilação de CO_2 e manter o metabolismo funcionando. Portanto, é perceptível que as plantas do tratamento 3C desenvolveram mecanismos de aclimatação da sua maquinaria fotossintética ao serem submetidas à frequentes estresses hídricos, ajustando o seu metabolismo para uma melhor utilização do recurso limitado, sem possivelmente causar danos permanentes à sua sobrevivência.

Já com as plantas do tratamento 1C o status hídrico sofreu alterações significativas (FIGURA 9) e se manteve menor ao das plantas-controle, em seu único ciclo de DH com 44% da AD no substrato. As plantas do 1C estavam com o status hídrico elevado em comparação com as 2C, mas a DH mesmo assim comprometeu as taxas de trocas gasosas, o que indica que não houve ajuste no metabolismo das plantas quando submetidas a apenas um ciclo de estresse. Silva (2014) e Pinheiro et al. (2004) em clones de café submetidos à um ciclo de DH observaram que o potencial hídrico das espécies não apresentou diferença significativa ao longo do estresse, que

provavelmente é explicado pelo aumento da transpiração, reduzindo assim, a eficiência no uso da água pelas plantas.

O excesso de energia não dissipado na fase fotoquímica da assimilação de CO₂ pode causar danos ao PSII, a fotoinibição (PAULA et al., 2015; SILVA, 2014; FRANCO; MATSUBARA; ORTHEN, 2007). Um dos mecanismos que a planta desenvolve para promover a liberação dessa energia excedente na folha é o aumento na produção de clorofila *a* (*Chl_a*), pigmento responsável pela captação de energia nos centros de reação do cloroplasto, e a produção de pigmentos acessórios que funcionam como fotoprotetores, os carotenóides, que dissipam na forma de calor uma parte da energia solar extra, não armazenada na fotoquímica. Assim, reduzem a produção de espécies reativas de oxigênio (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Ao final do terceiro ciclo de DH foi observado que as plantas do tratamento 3C acumularam maiores teores de pigmentos fotossintéticos, principalmente carotenóides e clorofila *a* (*Chl_a*), o que refletiu significativamente no conteúdo de clorofilas totais (*Chl_{totais}*) (FIGURA 10). Contudo, a redução no conteúdo de pigmentos fotossintéticos em plantas sob estresse hídrico é comumente observada (ASHARAF; HARRIS, 2013; DIN et al., 2011) principalmente como indicador de estresse oxidativo, seja pela degradação ou inibição da síntese das clorofilas, causada por danos à membrana dos tilacóides (ANJUN et al., 2011).

Os resultados indicam que ao final do terceiro ciclo de DH das plantas do tratamento 3C, não houve danos às membranas dos tilacóides, comprovado pelo aumento significativo na quantidade de *Chl_a*, pigmento responsável pelo processo fotoquímico, captando a energia que chega nos centros de reação, em divergência com os resultados observados por Streit et al. (2005) que confirmam esse dano com a redução na taxa de *Chl_a*.

Portanto, o acúmulo de carotenóides nas plantas do tratamento 3C, provavelmente, contribuiu para reduzir os efeitos da fotoinibição crônica, reduzindo a eficiência quântica, mas a taxa fotossintética permaneceu sem alterações significativas ao longo do estresse hídrico, como observado por Correia et al. (2014) em clone de *Eucalyptus globulus*, e Liberato et al. (2006) em mudas de *Minquartia guianensis*, onde o acúmulo de carotenóides e a redução da eficiência quântica foi uma estratégia de proteção contra a degradação no cloroplasto e preservação da capacidade fotossintética da planta sob estresse hídrico e reidratação. Pois, o estresse hídrico causa a redução dos pigmentos fotossintéticos pela degradação nos

cloroplastos, porém como estratégia as plantas produzem mais antioxidantes, como os carotenóides, para proteger a planta contra os danos oxidativos (JALEEL et al., 2009).

Por fim, do ponto de vista prático, a importância da aclimação de espécies lenhosas durante o crescimento inicial pode contribuir para o sucesso na implantação de povoamentos florestais, com a redução da mortalidade das mudas no campo minimizando os replantios e reduzindo os custos de produção e manutenção (CADORIN et al., 2015; TATAGIBA et al., 2007). Portanto, o manejo hídrico é um fator determinante para o estabelecimento de mudas no processo de rustificação dos viveiros florestais, para produzir mudas resistentes e de qualidade (LOPES et al., 2009). Como foi observado no presente estudo, as mudas do clone de seringueira FX 3864 desenvolveram a aclimação da maquinaria fotossintética quando submetidos a três ciclos de DH, essa informação nos remete a uma possível maneira de manejar as mudas dessa variedade clonal em sua fase de viveiro, de maneira a rustificar esse clone e poder indicar as regiões geográficas favoráveis para o seu desenvolvimento.

6 CONCLUSÃO

As plantas do clone de seringueira FX 3864 submetidas a três ciclos de deficiência hídrica desenvolveram uma aclimação diferencial, pela aclimação da sua maquinaria fotossintética. Essa condição foi comprovada pela maior eficiência na manutenção da turgescência celular, promovendo maiores taxas fotossintéticas sob uma mesma condição de água disponível presente no substrato, e ainda, pelo maior acúmulo nos teores de pigmentos presentes nos cloroplastos, a clorofila *a* e os carotenóides.

As plantas submetidas a um ciclo de deficiência hídrica sofreram intensamente os danos causados pela limitação hídrica reduzindo suas trocas gasosas, mesmo com o status hídrico na folha e no substrato elevado.

Essa aclimação diferencial pode contribuir para a rustificação de mudas em viveiros, dessa variedade clonal e assim, indicar a localidade com as condições edafoclimáticas favoráveis para a implantação de povoamentos florestais com esse clone.

REFERÊNCIAS

- ALBUQUERQUE, M. P. F. de; MORAES, F. K. C.; SANTOS, R. I. N.; CASTRO, G. L. S. de; RAMOS, E. M. L. S.; PINHEIRO, H. A. Ecofisiologia de plantas jovens de mogno- africano submetidas a déficit hídrico e reidratação. **Pesquisa agropecuária brasileira**, Brasília, v. 48, n. 1, p. 9-16, 2013.
- ALLWI, N. I. B. M. D. **Anatomical structure and physical properties of newly introduced *Hevea* species**. 2006. 137 f. Dissertação (Master of Science) – School of Gradudies, Universiti Putra Malaysia, Selangor, 2006.
- ANJUN, S. A.; XIE, X; WANG, L.; SALEEM, F.; MAN, C.; LEIL, W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, v. 6, p. 2026-2032, 2011.
- ARNON, D. I. Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, v. 24, n.1, p. 1-15, 1949.
- ASHARAF, M.; HARRIS, P. J. C. Photosynthesis under stressful environments: An overview. **Photosynthetica**, v. 51, p. 163-190, 2013.
- ASHRAF M.; AKRAM N. A.; AL-QURAINY F.; FOOLAD M. R. Drought Tolerance: Roles of Organic Osmolytes, Growth Regulators, and Mineral Nutrients. In: SPARKS, D. L. **Advances in Agronomy**, Burlington: Academic Press, v. 111, p. 249-296, 2011. Capítulo 5.
- ASSAD, E. D.; PINTO, H. S.; ZULLO JUNIOR, J.; AVILA, A. M. H. Impacto das mudanças climáticas no zoneamento agroclimático do café no Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 39, n. 11, p. 1057-1064, 2004.
- BEDON, F.; MAJADA, J.; FEITO, I.; CHAUMEIL, P.; DUPUY, J. W.; LOMENECH, A. M.; BARRE, A.; GION, J. M.; PLOMION, C. Interaction between environmental factors affects the accumulation of root proteins in hydroponically grown *Eucalyptus globulus* (Labill.). **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 49, p. 69-76, 2011.
- BERRY, J. A.; BEERLING, D. J.; FRANKS, P. J. Stomata: key players in the earth system, past and present. **Current Opinion in Plant Biology**, Amsterdam, v. 13, n. 3, p. 233-240, 2010.
- BRAY, E. A. Plant responses to water deficit. **Trends in Plant Science**, n. 2, p. 48-54, 1997.
- BRUCE, T. J. A.; MATTHES, M. C.; NAPIER, J. A.; PICKETT, J. A. Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. **Plant Science**, n. 173, p. 603-608, 2007.
- CADORIN, D. A.; MALAVASI, U. C.; COUTINHO, P. W. R.; DRANSKI, J. A. L.; MALAVASI, M. DE M. Metil jasmonato e flexões caulinares na rustificação e crescimento inicial de mudas de *Cordia trichotoma*. **Cerne**, v. 21, n. 4, p. 657-664, 2015.

CANADELL, J. G.; LE QUÉRÉ, C.; RAUPACH, M. R.; FIELD, C. B.; BUITENHUIS, E. T.; CIAIS, P.; CONWAY, T. J.; GILLETT, N. P.; HOUGHTON, R. A.; MARLAND, G. Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, p. 1866-1870, 2007.

CARMO, C. A. F. S.; MANEGUELLI, N. A.; LIMA, J. A. S.; EIRA, P. A. Diagnóstico do estado nutricional de seringueiras da Zona da Mata de Minas Gerais. **Embrapa Solos**: Circular técnica, Rio de Janeiro, n. 14, 2003. 7 p.

CECÍLIO, R. A.; MEDEIROS, S. S.; JUNIO, J. L. S.; SOUZA, J. A. Zoneamento agroclimático para heveicultura na parte Leste do estado da Bahia. **Bahia Agrícola**, v. 7, n. 2, p. 14-17, 2006.

CENTURION, J. F.; ANDREOLI, I. Regime Hídrico de alguns solos de Jaboticabal. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 24, p. 701, 2000.

CERRI, C. E. P.; SPAROVEK, G.; BERNOUX, M.; EASTERLING, W. E.; MELILLO, J.M.; CERRI, C. C. Tropical agriculture and global warming: impacts and mitigation options. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 64, n. 1, p. 83-99, 2007.

CHAKRABORTY, S.; LUCK, J.; HOLLAWAY, G.; FREEMAN, A.; NORTON, R.; GARRETT, K. A.; PERCY, K.; HOPKINS, A.; DAVIS, C.; KARNOSKY, D. F. Impacts of global change on diseases of agricultural crops and forest trees. **CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources**, v. 3, p. 1-15, 2008.

CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, v. 30, p. 239-264, 2003.

CHINNUSAMY, V.; JAGENDORF, A.; ZHU, J-K. Understanding and Improving Salt Tolerance in Plants. **Crop Science**, v. 45, p. 437-448, 2005.

COATES, J. C.; MOODY, L. A.; SAIDI, Y. Plants and the earth system – past events and future challenges. **New Phytologist**, Oxford, v. 189, n. 2, p. 370-373, 2011.

CONCEIÇÃO, H. E. O.; OLIVA, M. A.; LOPES, N. F.; ROCHA NETO, O. G. Resistência à seca em seringueira. I. Balanço hídrico e produção primária em seis clones submetidos a déficit. **Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília**, v. 20, n. 9, p. 1041-1050, 1985.

CONFORTO, E. de C. Respostas fisiológicas de cinco porta-enxertos de seringueira ao déficit hídrico natural. **Revista Brasileira Agrociência**, Pelotas, v. 13, n. 4, p. 481-485, 2007.

CONFORTO, E. de C; CORNÉLIO, M. L.; ANDREOLI, R. P.; GONÇALVES, E. C. P. Validação das unidades arbitrárias do teor de clorofilas obtido em folhas intactas de seringueira. **Revista Agro@ambiente On-line**, v. 8, n. 2, p. 288-292, 2014.

COOPMAN, R. E.; JARA J. C.; BRAVO, L. A.; SÁEZ, K.L.; MELLA, G.R.; ESCOBAR, R. Changes in morpho-physiological attributes of *Eucalyptus globulus* plants in response to different drought hardening treatments. **Electronic Journal Biotechnology**, v. 11, p. 30-39, 2008.

CORREIA, B.; PINTÓ-MARIJUAN, M.; NEVES, L.; BROSSA, R.; DIAS, M. C.; COSTA, A.; CASTRO, B. B.; ARAÚJO, C.; SANTOS, C.; CHAVES, M. M.; PINTO, G. Water stress and recovery in the performance of two *Eucalyptus globulus* clones: physiological and biochemical profiles. **Physiologia Plantarum**, v. 150, p. 580-592, 2014.

COSTA e SILVA, F.; SHVALEVA, A.; MAROCO, J. P.; ALMEIDA, M. H.; CHAVES, M. M.; PEREIRA, J. S. Responses to water stress in two *Eucalyptus globulus* clones differing in drought tolerance. **Tree Physiology**, v. 24, p. 1165-1172, 2004.

COSTA, E. M. **Crescimento de mudas clonais de *Hevea brasiliensis* Muell. Arg em diferentes regimes térmicos, concentração de CO₂ e níveis de água no solo**. 2015. 91 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) – Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES, 2015.

COUTINHO, A. C. F.; CONFORTO, E. C. Desenvolvimento vegetativo, estrutura do limbo foliolar e trocas gasosas em plântulas de cinco clones de seringueira (*Hevea brasiliensis* Müell. Arg.). **Naturalia**, São Paulo, v. 26, p. 159-174, 2001.

CUNHA, T. J. F.; BLANCANEUX, P.; BRAZ, C. F.; SANTANA, C. C. A. F.; PINHEIRO, G. N. C. P.; BEZERA, L. E. M. Influência da diferenciação pedológica no desenvolvimento da seringueira no município de Oratórios, MG. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.35, p.145-155, 2000.

CUNNINGHAM, S. C. Stomatal sensitivity to vapour pressure deficit of temperate and tropical evergreen rainforest trees of Australia. **Trees**, v. 18, n. 4, p. 399-407, 2004.

DAUD, R. D.; CONFORTO, E. de C.; FERES, R. J. F. Changes in leaf physiology caused by *Calacarus heveae* (Acari, Eriophyidae) on rubber tree. **Experimental and Applied Acarology Journal**, v. 57, p. 127-137, 2012.

DIN, J.; KHAN, S. U.; ALI, I.; GURMANI, A. R. Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress. **Journal Animal Plant Science**, v. 21. p. 78-82, 2011.

DING, Y.; FROMM, M.; AVRAMOVA, Z. Multiple exposures to drought 'train' transcriptional responses in *Arabidopsis*. **Nature communications**, v. 3, n: 740, p. 1-9, 2012.

DUAN, B.; LU, Y.; YIN, C.; JUNTILLA, O.; LI, C. Physiological responses to drought and shade in two contrasting *Picea asperata* populations. **Physiologia Plantarum**, v. 124, p. 476-484, 2005.

EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Centro Nacional de Pesquisas de Solos. **Manual de métodos de análise de solos**. 2 ed. Rio de Janeiro, 1997. 212 p.

FENG, S. P.; LI W. G.; HUANG, H. S.; WANG, J. Y.; WU, Y. T. Development, Characterization and Cross-Species/Genera Transferability of EST-SSR Markers for Rubber Tree (*Hevea brasiliensis*). **Molecular Breeding**, n. 23, p. 85-97, 2009.

FERNIE, A. R.; BAUWE, H.; EISENHUT, M.; FLORIAN, A.; HANSON, D. T.; HAGEMANN, M.; KEECH, O.; MIELEWCZIK, M.; NIKOLOSKI, Z.; PETERHANSEL, C.; ROJE, S.; SAGE, R.; TIMM, S.; VON CAMMERER, S.; WEBER, A. P. M.; WESTHOFF, P. Perspectives on plant photorespiratory metabolism. **Plant Biology**, v. 15, p. 748-753, 2013.

FLEXAS, J.; BARÓN, M.; BOTA, J.; DUCRUET, J-M.; GALLÉ, A.; GALMÉS, J.; JIMÉNEZ, M.; POU, A.; RIBAS-CARBÓ, M.; SAJNANI, C.; TOMÁS, M.; MEDRANO, H. Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri*-*V. rupestris*). **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 8, p. 2361-2377, 2009.

FLEXAS, J.; BOTA, J.; ESCALONA, J. M.; SAMPOL, B.; MEDRANO, H. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions. **Functional Plant Biology**, v. 29, p. 461-471, 2002.

FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. **Annals of Botany**, v. 89, p. 183-189, 2002.

FLORIAN, A.; ARAÚJO, W. L.; FERNIE, A. R. New insights into photorespiration obtained from metabolomics. **Plant Biology**, v. 15, p. 656-666, 2013.

FRANCO, A. C.; LÜTTGE, U. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical, efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. **Oecologia**, v. 131, p. 356-365, 2002.

FRANCO, A. C.; MATSUBARA, S.; ORTHEN, B. Photoinhibition, carotenoid composition and the coregulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees. **Tree Physiology**, Oxford, v. 27, p. 717-725, 2007.

GALLÉ, A.; FELLER, U. Changes of photosynthetic traits in beech saplings (*Fagus sylvatica*) under severe drought stress and during recovery. **Physiologia Plantarum**, v. 131, p. 412-421, 2007.

GALLÉ, A.; FLOREZ-SARASA, I.; EL AOUOUAD, H.; FLEXAS, J. The Mediterranean evergreen *Quercus ilex* and the semideciduous *Cistus albidus* differ in their leaf gas exchange regulation and acclimation to repeated drought and re-watering cycles. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 14, p. 5207-5216, 2011.

GASPAROTTO, L.; PEREIRA, J. C. R. **Doenças da seringueira no Brasil**. Brasília: Embrapa, 2012. 255 p.

GOH, C. H.; NAM, H. G.; PARK, Y. S. Stress memory in plants: a negative regulation of stomatal response and transient induction of rd22 gene to light in abscisic acid-entrained *Arabidopsis* plants. **The Plant Journal**, n. 36, p. 240-255, 2003.

GONÇALVES, J. F. de C.; SILVA, C. E. M. da; GUIMARÃES, D. G. Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. **Pesquisa agropecuária brasileira**, Brasília, v. 44, n. 1, p. 8-14, 2009.

GONÇALVES, P. de S.; AGUIAR, A. T. da E.; GOUVÊA, L. R. L. Expressão fenotípica de clones de seringueira na região noroeste do Estado de São Paulo. **Bragantia**, Campinas, v. 65, n. 3, p. 389-398, 2006.

GONCALVES, P. de S.; BATAGLIA, O. C.; ORTOLANI, A. A.; FONSECA, F. S. **Manual de Heveicultura para o Estado de São Paulo**. Campinas: Instituto Agrônomo, 2001. 78 p.

GONÇALVES, P. de S.; CARDOSO, M.; BOAVENTURA, M. A. M.; MARTINS, A. L. M.; LAVORENTTI, C. Biologia, citogenética e ploidia de espécies do gênero *Hevea*. **O Agrônomo**, v. 41, p. 40-64, 1989.

GONÇALVES, P. de S.; CARDOSO, M.; BORTOLETTO, N. Redução do ciclo de melhoramento e seleção na obtenção de cultivares de seringueira. **O Agrônomo**, Campinas, v. 40, n. 2, p. 113-130, 1998.

GONÇALVES, P. de S.; CARDOSO, M.; MENTE, E. M.; MARTINS, A. L. M.; GOTTARDI, M. V. C.; ORTOLANI, A. A. Desempenho preliminar de clones de seringueira na região de São José do Rio Preto, Planalto do Estado de São Paulo. **Bragantia**, Campinas, v. 52, n. 2, p. 119-130, 1993.

GONÇALVES, P. de S.; ORTOLANI, A. A.; CARDOSO, M. **Melhoramento genético da seringueira**: uma revisão. Campinas, Instituto Agrônomo, 1997. 55 p.

GONÇALVES, P. S.; CARDOSO, M.; ORTOLANI, A. A. Origem, variabilidade e domesticação da *Hevea*: uma revisão. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 25, n. 2, p. 135-156, 1990.

GUZZO, C. D.; CARVALHO, L. B. DE; ALVES, P. L. DA C. A.; GONÇALVES, E. C. P.; GIANCOTTI, P. F. Weed control strips influences on the rubber tree growth. **American Journal of Plant Sciences**, v. 5, p. 1059-1068, 2014.

HANSEN, J.; SATO, M.; RUEDY, R.; LO, K.; LEA, D. W.; MEDINA-ELIZADE, M. Global temperature change. **Proceedings of the national academy sciences**, v. 103, n. 39, p. 14288-14293, 2006.

IBÁ - Indústria Brasileira de Árvores. **Ibá** 2014. Brasília: IBÁ, 2014. 100 p.

INOUE, M. T.; RIBEIRO, F. de A. Fotossíntese e transpiração de clones de *Eucalyptus grandis* e *E. saligna*. Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais, n. 40, p. 15-20, 1988.

INSTITUTO AGRONÔMICO DE CAMPINAS (IAC) – Programa Seringueira: importância da cultura. Disponível em: <<http://www.iac.sp.gov.br/areasdepesquisa/seringueira/importancia.php>>. Acesso em: 16 set. 2015.

IPCC – INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Disponível em: <https://ipccwg2.gov/AR5/images/uploads/WG2AR5_SPM_FINAL.pdf>. Acesso em: 18 set. 2015.

IRSG - INTERNATIONAL RUBBER STUDY GROUP. Producing and consumption of natural rubber. Rubber Industry Report, Singapore, March 2014. Disponível em: <<http://www.rubberstudy.com>>. Acesso em: 20 set. 2015.

IRSG – INTERNATIONAL RUBBER STUDY GROUP. **Rubber statistical bulletin**. Wembley: IRSG, v. 61, 2007. 61 p.
IWASAKI, M.; PASZKOWSKI, J. Epigenetic memory in plants. **The EMBO journal**, v. 33, n. 16, p. 1-12, 2014.

JALEEL, C. A.; MANIVANNAN, P.; WAHID, A.; FAROOQ, M.; SOMASUNDARAM, R.; PANNEERSELVAM, R. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. **International Journal of Agriculture & Biology**, v. 11, n. 1, p. 100-105, 2009.

KADIR, A. A. Viability of rubber plantations for the production of timber. In: MALIK, A. R. A.; CHOON, L. M. **Proceedings of the colloquium on rubberwood**: resources and technologies. Kuala Lumpur: Forest Research Institute Malaysia, 1998. p. 6-20.

KAR, R. K. Plant responses to water stress: role of reactive oxygen species. **Plant Signaling Behavior**, v. 6, n. 11, p. 1741-1745, 2011.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos. Rima, 2000. 533 p.

LECHNER, L.; PEREYRA-IRUJO, G. A.; GRANIER, C.; AGUIRREZÁBAL, L. A. N. Rewatering plants after a long water-deficit treatment reveals that leaf epidermal cells retain their ability to expand after the leaf has apparently reached its final size. **Annals of Botany**, v. 101, p. 1007-1015, 2008.

LEMOS FILHO, J. P. de. **Aspectos fisiológicos e biometeorológicos relacionados com a técnica de mini-enxertia da seringueira** (*Hevea* spp.). Campinas, 1991. 110 p. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, 1991.

LIBERATO, M. A. R.; GONÇALVES, J. F. C.; CHEVREUIL, L. R.; NINA JUNIOR, A. R.; FERNANDES, A. V.; SANTOS JUNIOR, U. M. Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll a fluorescence in acariquara seedlings (*Minquartia*

guianensis Aubl.) under water stress and recovery. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 18, p. 315-323, 2006.

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods of Enzymology**, v. 148, p. 350-382, 1987.

LOPES, J. L. W.; SAAD, J. C. C.; GUERRINI, I. A.; LOPES, C. F. Influência dos fatores bióticos e abióticos na sobrevivência de eucalipto em função do solo e do manejo de viveiro. **Biotemas**, Florianópolis, v. 22, n. 2, p. 29-38, 2009.

MALIK, A. R.; CHOON, L. S. **Proceedings of the colloquium on rubberwood: resources and technologies**. Kuala Lumpur: Forest Research Institute Malaysia, 1998. 35 p.

MARENCO, R. A.; LOPES, N. F. **Fisiologia vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral**. Viçosa: UFV, 2005. 451 p.

MARENCO, J. A.; SOARES, W. R. Impacto das mudanças climáticas no Brasil e possíveis futuros cenários climáticos: síntese do terceiro relatório do IPCC. In: TUCCI, C. E. M.; BRAGA, B. (Ed.). **Clima e recursos hídricos no Brasil**. Porto Alegre: ABRH, 2003, p. 209-242.

MARTINS, A. L. M.; RAMOS, N. P.; GONÇALVES, P. de S.; VAL, K. S. D. Influência de porta-enxertos no crescimento de clones de seringueira no Estado de São Paulo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, p. 1743-1750, 2000.

MELO, L. A. M. P. de; TENENTE, R. C. V.; OLIVEIRA, M. R. V. de. **Cálculo de graus-dia acumulados para subsidiar ações de gerenciamento de risco de pragas**. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, Brasília, Comunicado técnico, n. 145, p. 1-13, 2006.

PACHAURI, R. K.; REISINGER, A. **Climate Change 2007: Synthesis Report**. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland: IPCC, 2007. 104 p.

PAIVA, A. S.; FERNANDES, E. J.; RODRIGUES, T. J. D.; TURCO, J. E. P. Condutância estomática em folhas de feijoeiro submetido a diferentes regimes de irrigação. **Engenharia Agrícola**, v. 25, p. 161-169, 2005.

PAULA, S. M.; NAVES, E. R.; FRANCO, I. M.; PADUA, K. J. M.; SILVA, K. R.; FERNANDES, W. P.; OLIVEIRA, D. C. DE; LEMOS-FILHO, J. P. DE; MOREIRA, A. S. F. P. Desempenho fotossintético de folhas jovens e maduras de *Vochysia cinnamomea* (Vochysiaceae) em áreas de cerrado rupestre intactas e pós-queimada. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 31, n. 2, p. 591-600, 2015.

PEREIRA, A. R.; ANGELOCCI, L. R.; SENTELHAS, P. C. **Agrometeorologia: fundamentos e aplicações práticas**. Guaíba: ed. Agropecuária, 2002. p. 247-267.

PEREIRA, A. V.; PEREIRA, E. B. C.; FIALHO, J. de F.; ANDRADE, L. R. M. de; JUNQUEIRA, N. T. V. Adubação de mudas e jardim clonal de seringueira. Planaltina: **Embrapa Cerrados, Recomendações Técnicas**, v. 1, n. 17, 2000.

PEREZ-MARTIN, A.; MICHELAZZO, C.; TORRES-RUIZ, J. M.; FLEXAS, J.; FERNÁNDEZ, J. E.; SEBASTIANI, L.; DIAZ-ESPEJO, A. Regulation of photosynthesis and stomatal and mesophyll conductance under water stress and recovery in olive trees: correlation with gene expression of carbonic anhydrase and aquaporins. **Journal of Experimental Botany**, p. 1-14, 2014.

PEZZOPANE, J. E. M.; PEDRO JR., M. J.; ORTOLANI, A. A. Uso de estufa com cobertura plástica e de quebra-ventos na produção de porta-enxertos de seringueira. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 52, n. 3, p. 439-443, 1995.

PIMENTEL, C. **A relação da planta com a água**. Seropédica: Edur, 2004. 191 p.

PINHEIRO H. A.; DAMATTA, F. M.; CHAVES; A. R. M.; LOUREIRO, M. E.; DUCATTI, C. Drought tolerance in relation to protection against oxidative stress in clones of *Coffea canephora* subjected to long-term drought. **Plant Science**, v. 167, p. 1307-1314, 2004.

POU, A.; FLEXAS, J.; ALSINA, M. DEL M.; BOTA, J.; CARAMBULA, C.; HERRALDE, F. DE; GALMÉS, J.; LOVISOLO, C.; JIMÉNEZ, M.; RIBAS-CARBÓ, M.; RUSJAN, D.; SECCHI, F.; TOMÁS, M.; ZSÓFI, Z.; MEDRANO, H. Adjustments of water use efficiency by stomatal regulation during drought and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* x *V. rupestris*). **Physiologia Plantarum**, v. 134, p. 313-323, 2008.

RICHARDSON, A. D.; DUGAN, S. P.; BERLYN, G. P. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. **New Phytologist**, v. 153, p. 185-194, 2002.

ROOS, J.; HOPKINS, R.; KVARNHEDEN, A.; DIXELIUS, C. The impact of global warming on plant diseases and insect vectors in Sweden. **European Journal of Plant Pathology**, v. 129, n. 1, p. 9-19, 2011.

ROYER, P. D.; COBB, N. S.; CLIFFORD, M. J.; HUANG, C.-Y.; BRESHEARS, D. D.; ADAMS, H. D.; VILLEGAS, J. C. Extreme climatic event-triggered overstorey vegetation loss increases understorey solar input regionally: primary and secondary ecological implications. **Journal of Ecology**, v. 99, p. 714-723, 2011.

SANTOS JUNIOR, U. M.; GONÇALVES, J. F. C.; FELDPAUSCH, T. R. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 226, p. 299-309, 2006.

SIEGENTHALER, U.; STOCKER, T. F.; MONNIN, E.; LUTHI, D.; SCHWANDER, J.; STAUFFER, B.; RAYNAUD, D.; BARNOLA, J. M.; FISCHER, H.; MASSON-DELMOTTE, V.; JOUZEL, J. Stable carbon cycle-climate relationship during the late pleistocene. **Science**, v. 310, p. 1313-1317, 2005.

SILVA, F. de A. S. e.; AZEVEDO, C. A. V. de. Versão do programa computacional Assistat para o sistema operacional Windows. **Revista Brasileira de Produtos Agroindustriais**, Campina Grande, v. 4, n. 1, p. 71-78, 2002.

SILVA, K. R.; CECÍLIO, R. A.; XAVIER, A. C.; PEZZOPANE, J. R. M.; GARCIA, G. O. Zoneamento endofoclimático para a cultura da seringueira no Espírito Santo. **Irriga**, Botucatu, v. 18, n. 1, p. 1-12, 2013.

SILVA, P. E. de M. **Aclimação fisiológica e bioquímica a ciclos de deficiência hídrica em clones de *Coffea canephora***. 2014. 67 f. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2014.

SMITH, M. D. The ecological role of climate extremes: current understanding and future prospects. **Journal of Ecology**, v. 99, p. 651-655, 2011.

SOUZA, M. J. H.; RIBEIRO, A.; LEITE, H. G.; LEITE, F. P.; MINUZZI, R. B. Disponibilidade hídrica do solo e produtividade do eucalipto em três regiões da Bacia do Rio Doce. **Revista Árvore**, v. 30, p. 399-410, 2006.

SPAHNI, R.; CHAPPELLAZ, J.; STOCKER, T. J.; LOULERGUE, L.; HAUSAMMANN, G.; KAWAMURA, K.; FLUCKIGER, J.; SCHWANDER, J.; RAYNAUD, D.; MASSON-DELMOTTE, V.; JOUZEL, J. Atmospheric methane and nitrous oxide of the late pleistocene from Antarctic ice cores. **Science**, v. 310, p. 1317-1321, 2005.

STREIT, N. M.; CANTERLE, L. P.; CANTO, M. W. D.; HECKTHEUER, L. H. H. The chlorophylls. **Ciência Rural**, v. 35, n. 3, 748-755, 2005.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 5. ed. Porto Alegre: ARTMED, 2013. 918 p.

TATAGIBA, S. D.; PEZZOPANE, J. E. M.; REIS, E. F. dos; DARDENGO, M. C. J. D.; EFFGEN, T. A. M. Comportamento fisiológico de dois clones de *Eucalyptus* na época seca e chuvosa. **Cerne**, Lavras, v. 13, n. 2, p. 149-159, 2007.

TERRA, M. I. da C. **Dinâmica de crescimento de clones de seringueira (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex. A.D. Jussieu) Muell. Arg.) na Região Noroeste de Minas Gerais**. 2012. 60 p. Dissertação (Mestrado em Silvicultura) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2012.

TEZARA, W.; MITCHELL, V.; DRISCOLL, S. P.; LAWLOR, D. W. Effects of water deficit and its interaction with CO₂ supply on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 53, n. 375, p. 1781-1791, 2002.

VENKATACHALAM, P.; THULASEEDHARAN, A.; RAGHOTHAMA, K. Molecular Identification and Characterization of a Gene Associated with the Onset of Tapping Panel Dryness (TPD) Syndrome in Rubber Tree (*Hevea brasiliensis* Muell.) by mRNA Differential Display. **Molecular Biotechnology**, n. 41, p. 42-52, 2009.

VINOCUR, B.; ALTMAN, A. Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. **Plant biotechnology**, v. 16, n. 2, p. 123-132, 2005.

WALTERA, J.; NAGYB, L.; HEINB, R.; RASCHERC, U.; BEIERKUHNLEINB, C.; WILLNERD, E.; JENTSCHE, A. Do plants remember drought? **Environmental and Experimental Botany**, v. 71, p. 34-40, 2011.

WANG, W.; VINOCUR, B.; ALTMAN, A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. **Planta**, v. 218, n. 1, p. 1-14, 2003.

WELLBURN, A. R. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. **Journal of Plant Physiology**, v. 144, p. 307-313, 1994.

YAHAYA, M. P. **The availability of rubberwood resources in peninsular Malaysia up to year 2000 and beyond**. Kuala Lumpur: Forest Research Institute Malaysia, 1998. 35 p.