UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

**ROQUE ALVES DA SILVA JÚNIOR** 

# ALTERAÇÕES FISIOLÓGICAS EM CLONES DE SERINGUEIRA (Hevea brasiliensis) SUBMETIDOS AO DÉFICIT HÍDRICO

VITÓRIA 2014

## ALTERAÇÕES FISIOLÓGICAS EM CLONES DE SERINGUEIRA (*Hevea brasiliensis*) SUBMETIDOS AO DÉFICIT HÍDRICO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Humanas e Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte dos requisitos para obtenção do Grau de Mestre em Biologia Vegetal, Área de Concentração: Fisiologia Vegetal. Orientador: Prof. DSc. Antelmo Ralph Falqueto

Co-orientador: Profa. DSc. Diolina Moura Silva

VITÓRIA 2014 Dados Internacionais de Catalogação-na-publicação (CIP) (Biblioteca Central da Universidade Federal do Espírito Santo, ES, Brasil)

Silva Júnior, Roque Alves da, 1982-

S586a Alterações fisiológicas em clones de seringueira (*Hevea brasiliensis*) submetidos ao deficit hídrico / Roque Alves da Silva Júnior. – 2014.

47 f. : il.

Orientador: Antelmo Ralph Falqueto. Coorientador: Diolina Moura Silva.

Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais.

1. Seringueira. 2. Fluorescência. 3. Ecofisiologia. I. Falqueto, Antelmo Ralph, 1979-. II. Silva, Diolina Moura. II. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Humanas e Naturais. IV. Título.

CDU: 57

## ROQUE ALVES DA SILVA JÚNIOR

#### "ALTERAÇÕES FISIOLÓGICAS EM CLONES DE SERINGUEIRA (hevea brasiliensis) SUBMETIDOS AO DÉFICIT HÍDRICO"

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Humanas e Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Biologia Vegetal na área de concentração Fisiologia Vegetal.

Aprovada em 28 de Julho de 2014.

#### COMISSÃO EXAMINADORA

Prof<sup>o</sup> Dr<sup>o</sup> Antelmo Ralph Falqueto Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal-UFES Orientador

Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Diolina Moura Silva Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal - UFES **Co-orientador** 

Profa. Dra. Viviana Borges Corte Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal - UFES Examinador Interno

Prof<sup>o</sup> Dr<sup>o</sup> Fábio Luiz Partelli CEUNES-UFES Examinador Externo

#### AGRADECIMENTOS

Agradeço à Universidade Federal do Espírito Santo, especialmente ao Depto. de Ciências Biológicas, pela oportunidade concedida para a realização deste curso, pela infraestrutura disponibilizada.

Ao Prof. Antelmo Ralph Falqueto, por acreditar na seriedade deste trabalho e auxiliar na construção do mesmo, orientando-me com paciência e dedicação.

À Profa. Diolina Moura Silva, pelas aulas e pela co-orientação que foram de grande valia para a construção do meu aprendizado.

À Profa. Maria do Carmo Pimentel Batitucci, Coordenadora do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV), pela generosidade, disponibilidade, carinho, pelo sorriso sempre aberto e pela delicadeza com que contribuiu para a construção deste trabalho.

Ao colega Marcos Thiago Gaudio Gomes, por ter me acompanhado durante todo o período de coleta de dados, dedicando-se incondicionalmente para a sua realização.

Aos demais colegas do PPGBV pelo apoio e pela amizade que construímos para além das fronteiras da UFES.

À todos os docentes do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, por todo o ensinamento.

À secretaria do PPGBV, em especial ao Ricardo Celestino, pelo companheirismo e amizade.

À NR Seringueira, por perceber a importância do trabalho e doar as mudas que foram utilizadas no experimento.

A minha família, que sempre acreditou no meu potencial e não mediram esforços no apoio para a realização dos meus sonhos.

A Mariana Carneiro Capucho, minha companheira e amiga, pelo carinho e paciência de todos os dias. Agradeço por dividir sua vida comigo e por me ajudar a construir a minha. Faltam palavras para descrever meu amor por você.

#### RESUMO

Esse estudo objetivou investigar, em regime de casa de vegetação, o desempenho fisiológico de duas cultivares jovens e enxertadas de seringueira (Hevea brasiliensis), submetidas à deficiência hídrica e posterior recuperação. Os parâmetros analisados foram o potêncial hídrico foliar ( $\psi_w$ ), taxa de sobrevivência e crescimento após reidratação e a fluorescência transiente da clorofila a. Trinta dias após a aclimatação, o déficit hídrico foi iniciado pela supressão total da água até o potencial hídrico ( $\psi_w$ ) atingir valores críticos (38 dias), seguido por 30 dias de reidratação. Os dois genótipos (RRIM600 e FX3864) apresentaram um comportamentos semelhantes de redução do  $\psi_w$  com o avanço da supressão hídrica. Entretanto, o genótipo FX3864 mostrou-se mais susceptível ao déficit hídrico comprovado por valores que demonstram deficiência no transporte de elétrons no etapa fotoquímica da fotossíntese e por uma menor taxa de sobrevivência após desidratação e menor crescimento e desenvolvimento após a reidratação. RRIM600 apresentou uma maior tolerância à imposição da supressão hídrica, confirmada pelos valores da maioria dos parâmetros analisados e pelo menor tempo necessário para sua recuperação.

**Palavras-chave:** Déficit hídrico. Genótipos. *Hevea brasiliensis*. Fluorescência da clorofila *a.* Reidratação. Seringueira.

#### ABSTRACT

This study aimed to investigate, on a greenhouse, the physiological performance of two young and grafted cultivars (RRIM600 e FX3864) of rubber tree (*Hevea brasiliensis*) subjected to water stress and to recovery during rehydration. The parameters analyzed were leaf water potential ( $\psi_w$ ), survival and growth after rehydration and fluorescence transient of the chlorophyll *a*. Thirty days after acclimatization, the drought was initiated by complete removal of water until the water potential ( $\psi_w$ ) reach critical values (38 days), followed by 30 days of rehydration. Both cultivars showed a similar behavior of  $\psi_w$  decreasing during water suppression and recovery in rehydration. However, the FX3864 genotype was more susceptible to drought proved by figures that show deficiency in electron transport in the photochemical step in photosynthesis and a lower rate of survival after dehydration and reduced growth and development after rehydration. RRIM600 showed a greater physiological plasticity to tolerate the imposition of water suppression confirmed by a smaller decline in the values in the most of the parameters analyzed and by the shortest time necessary for recovery.

**Keywords:** Water deficit. Genotypes. *Hevea brasiliensis.* Chlorophyll a fluorescence. Rehydration. Rubber tree.

#### LISTA DE ILUSTRAÇÕES

**Figura 2** - Potencial hídrico (Ψw) de plantas de seringueira (*Hevea brasiliensis*), variedades RIM600 e FX3864, submetidas ao déficit hídrico......19

## SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO 1	1		
2 OBJETIVOS	3		
2.1 OBJETIVO GERAL	3		
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS 1	4		
3 MATERIAL E MÉTODOS 1	4		
3.1 MATERIAL VEGETAL E CONDIÇÕES DE CULTIVO 1	4		
3.2 POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR (ΨW)1	6		
3.3 TAXA DE SOBREVIVÊNCIA E CRESCIMENTO APÓS REIDRATAÇÃO 1	6		
3.4 AVALIAÇÃO DA CINÉTICA DE EMISSÃO DA FLUORESCÊNCIA TRANSIENTE OU POLIFÁSICA (O-J-I-P)1	6		
3.5 ANÁLISE ESTATÍSTICA1	8		
4 RESULTADOS1	9		
4.1 POTENCIAL HÍDRICO1	9		
4.2 FLUORESCÊNCIA TRANSIENTE DA CLOROFILA A	20		
4.3 BANDAS L E K	22		
4.4 PARÂMETROS TESTE-JIP2	24		
5 DISCUSSÃO29	9		
6 CONCLUSÃO	36		
REFERÊNCIAS			

### 1 INTRODUÇÃO

Pertencente à família Euphorbiaceae, o gênero *Hevea*, nativo da região amazônica, apresenta 11 espécies, sendo o principal representante históricocomercial a espécie *Hevea brasiliensis* (WILLD. ex Adr. de Juss.) MUELL-ARG. Sua domesticação iniciou-se há cerca de 120 anos (GONÇALVES *et al.*, 2006), embora o interesse no estudo de sua cultura tenha sido despertado apenas em 1951, quando o país tornou-se exportador de borracha natural (látex), seu principal produto comercial.

Há uma gama de aplicações industriais para a borracha natural: manufatura de pneus, produtos para uso médico e paramédico, adesivos e calçados. Também, é muito utilizada na indústria de transporte e de produtos bélicos por ser um material com boas propriedades isolantes e impermeabilidade tanto ao ar quanto água (MORENO *et al.*, 2008). MOOIBROEK e CORNISH (2000) descrevem a borracha natural como material estratégico para mais de 40.000 produtos, incluindo 400 artefatos médicos.

O Brasil, que já foi o principal produtor e exportador de borracha no mundo, produz apenas cerca de 1% da produção mundial, o que é insuficiente para o consumo interno, sendo necessária a importação de aproximadamente 65% da borracha consumida no país (VALLE, 2011).

As primeiras tentativas de cultivo da seringueira no Brasil ocorreram na década de 50 nas localidades de Fordilândia e Belterra, no Estado do Pará. Esses plantios, que eram de grande escala, foram inviabilizados pelo ataque do fungo *Microcyclus ulei*, causador da doença "Mal das folhas" que acarreta morte dos folíolos e drástica queda na produção de látex (EMBRAPA, 1979; PERALTA *et al.*,1990).

Embora a seringueira (*Hevea* spp.) seja uma cultura originária de região de clima tropical e úmido (INTERNATIONAL RUBBER STUDY GROUP, 2004), seu cultivo espalhou-se por todo o Brasil, ou seja, para áreas não tradicionais de cultivo, onde sua exploração comercial torna-se viável e com possibilidade de não sofrer efeito severo do ataque do fungo *Microcyclus ulei*. Contudo, as condições climáticas destas novas regiões, não tradicionais de cultivo da seringueira, apresentam períodos mais definidos e intensos de deficiência hídrica (MACEDO, 2002).

Sob condições de seca, a principal mudança adaptativa temporária que previne maior perda de água pelas plantas é a diminuição da condutância estomática, resultando na redução da taxa fotossintética. Em virtude da diminuição na atividade do ciclo de Calvin, um excesso de energia fotoquímica não é dissipado. Sob condições de alta luminosidade, o desequilíbrio entre o transporte de elétrons e as taxas de fixação de CO<sub>2</sub> pode resultar na produção de espécies ativas de oxigênio (EAO) (MITTLER, 2002).

O efeito da deficiência hídrica sobre as plantas é complexo, não havendo um mecanismo universal de resistência à seca, pois as plantas respondem através de vários processos adaptativos à escassez de água, como por exemplo, a capacidade de reduzir o potencial hídrico (NOGUEIRA *et al.*, 2005). Sob condições de déficit hídrico, uma variedade de processos fisiológicos, como por exemplo, captura da radiação solar, condutância estomática, transpiração, transporte de elétrons, fotossíntese e respiração, é afetada, retardando o crescimento e reduzindo a produtividade agrícola (QING *et al.*, 2001; LAWLOR e CORNIC, 2002; PARRY *et al.*, 2002; LIU e HUANG, 2008; HSIAO *et al.*, 2010).

No estudo da tolerância ou da sensibilidade ao déficit hídrico em diferentes espécies e genótipos de plantas, a fluorescência da clorofila *a* tem sido amplamente usada (OUKARROUM *et al.*, 2009; GONÇALVES *et al.*, 2010 MARTINAZZO *et al.*, 2013; SANTOS *et al.*, 2014) e diversos autores correlacionaram a diminuição da capacidade fotoquímica do fotossistema II (FS II), o que está diretamente relacionado à atividade fotossintética, com o avanço do déficit hídrico (OUKARROUM *et al.*, 2009; GONÇALVES *et al.*, 2010; GOMES, 2011).

A análise de fluorescência da clorofila *a* é um importante técnica para avaliar a eficiência da fotossíntese da planta, especialmente do comportamento de FSII (STRASSER *et al.*, 2010). Esta técnica permite o rápido acúmulo de informações sobre os processos fotoquímicos e não-fotoquímicos que ocorrem nos tilacóides dos cloroplastos (YUSUF *et al.*, 2010) e possibilita o estudo das características relativas à absorção e capacidade de transferência de energia da luz para a cadeia de transporte de elétrons e alterações na conformação das tilacóides (THOREN *et al.*, 2010). Este método rápido e não destrutivo tem sido frequentemente usado para detectar os efeitos do estresse sobre o processo fotossintético (YUSUF *et al.*, 2010; SOUSA *et al.*, 2014).

A cinética da emissão de fluorescência estabelece um aumento polifásico do valor inicial ao máximo, que inclui os passos O-J-I-P. Sua análise permite, *in vitro* e *in vivo*, uma avaliação da vitalidade de plantas em termos de parâmetros biofísicos, quantificando a conservação de energia na fotossíntese (TSIMILLI-MICHAEL e STRASSER, 2008). As variações ambientais podem causar alterações na fluorescência transitória O-J-I-P da clorofila *a*.

Para uma maior produção de látex, são necessários estudos que avaliem os mecanismos ecofisiológicos de tolerância de variedades de seringueira ao déficit hídrico, possibilitando a seleção de materiais genéticos mais produtivos e adaptados a regiões de clima árido.

### **2 OBJETIVOS**

#### 2.1 Objetivo geral

Avaliar as respostas ecofisiológicas de plantas jovens e enxertadas de duas variedades de seringueira (RRIM600 e FX3864) submetidas ao déficit hídrico.

#### 2.2. Objetivos específicos

- 2.2.1. Verificar o impacto do déficit hídrico sobre a fluorescência da clorofila *a*;
- 2.2.2. Comparar como o estresse hídrico resulta em alterações significativas nos parâmetros biofísicos avaliados para as diferentes variedades estudadas;
- 2.2.3. Relacionar a atividade fotoquímica do fotossistema II com a taxa da sobrevivência de ambas as variedades;

## **3 MATERIAL E MÉTODOS**

#### 3.1 Material vegetal e condições de cultivo

O experimento foi desenvolvido em casa de vegetação na Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória/ES. Enxertos de seringueira (*Hevea brasiliensis* L.) com um ano de idade foram utilizados e as variedades estudadas foram o RRIM600 e o FX3864, com o porta enxerto do genótipo RRIM600 com diâmetro entre 5 a 7 centímetros (Figura 1). Os genótipos cultivados amplamente pelos agricultores do Estado do Espírito Santo são utilizados no Programa de Desenvolvimento da Heveicultura Capixaba (PROBORES), criado pelo INCAPER (Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência técnica e Extensão Rural), que, juntamente com agricultores e empresários capixabas, visa à ampliação do cultivo de seringueira de 10 mil hectares para 75 mil hectares até o ano de 2025 no Espírito Santo. As mudas foram fornecidas pela NR Seringueira, empresa especializada no fornecimento de mudas, localizado no município de Linhares, ES.



FIGURA 1 - Imagens dos genótipos de seringueira (*Hevea brasiliensis*) utilizados no experimento - RRIM600 (A e B) e Fx3864 (C e D).

Até um ano após a enxertia, cada planta foi cultivada em saco plástico (3 L), contendo como substrato uma mistura de terra e areia na proporção 3:2, em um dos viveiros da NR Seringueira, no município de Linhares (ES). Em seguida, cada planta foi transplantada em vasos de 20 litros, com substrato umidificado, contendo areia, terra e húmus na proporção de 3:4:3. As plantas foram mantidas em condição de casa de vegetação, durante 30 dias para aclimatação sendo irrigadas de 2 em 2 dias mantendo-se o nível de água do solo próximo à capacidade de campo até o início dos tratamentos.

Após 30 dias de aclimatação, as plantas foram induzidas aos tratamentos, que consistiram em dois regimes hídricos: condição de controle (plantas que permaneceram sob irrigação diária, mantendo-se o solo próximo da capacidade de campo) e suspensão total da irrigação. Esta metodologia objetivou a simulação dos efeitos de uma estiagem prolongada nas condições de campo.

Avaliações do potencial hídrico foliar ( $\psi_w$ ) e da fluorescência da clorofila *a* (fluorescência transiente da clorofila *a* e teste JIP) foram feitas aos 0, 28, 36 e 38 dias após suspensão hídrica (DASH). Após 38 DASH, quando o valor do potencial hídrico ( $\psi_w$ ) atingiu valores críticos (aproximadamente - 2,0 MPa) e tornou-se impossível a realização das medições devido ao murchamento e queda das folhas, as plantas foram reidratadas por meio da irrigação diária mantendo os vasos próximos à sua capacidade de campo. O período de reidratação foi de 30

dias. A taxa de sobrevivência, o crescimento e desenvolvimento dos enxertos de ambas as variedades foram comparados.

#### 3.2 Potencial hídrico foliar (ψ<sub>w</sub>)

O potencial hídrico foliar ( $\psi_w$ ) foi medido usando uma bomba de pressão de acordo com Scholander *et al.* (1965). Todas as medidas foram feitas em folhas maduras completamente expandidas (segundo ou terceiro nó a contar do ápice da porta-enxerto para a base), sempre na antemanhã (entre 04:30 e 05:30 horas), em temperatura média de 17º Celsius, para evitar os efeitos inibitórios da luminosidade e da temperatura sobre o potencial hídrico.

#### 3.3 Taxa de sobrevivência e crescimento após reidratação

Após os 38 DASH, todas as plantas sob tratamento de suspensão hídrica (28 indivíduos de cada uma das variedades) foram hidratadas diariamente durante 30 dias. Após esse período, plantas que não apresentaram rebrota ou qualquer sinal de sobrevivência foram diagnosticadas como mortas, enquanto indivíduos sobreviventes tiveram a altura de seus enxertos medidos utilizando uma trena. Os resultados obtidos em relação à taxa de sobrevivência e crescimento dos enxertos após 30 dias de hidratação foram comparados entre as variedades estudadas.

### 3.4 Cinética de emissão da fluorescência transiente ou polifásica (O-J-I-P)

A fluorescência transiente da clorofila *a* foi determinada utilizando-se um fluorômetro portátil Handy-PEA (Hanstech, King's Lynn, Norkfolk, UK). Previamente às leituras, as folhas foram adaptadas ao escuro (uso de clipes foliares) durante 30 minutos, período suficiente para a oxidação completa do sistema fotossintético de transporte de elétrons. A emissão de fluorescência foi induzida em uma área de 4 mm de diâmetro da folha pela exposição da amostra a um pulso de luz vermelha (pico 650 nm) numa intensidade de cerca de 3.000 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. As intensidades de fluorescência foram medidas entre 50 µs e 1 s, conforme metodologia seguida por TSIMILI-MICHAEL e STRASSER (2008). A fluorescência transiente OJIP foi analisada de acordo com o teste JIP (STRASSER & STRASSER, 1995) e seus parâmetros analisados através do software Biolyzer (Laboratório de Bioenergética, Universidade de Genebra, Suíça).

A intensidade da fluorescência transiente da clorofila *a* foi comparada entre os tratamentos e os dias de medição sendo normalizada como fluorescência variável relativa entre os passo O e P utilizando a fórmula ( $V_{OP}=(F_t-F_0) / (F_M-F_0)$ ) (YUSUF *et al.*, 2010) e a diferença cinética entre os pontos O e P [ $V_{OP} = (V_{OP}$ ( $T_{ratamento}$ ) -  $V_{OP}$  (Controle)], revelou bandas que são normalmente ocultas entre as passos O e P da curva OJIP (STRASSER *et al.*, 2004). A banda K foi obtida através do calculo entre as diferenças cinéticas [ $V_{OK} = (F_t - F_0) / (F_K - F_0)$ ] entre os pontos O (50 µs) e K (300 µs) das plantas submetidas ao estresse e as plantas controle, e a banda L entre os pontos O (50 µs) e J (2 ms) a partir do calculo da diferença cinética [ $V_{OJ} = (F_t - F_0) / (F_J - F_0)$  dos tratamentos em relação aos controles.

Para melhor explicar o comportamento das curvas OJKLIP e detalhar a cinética da fluorescencia da clorofila *a*, foi utilizado o teste JIP, que a partir da análise de parâmetros básicos como  $F_0$  (F em 50 s, quando todos os centros de reação do FS II estão abertos), F100 µs, F300 µs, FJ, FI, e  $F_M$  (quando há redução total de todos os centros de reação) conduziu ao cálculo e derivação de uma variedade de parâmetros específicos da fluorescência (Tabela 1), os quais fornecem informações estruturais e funcionais do FSII (STRASSER e STRASSER, 1995).

Tabela 1- Lista de abreviaturas de alguns parâmetros obtidos do Teste JIP extraídos das curvas OJIP da fluorescência transiente da clorofila *a* (STRASSER e STRASSER, 1995)

Parâmetro	Fórmula	Descrição
Ft		Intensidade da fluorescência no tempo t após início da iluminação actínica
F <sub>0</sub>	F1 = F <sub>50 μs</sub>	Intensidade da fluorescência inicial (no Handy PEA = 50 µs)
F <sub>M</sub>		Intensidade da fluorescência máxima (= passo P)
Vt	$V_t = (F_t - F_O)/(F_M - F_O)$	Índice da fluorescência variável no tempo t
V <sub>ок</sub>	$W_{OK} = (F_t - F_O)/(F_K - F_O)$	Índice de fluorescência variável relativa entre $F_0 - F_K$
V <sub>OJ</sub>	$W_{OJ} = (F_t - F_O)/(F_J - F_O)$	Índice da fluorescência variável relativa entre F <sub>0-</sub> F <sub>J</sub>
φPo	$\phi P_0 = 1 - F_0 / F_M$	Rendimento quântico fotoquímico máximo do FS II
φΕο	$\phi Eo = (1 - F_0 / F_M)(1 - V_J)$	Rendimento quântico do transporte de elétron (ET)
δRo	ōRo = (1−V₁)/(1−VJ)	Probabilidade com que um eletron é captado do intersistema e transferido para redução dos aceptores finais no lado aceptor do FS I (RE)
φRo	φRo = φPo. ΨEo. δRo = φ Po(1-VI)	Rendimento quântico para redução dos aceptores de elétrons no lado aceptor do FS I
ABS/RC	$ABS/RC = (M_0/V_J)/(1-F_0/F_M)$	Fluxo de absorção por centro de reação
TR <sub>0</sub> /RC	$TR_0/RC = M_0/V_J$	Fluxo de energia capturada por centro de reação
ET <sub>0</sub> /RC	$ET_0/RC = M_0 (1/V_J)(1-V_J)$	Fluxo de transporte de elétrons por centro de reação
RE <sub>0</sub> /RC	$RE_0/RC=M_0 (1/V_J)\psi E_0 \delta R_0$	Fluxo de redução de elétrons nos aceptores finais do FS I por centro de reação
DI <sub>0</sub> /RC	DI <sub>0</sub> /RC = ABS/RC - TR <sub>0</sub> /RC	Fluxo de energia dissipada por centro de reação
PI <sub>ABS</sub>	PI <sub>ABS</sub> ≡ (γ <sub>RC</sub> /1− γ <sub>RC</sub> ). (φP <sub>o</sub> /1− φP <sub>o</sub> ). (ΨE <sub>o</sub> /1− ΨE <sub>o</sub> )	Índice de Desempenho (potencial) para a conservação de energia a partir de um elétron exicitado para a redução de receptores de elétrons do intersistema
PI TOTAL	PI <sub>TOTAL</sub> ≡ PI <sub>ABS</sub> . (δRo/1−δRo)	Índice de Desempenho (potencial) para a conservação de energia a partir de um elétron excitado para a redução de receptores finais do FS I

## 3.5 ANÁLISE ESTATÍSTICA

O experimento foi realizado em delineamento experimental inteiramente casualizado (DIC), com cinco repetições por tratamento. Cada repetição foi composta por uma planta. Os dados foram submetidos à análise de

variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

### 4 RESULTADOS

#### 4.1 Potencial hídrico

As leituras foram realizadas esporadicamente do dia 0 aos 38 DASH, porém, uma redução do potencial hídrico ( $\psi_w$ ) só foi evidente no 38° dia em ambas as variedades, em relação aos tratamentos controle (Figura 2), com média de -1,85 e -1,57MPa para RRIM600 e FX3864, respectivamente. Estes valores de  $\psi_w$  representam uma redução de, aproximadamente, quatro vezes comparativamente às plantas controle, o que permitiu a visualização de murcha, queda das folhas e seca nos enxertos (Figura 3).



Figura 2- Potencial hídrico ( $\psi_w$ ) de plantas de seringueira (*Hevea brasiliensis*), variedades RRIM600 e FX3864, submetidas ao déficit hídrico. As letras C e T referem-se ao controle (irrigado diariamente) e tratamento (sem irrigação), respectivamente. Os dados foram apresentados como médias ± erro padrão (n=3). \* = diferença significativa entre clones irrigados e não irrigados (teste Tukey, p < 0,05).



Figura 3- Imagens das duas variedades de seringueira (*Hevea brasiliensis*) submetidas a 38 dias de suspensão hídrica - RRIM600 (A) e FX3864 (B).

A variedade RRIM600 apresentou uma maior taxa de sobrevivência em relação à variedade FX3864 após os 38 dias de suspensão hídrica (Figura 4A) e maior taxa de crescimento dos enxertos após 30 dias de irrigação diária (Figura 4B).



Figura 4- Número de plantas dos genótipos RRIM600 e FX3864 que sobreviveram ao tratamento de suspensão hídrica por 38 dias (A) e suas respectivas taxas de crescimento do enxerto após 30 dias sob hidratação diária (B). Letras minúsculas representam diferença significativa entre as variedades.

#### 4.2 Fluorescência transiente da clorofila a

Nas curvas OJIP da fluorescência transiente da clorofila *a* foram visualizadas três fases distintas: A fase O-J, caracterizada pela redução fotoquímica do aceptor primário de elétrons, Quinona A (Q<sub>A</sub>), dos centros de reação do FSII (STRASSER *et al.*, 1995; LAZAR, 2004); a fase J-I, correspondente à excitação do FSII até a redução da plastoquinona e a fase I-P, a

qual reflete a transferência dos elétrons até o lado aceptor do FSI (OUKARROUM *et al.*, 2009; YUSUF *et al.*, 2010) (Figura 5). Uma variação polifásica característica foi demonstrada nas curvas com os sinais de aumento da intensidade da fluorescência desde um nível O ( $F_0$ ) até um nível máximo ( $F_M$ ), com níveis intermediários J e I bem definidos, demonstrando que todas as amostras estavam fotossinteticamente ativas (Figuras 5A e 5B).

Para melhor comparar o comportamento polifásico das curvas OJIP, foi feita uma normalização em relação aos controles dos valores da fluorescência entre  $F_0$  e  $F_M$  expressa como fluorescência variável relativa,  $V_{0P} = (F_T - F_0)/(F_M - F_0)$  (TSIMILLI-MICHAEL, 2008). Esta normalização permite visualizar com clareza as diferenças das fases O-J, J-I e I-P entre os respectivos tratamentos.

Aos 28 dias, em ambos os tratamentos, observam-se diferenças claras entre as fases da curva OJIP e aumentos visíveis em todas as fases da fluorescência foram observados em ambas as variedades. A variedade FX3864 apresentou valores mais positivos nas fases O-J e I-P, demonstrando menor capacidade dessa variedade de reduzir fotoquimicamente Q<sub>A</sub> e transferir elétrons para o lado aceptor do FSI (Figuras 5C e 5D).

A cinética da fluorescência, calculada como  $\Delta V_{0P}$  ( $\Delta V_{OP} = V_{OPcontrole} - V_{OPtratamento}$ ) é apresentada nas Figuras 5E e 5F. Em ambas as variedades, observou-se que até o 28º DASH as curvas da diferença cinética apresentaram valor próximo de zero. A partir do 28º DASH, as duas variedades apresentaram  $\Delta V_{OP}$  com valores mais positivos para as fases OJ e JI. Porém, aos 38 DASH, os valores de  $\Delta V_{OP}$  foram maiores para a variedade FX3864, atingindo 0,25, enquanto para RRIM600, os valores foram próximos a 0,20 (Figuras 5E e 5F).



Figura 5- Intensidade da fluorescência transiente da clorofila *a* (A e B), fluorescência variável relativa  $(V_{OP} = (F_T - F_0)/(F_M - F_0))$  (C e D) e diferença cinética entre os pontos O e P  $[V_{OP} = (V_{OP(Tratamento}) - V_{OP(Controle)})]$  (E e F) em relação ao controle (dia zero), de folhas adaptadas ao escuro em duas variedades de seringueira (*Hevea brasiliensis*), nos 0, 28, 36 e 38 dias após suspensão hídrica: RRIM600 e FX3864 (n=12).

#### 4.3 Bandas L e K

Os dados da fluorescência transiente da clorofila *a* foram normatizados entre  $F_0 \in F_K$  [(50 e 300µs, respectivamente =  $V_{OK} = (F_t-F_0)/(F_k-F_0)$ ] e  $F_0 \in F_J$  [(5µs e 2ms, respectivamente =  $V_{OJ}$ = ( $F_T$ -  $F_0$ )/( $F_J$ -  $F_0$ )] (OUKARROUM *et al.*, 2007). Subsequentemente, subtraíram-se os valores obtidos para o tratamento (déficit hídrico) dos valores obtidos para o tratamento controle (plantas irrigadas) obtendo-se  $\Delta V_{OK}$  [ $V_{OK}$ =  $V_{OK}$  (défice hídrico) -  $V_{OK}$  (controle)] e  $\Delta V_{OJ}$  [ $V_{OJ}$ =  $V_{OJ}$  (défice hídrico) - $V_{OJ}$  (controle)], possibilitando a visualização das bandas L e K, respectivamente (Figura 6) (STRASSER e STIRBERT, 1998). A partir do 28° DASH, curvas com amplitude positiva para as bandas L e K foram observadas para a variedade RRIM600 (Figuras 6A e 6C). Para FX3864, porém, o aparecimento de bandas L e K positivas somente ocorreu a partir dos 36 DASH (Figuras 6B e 6D). Aos 38° DASH, valores máximos de aproximadamente 0,08 - 0,12 e 0,08 - 0,16 (unidade relativa) foram registrados para  $\Delta V_{OK}$  e  $\Delta V_{OJ}$  em RRIM600 e FX3864, respectivamente (Figura 6).



Figura 6- Diferenças cinéticas entre as curvas da fluorescência da clorofila *a* expresso como  $\Delta V_{OK} = V_{OK(Tratamento)} - V_{OK(Controle)}$  e  $\Delta V_{OJ} = V_{OJ(Tratamento)} - V_{OJ(Controle)}$  evidenciando a banda L e K, respectivamente, em plantas de seringueira (*Hevea brasiliensis*) variedades RRIM600 (A e C) e FX3864 (B e D) após 38 dias após suspensão hídrica. Previamente às leituras, as folhas foram submetidas ao escuro por 30 minutos (n=12).

#### 4.4 Parâmetros do test-JIP

Ao expor uma folha adaptada ao escuro a um pulso de luz saturante (3.000-12.000µmol de fótons.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> entre 0,02 - 1.000ms), a fluorescência aumenta de um nível mínimo (F<sub>0</sub>) para o nível máximo de (F<sub>M</sub>), que é atingido em cerca de 200ms (SCHANSKER *et al.,* 2013). Até 28 DASH, nenhuma variação significativa foi observada nos valores da fluorescência inicial (F<sub>0</sub>) em ambas as variedades de seringueira, com valores próximos a 550 (unidade relativa) (Figuras 7A e 7B). Porém, no 36° DASH, F<sub>0</sub> aumentou progressivamente em ambas as variedades, sendo que a variedade FX3864 apresentou valores estatisticamente superiores em relação à variedade RRIM600, atingindo valores máximos aos 38 DASH (750 e 700 para FX3864 e RRIM600, respectivamente). F<sub>M</sub> não apresentou diferença significativa entre controle e tratamento para ambas as variedades analisadas durante os dias de supressão hídrica (Figuras 7C e 7D).



Figura 7- Fluorescência inicial ( $F_0$ ) e fluorescência máxima ( $F_M$ ) da clorofila *a* nos dias 0, 28, 36 e 38 sob suspensão hídrica nas cultivares de seringueira RRIM600 (A e C) e FX3864 (B e D). Linhas pontilhadas e sólidas representam os controles e plantas sob tratamento de suspensão hídrica, respectivamente. Os dados foram apresentados como médias ± erro padrão (n=12). Letras minúsculas representam diferença significativa entre os dias de medição. \* = diferença significativa entre controle e tratamentos no mesmo período (teste Tukey, p < 0,05).

Em ambas as variedades, os valores de  $\varphi P_0$  foram reduzidos com o déficit hídrico, havendo alteração a partir do 28º DASH. RRIM600 não apresentou diferença significativa dos tratamentos em relação às plantas irrigadas diariamente. Porém, FX3864 apresentou resultados estatisticamente reduzidos em relação a RRIM600 no 38º DASH (Figuras 9A e 9B).

Os valores de  $\varphi E_0$  (Figuras 8C e 8D) reduziram significativamente a partir do 28° dia de supressão hídrica, apresentando diferença estatística já no 36° DASH na variedade FX3864, assumindo valores próximos a 0,35 u.r no 38° dia nas plantas sob tratamento de supressão hídrica.  $\varphi R_0$ , assim como  $\varphi E_0$ , apresentou semelhante diferença entre tratamento e controle durante os 38 dias (Figuras 8E e 8F) notando-se valores abaixo de 0,3 u.r na variedade FX3864 no 38° DASH. Em ambas as variedades sob suspensão hídrica,  $\delta R_0$  apresentaram valores estatisticamente menores, já no 36° dia, apresentando valores entre 0,05 e 0,1 quando os valores do potencial hídrico foliar estavam próximos a -1,7 MPa (38° DASH) (Figuras 8G e 8H).

Durante o presente estudo, nas plantas jovens de seringueira de ambas as variedades mantidas sob constante irrigação, mantiveram seus valores ABS/RC próximos a 1,7 (u.r). Porém, esses valores aumentaram nas plantas submetidas à suspensão hídrica aos 36 e 38 DASH, atingindo valores estatisticamente diferentes e próximos a 3,5 e 2,5 na variedade FX3864 e RRIM600 no 38º DASH, respectivamente (Figuras 9A e 9B). Os valores de TR<sub>0</sub>/RC (fluxo de captura de elétrons por centro de reação) aumentaram nas duas cultivares após 28 DASH, com valores superiores próximos a 1,8 (u.r) para a variedade FX3864 no 38º DASH (Figuras 9C e 9D), enquanto as plantas controles de ambas variedades mantiveram seus valores relativamente constantes durante os 38 dias de experimento.

Apesar de um relativo aumento na variedade FX3864 até o 28º dia de suspensão hídrica, o fluxo de energia direcionado ao transporte de elétrons (ET<sub>0</sub>/RC) foi prejudicado, reduzindo seu valor de 0,75 u.r. para aproximadamente

0,6 u.r no 38º DASH, apresentando diferenças significativas entre tratamento e controle (Figuras 9E e 9F).

DI<sub>0</sub>/RC aumentou significativamente com o déficit hídrico em ambas as variedades (Figuras 9G e 9H). Porém, diferenças entre tratamentos foram observados a partir de 36 DASH para a variedade FX3864. Para a variedade RRIM600, diferenças entre tratamentos foram observadas somente ao final do experimento (38 DASH). DI<sub>0</sub>/RC foi maior aos 38 DASH para a variedade FX3864 (1,7 u.r para a variedade FX3864 e 0,8 u.r para RRIM600) (Figuras 9G e 9H).

O índice de vitalidade ou P<sub>1</sub> (*performance índex*) foi mais um parâmetro utilizado para analisar as respostas das variedades de seringueira ao déficit hídrico. Trata-se de um parâmetro da fluorescência da clorofila que fornece informações à cerca da vitalidade das plantas (MEHTA *et al.*, 2010). O PI<sub>ABS</sub> refere-se à conservação de energia de fótons absorvidos pelo FS II (ABS), captura da energia de excitação (TR) e conversão da excitação de energia para o transporte de elétrons (ET) do intersistema (STRASSER *et al.*, 2000).

No presente estudo, respostas em relação aos índices de desempenho foram semelhantes entre as cultivares mantidas sob suspensão hídrica (Figura 10). Até o 28º DASH, os valores de Pl<sub>ABS</sub> se mantiveram constantes entre as plantas controle e as submetidas a suspensão hídrica, com valores próximos a 4,5 (Figuras 10A e 10B), enquanto as plantas controle mantiveram seus valores até o 38º dia. Ambas as variedades submetidas à suspensão hídrica apresentaram redução dos valores de Pl<sub>ABS</sub> ao longo do experimento, atingindo valores próximos a 1,5. Porém, a variedade FX3864 apresentou diminuição significativa no 36º DASH, fato não observado na variedade RRIM600. Para Pl<sub>TOTAL</sub>, ambas as variedades apresentaram diferença significativa no 36º e 38º dia de supressão hídrica em relação as plantas controle, mas não houve diferença evidente entre as variedades, assumindo valores próximos a 05 u.r no 38º DASH (Figuras 10C e 10D).



Figura 8- Rendimento quântico para cascata de energia nos dias 0, 28, 36 e 38 dias após suspensão hídrica em duas cultivares de seringueira: RRIM600 e FX3864 em que as linhas pontilhadas representam os controles e a linha sólida , as plantas sob tratamento de suspensão hídrica. Rendimento quântico máximo do FS II (A e B); Máximo rendimento quântico de transporte de energia entre o FS II e FS I (C e D); Rendimento quântico da redução para os aceptores finais do FS I (E e F); Maximo rendimento quântico de fótons absorvidos pelo FS II e transportado da água até os aceptores de elétrons do FS II (G e H). Os dados foram apresentados como médias  $\pm$  erro padrão (n=12). Letras minúsculas representam diferença significativa entre os dias de medição. \* = diferença significativa entre controle e tratamentos no mesmo período (teste Tukey, p < 0,05).



Figura 9- Atividades expressas por centro de reação do FS II nos em 0, 28, 36 e 38 dias após suspensão hídrica nas cultivares de seringueira RRIM600 e FX3864. Linhas pontilhadas e sólidas representam os controles e plantas sob tratamento de suspensão hídrica, respectivamente. Fluxo de absorção de energia por centro de reação (A e B); Fluxo de captura de energia por centro de reação (C e D); Fluxo de transporte de energia por centro de reação (E e F) e fluxo de energia dissipada por centro de reação (G e H). Os dados foram apresentados como médias  $\pm$  erro padrão (n=12). Letras minúsculas representam diferença significativa entre os dias de medição. \* = diferença significativa entre controle e tratamentos no mesmo período (teste Tukey, p < 0,05).



Figura 10- Índices de desempenho em 0, 28, 36 e 38 dias após suspensão hídrica em duas cultivares de seringueira: RRIM600 e FX3864, em que as linhas pontilhadas representam os controles e a linha sólida, as plantas sob tratamento de suspensão hídrica: Índice de desempenho para a conservação de energia de fotóns absorvidos pelo FS II para a redução do intersistema aceitadores de elétrons (A e B); Índice de desempenho para a conservação de energia dos fótons absorvidos pelo FS II para a redução dos aceptores finais do FS I (C e D). Os dados foram apresentados como médias  $\pm$  erro padrão (n=12). Letras minúsculas representam diferença significativa entre os dias de medição. \* = diferença significativa entre controle e tratamentos no mesmo período (teste Tukey, p < 0,05).

## 6 DISCUSSÃO

Observada a semelhança na manutenção de água nos tecidos foliares em ambas as variedades, RRIM600 apresentou uma maior taxa de sobrevivência em relação à variedade FX3864 após os 38 DASH (Figura 4A) e maior taxa de crescimento dos enxertos após 30 dias de irrigação diária (Figura 4B), demonstrando uma maior eficiência no uso da água por essa variedade. GUIMARÃES *et al. (*2006) e SANTOS *et al.* (2010) relatam que pequenas diferenças no potencial de água na folha podem ser verificadas quando as plantas já passaram por déficits hídricos e acionaram mecanismos de tolerância. Mesmo havendo variações ao longo do dia (déficit de curto prazo) em plantas irrigadas, o potencial da água na folha tem sido utilizado em estudos das relações hídricas dos vegetais, representando um bom indicador do estado hídrico da planta, podendo ser utilizado como critério para irrigação em sistemas de monitoramento (YATAPANAGE e SO, 2001).

Análises da fluorescência transiente da clorofila *a*, mostraram que a deficiência hídrica aplicada às duas variedades de *Hevea brasiliensis*, comprometeu processos fundamentais na etapa fotoquímica da fotossíntese. O aumento da intensidade da fluorescência percebido nas variedades sob supressão hídrica, de acordo com TÓTH *et al.* (2005), está principalmente relacionado ao estado redox de Q<sub>A</sub>, o bloqueio de sua reoxidação leva para uma alteração da cinética de indução da fluorescência da clorofila.

Resultados semelhantes em relação à queda no potencial hídrico foliar e diminuição da taxa fotossintética foram obtidos por SANTOS *et al.* (2014), que sob 21 dias com suspensão da irrigação, o milho apresentou a maior redução do potencial hídrico (248%) e fotossíntese (53%) quando comparado às plantas bem hidratadas. Plantas de sorgo apresentaram redução de 212% e 26%, enquanto a braquiária mostrou valores menores em 105% e 31%, respectivamente, para os mesmos parâmetros (SANTOS *et al.*, 2014).

Os valores mais positivos da fluorescência nas fases O-J e I-P para a variedade FX3864 nos 28, 36 e 38 DASH demonstram uma menor capacidade dessa variedade de reduzir fotoquimicamente Q<sub>A</sub> e transferir elétrons para o lado aceptor do FS I, demonstrando que quando submetida à deficiência hídrica,

possui um menor aproveitamento da energia luminosa para a realização dos eventos fotoquímicos da fotossíntese.

A partir do 28° DASH, a variedade RRIM600 já apresentou  $\Delta V_{OP}$  com valores mais positivos para as fases OJ e JI, demonstrando danos ao aparato fotossintético. Embora a prévia sensibilidade demonstrada pela variedade RRIM600, os valores de  $\Delta V_{OP}$  não foram elevados de forma evidente no decorrer da suspensão hídrica quando comparados ao 36° e ao 38° dias na variedade FX3864, caracterizando uma menor capacidade de reoxidação de Q<sub>A</sub><sup>-</sup> no FS II nesta variedade. Tais resultados também foram encontrados por PRAKASH *et al.* (2003) atribuindo aos valores positivos de  $\Delta V_{OP}$  às folhas em processo de senescência, evidenciando uma menor eficiência de transporte de elétrons para além da quinona primária do FS II (Q<sub>A</sub><sup>-</sup>).

O aparecimento de valores mais positivos para a banda L, no 38º dia para a variedade FX3864, é um indicador de baixa conectividade de energia (agrupamento) das unidades do FS II (STRASSER & STIRBET, 1998). De acordo com YUSUF *et al.* (2010), valores mais positivos para a banda L indicam perda da conectividade entre as unidades do FS II. Este fato foi relatado por HOLLAND *et al.* (2013), trabalhando com o aparato fotossintético em *Quercus* sp. durante a senescência. A alta conectividade resulta numa melhor utilização da energia de excitação e uma melhor estabilidade do sistema (STRASSER *et al.*, 2004).

Dados semelhantes foram obtidos por GOMES *et al.* (2011) em variedades de maracujá e OUKARROUM *et al.* (2007) em variedades de cevada, que, correlativamente aos resultados obtidos neste estudo, os valores de  $\Delta V_{OK}$  (banda L) aumentaram prejudicando a conectividade entre as unidades do FS II após o período de escassez hídrica.

O déficit hídrico resultou em comportamentos distintos para a Banda K entre as variedades. Em RRIM600, banda K com amplitude positiva foi obtida somente após 28 dias de déficit hídrico, com valores próximos a 0,08 ao 38º dia (Figura 6A). Por outro lado, em FX3864, amplitudes positivas para a banda K foram observadas somente após o 36º dia de déficit hídrico, sendo que ao 38º dia os valores foram próximos a 0,15 para  $\Delta V_{OJ}$  (Figura 6B).

A banda K também pode ser visualizada em plantas submetidas à estresse por altas temperaturas (LAZAR *et al.*, 1997; TÓTH *et al.*, 2005) e também por déficit hídrico (DE RONDE *et al.*, 2004; PINIOR *et al.*, 2005; OUKARROUM *et al*, 2007). Sua análise fornece informações importantes à cerca do desbalanço entre os fluxos de elétrons do lado aceptor e doador do FS II, e pode, por isso, ser utilizada como um indicador específico de injúrias fisiológicas causadas pelo déficit hídrico no complexo de evolução do oxigênio (especialmente do complexo de manganês) e diminuição do tamanho da antena funcional do FS II quando atinge valores positivos (XIANG *et al.*, 2013).

STRASSER (1997), utilizando a fluorescência transiente da clorofila *a* para avaliar a atividade do lado doador do FS II, concluiu que a deficiência no fluxo de elétrons do lado doador para o centro de reação do FS II foi causada por inibições na transferência de elétrons do complexo de evolução do oxigênio (CEO) para o doador secundário de elétrons, tirosina Z (Y<sub>Z</sub>), a qual, por conseguinte, reduz o P680<sup>+</sup>. Essa inibição na transferência de elétrons deve-se aos danos causados em nível de CEO, os quais comprometem as reações de oxidação da água e posterior liberação dos elétrons para Y<sub>Z</sub>, fato ocorrido com maior intensidade nos 36 e 38 DASH para a variedade FX3864, demonstrados por valores mais positivos da banda K em relação a RRIM600.

O aparecimento da banda K pode estar relacionado tanto com o aumento do tamanho da antena FS II, como a um índice mais alto de clorofila (ADAMSKI, *et al.*, 2011). Quanto mais pronunciadas as bandas L e K no decorrer da suspensão hídrica, sugere-se que a funcionalidade de FS II é alterada devido ao baixo potencial hídrico foliar.

O aumento em Fo tem sido atribuído à inativação do fotossistema II, como resultado do dano na proteína D1, sem descartar a possibilidade do desprendimento do complexo coletor de luz do complexo central do fotossistema II (DIAS, *et al.*; 2007). Neste estudo, os resultados evidenciaram maiores valores de F<sub>0</sub> para a variedade FX3864 no 36º e 38º DASH e, de acordo com CRUZ *et al.*, (2009), mostram que a fração da energia absorvida pelo complexo antena por esta variedade não foi transmitida, ou seja, foi absorvida em menor quantidade, provocando maiores alterações na capacidade fotossintética em decorrência de estresse causado por deficiência hídrica. Admite-se que a fluorescência inicial é originada das moléculas de clorofilas do sistema antena do FS II, não ligadas aos centros de reação, e a energia de excitação gerada nesses pigmentos não é extinta pelos centros de reação abertos, o que permite a elevação da intensidade de F<sub>0</sub> (BACARIN & MOSQUIM, 2002).

A fluorescência máxima (F<sub>M</sub>) também se encontra situada dentro do estágio rápido da fluorescência, e indica a intensidade máxima de fluorescência que ocorre quando praticamente toda Q<sub>A</sub> está reduzida e os centros de reação são incapazes de aumentar as reações fotoquímicas, atingindo sua capacidade máxima (BAKER e ROSENQVST, 2004). Durante os 38 dias de manutenção dos dois tratamentos, as plantas submetidas à suspensão hídrica não apresentaram variações significativas tanto em relação aos seus controles, quanto entre as variedades analisadas.

O aumento no fluxo de absorção (ABS/RC) e captura (TRo/RC) para a cultivar FX3864 demonstra de acordo com SCHOCK *et al.*, (2014) que o estado de excitação das moléculas do complexo antena que canaliza a transferência de energia, até os centros de reação, foi capaz de reduzir a feoftina iniciando a cadeia de oxirredução da fase fotoquímica da fotossíntese. Porém, o transporte (ETo/RC) dessa energia foi prejudicado, resultando para esta cultivar um aumento crescente no fluxo específico de dissipação da energia ao nível das clorofilas do sistema antena, DI<sub>0</sub>/RC (Figuras 8G e 8H). O aparente aumento do tamanho do sistema antena deve-se à necessidade das plantas em aumentar sua capacidade de absorver energia, pois boa parte desta, esta sendo dissipada (SOUSA *et al.*, 2014). No 38º dia de supressão hídrica, os valores de DI<sub>0</sub>/RC foram significativamente maiores em FX3864.

Os valores de DI<sub>0</sub>/RC podem ser influenciados pela razão de centros de reação ativos e inativos. No presente estudo, os aumentos significativos de DI<sub>0</sub>/RC observados em FX3864 podem estar refletindo a inativação de centros de reação como resposta ao déficit hídrico, evidenciando uma maior sensibilidade desta variedade à deficiência hídrica.

De acordo com SILVA *et al.* (2010), sob déficit hídrico, as plantas ativam mecanismos específicos para a dissipação da energia de excitação em excesso, o que eleva os valores da razão DI<sub>0</sub>/RC. Elevados valores de DI<sub>0</sub>/RC estão associados à ocorrência da fotoinibição. É válido ressaltar que processos fotoinibitórios estão relacionados também à reduções na eficiência máxima de captura de energia de excitação, ou  $F_V/F_M$  (DEMMIG e BJÖRKMAN, 1987).

A energia absorvida durante o processo foi liberada na forma de calor e na transferência para outras moléculas, como demonstra a variável DI<sub>0</sub>/RC (rendimento quântico da energia de dissipação) (Figuras 8G e 8H) que aumentou após os 28 dias nas plantas submetidas à suspensão hídrica.

Estes resultados indicam uma maior fotoinibição para a variedade FX3864, uma vez que houve redução do transporte de elétrons e o aumento do

desvio da energia luminosa absorvida em direção a dissipação na forma de calor, para minimizar o efeito da super excitação de FS II (ARAÚJO e DEMINICIS, 2009). Além disso, a fotoinibição para esta variedade também pode estar relacionada ao fato apresentar ausência de pigmentos antocianinas nas folhas (FIGUEIRA e CASCARDO, 2001) que desempenham um papel fotoprotetor.

 $\phi P_0$ , associado ao fluxo específico de dissipação da energia ao nível das clorofilas do sistema antena e Dl<sub>0</sub>/RC, tem sido utilizados para caracterizar eventos de fotoinibição em plantas. Neste estudo, esta inibição mostrou-se mais acentuada em FX3864 demonstrando uma menor tolerância fotoquímica ao déficit hídrico. Reduções na eficiência quântica máxima do FS II são características em eventos de déficit hídrico. Ennajeh *et al.* (2009), trabalhando com cultivares de oliveiras tolerantes e sensíveis à seca, também encontrou um declínio de  $\phi P_0$  à medida que o processo de supressão hídrica foi tornando-se mais severo. Reduções em  $\phi P_0$  implicam na alteração da eficiência no processo de conversão fotoquímica, o que pode sugerir danos e possível inibição da atividade do FS II (RANJBARFORDOEI *et al.*, 2006).

Vários autores têm sugerido que os índices de desempenho, PI<sub>ABS</sub> e PI<sub>TOTAL</sub>, representam melhor a eficiência do fluxo energético na cadeia de transporte de elétrons da fotossíntese, por serem parâmetros que incorporam vários indicadores da fluorescência da clorofila *a* (YUSUF *et al.*, 2010; MARTINAZZO *et al.*, 2013). Durante as avaliações, os índices de desempenho para as duas variedades sob supressão hídrica diminuíram em relação aos controles, refletindo em praticamente todo o processo fotoquímico das plantas, desde a captura dos elétrons no centro de reação do FS II, com posterior redução de  $Q_A$ , seguindo para o intersistema até a redução dos aceptores finais do FS I (GOMES *et al.*, 2011). Um aumento em ABS/RC, DI<sub>0</sub>/RC, associada à redução na  $\phi E_0$ ,  $\phi R_0$  causando uma diminuição dos índices de desempenho, foram resultados também obtidos por SOUSA *et al.* (2014) ao expor três tipos de arroz à doses crescentes de herbicidas.

## 7 Conclusão

O decréscimo no potencial hídrico foliar afetou significativamente a etapa fotoquímica em plantas jovens enxertadas de seringueira, sendo que a cultivar FX3864 apresentou uma menor capacidade para tolerar a imposição da supressão hídrica, devido tanto às alterações no transporte de elétrons quanto ao um aumento no fluxo de dissipação da energia luminosa em calor.

Plantas jovens da variedade RRIM600, através de uma melhor utilização da energia luminosa, apresentam vantagens em relação à variedade FX3864 em locais de baixa pluviosidade, como grande parte do território capixaba.

### REFERÊNCIAS

ADAMSKI, J. M.; PETERS, J. A.; DANIELOVSKI, R.;BACARIM, M.A. Excess ironinduced changes in the photosynthetic characteristics of sweet potato. **Journal of Plant Physiology**, v. 168, p. 2056 -2062, 2011.

ARAÚJO, S. A. C.; DEMINICIS, B. B. Revisão: Fotoinibição da Fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 7, p. 463-472, 2009.

ARUNYANARK, A.; JOGLOY, S.; AKKASAENG, C.; VORASOOT, N.; KESMALA, T.; NAGESWARA RAO, R. C.; WRIGHT, C. G.; PATANOTHAI, A. Chlorophyll Stability is an Indicator of Drought Tolerance in Peanut. **Journal Agronomy & Crop Science**, v. 194, p.113-125, 2008.

BÄNZIGER, M.; EDMEADES, G. O.; LAFITTE, H.R. Selection for drought tolerance increase maize yields across range of nitrogen levels. **Crop Science**, v. 39, p.1035-1040, 1999.

BACARIN, M. A.; MOSQUIM, P. R. Cinética de emissão de fluorescência das clorofilas de dois genótipos de feijoeiro. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 26, p. 705-710, 2002.

BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies and examination of futures possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, p. 1607-1621, 2004.

BIANCHI,C. A. M. **Avaliação de indicadores da condição hídrica em milho sob diferentes níveis de água, em semeadura direta e Convencional**. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Universidade Federal do Rio Grande do sul, 2004.

BRUNINI, O.; CARDOSO, M. Efeito do déficit hídrico do solo sobre o comportamento estomático e potencial da água em mudas de seringueira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira,** v. 33, p. 1053-1060, 1998.

CAMPOSTRINI E. Fluorescência da clorofila a: considerações teóricas e aplicações práticas, 1997. Disponível em: <a href="http://www.uenf.br/Uenf/Downloads/CENTRO\_pdf">http://www.uenf.br/Uenf/Downloads/CENTRO\_pdf</a>. Acesso em: 5 de Junho 2014.

CAVALCANTE, J. R.; CONFORTO, E. C. Fotossíntese e relações hídricas de duas cultivares jovens de seringueira. **Revista brasileira de Botânica**, v. 29, p. 701-708, 2006.

CAVALCANTI, N. B.;OLIVEIRA, C. A. V.; BRITO, L. T. L.; RESENDE, G.M. Avaliação do uso de técnicas de captação de água de chuva na região semi-árida do Nordeste brasileiro. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 3, p. 403-407, 1999.

CHRISTEN, D.; SCHONMANN, S.; JERMINI, M.; STRASSER, R. J.; DÉFAGO, G. Characterization and early detection of grapevine (*Vitis vinifera*) stress responses to esca disease by in situ chlorophyll fluorescence and comparison with drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, p. 504-514, 2007.

CRUZ, J. L.; Níveis de nitrogênio e a taxa fotossintética do mamoeiro "golden". **Ciência Rural**, v. 37, p. 64-71, 2009.

DEMMIG B., BJORKMAN O. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77 K) and photon yield of O, evolution in leaves of higher plants. **Planta**, v. 170, p.171-184, 1987.

DEMMIG-ADAMS, B. ,ADAMS III, W. W. Photoprotection and other response of plants to high light stress. **Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 43, p. 599-626, 1992.

DE RONDE J. A.; CRESS, W. A.; KRÜUGER, G. H. J.; STRASSER, R. J.; VAN STADEN, J. Photosynthetic response of transgenic soybean plants, containing an *Arabidopsis* P5CR gene, during heat and drought stress. **Plant Physiology**, v. 161, p. 1211-1224, 2004.

DIAS D. P.; MARENCO R. A. Efeito da Nebulosidade nos Parâmetros da Fluorescência em *Minquartia guianensis* Aubl. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, p. 54-56, 2007.

EMBRAPA, **Reunião de Zoneamento Agrícola para o Plantio da Seringueira. Manaus,** Relatório Embrapa CNPSD, p.18, 1979.

ENNAJEH M; VADEL AM ; KHEMIRA H .Osmoregulation and osmoprotection in the leaf cells of two olive cultivars subjected to severe water deficit. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 31, p. 71-72, 2009.

FIGUEIRA, A. V. O.; CASCARDO, J. C. M. **Marcadores moleculares no melhoramento**. In: DIAS, L. A. S. (Ed.). Melhoramento genético do cacaueiro. FUNAPE, p. 390-393, 2001.

GOMES, M. T. C. Respostas ecofisiológicas e bioquímicas do maracujazeiro (Passiflora edulis SIMS) ao déficit hídrico. 2011. Disponível em:http://portais4.ufes.br/posgrad/teses/tese\_5189\_dissertacao%20%20copia%2 0pdf%2016-06-11.pdf. Acesso em: 15 de Março 2014.

GONÇALVES, C. F. J.; SILVA, M. E. C.; GUIMARÃES, G. D. Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de Andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, 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**, v. 26, p. 389-398, 2006.

GONÇALVES, E. R.; FERREIRA, V. M.; SILVA, J. V.; ENDRES, L.; BARBOSA, T. P.; DUARTE, W. G. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a* em variedades de cana-de-açúcar submetidas à deficiência hídrica. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.14, p. 378-386, 2010.

GUIMARÃES, C. M.; STONE, L. F.; BRUNINI, O. Adaptação do feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris L.*) à seca. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 10, p. 70-75, 2006

HDIDER, C.; DESJARDINS, Y. Effects of sucrose on photosynthesis and phosphoenolpyruvate carboxylase activity of *in vitro* cultured strawberry plantlets. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, v. 1, p. 27-33, 1994.

HOLLAND, V., KOLLER, S., BRÜGGEMANN, W. Insight into the photosynthetic apparatus in evergreen and deciduous European oaks during autumn senescence using OJIP fluorescence transient analysis. **Plant Biology**, v.16, p. 801-808, 2013.

HSIAO, S.; CHEN, S.; YANG, I.; CHEN, C.; TSAI, C.; CHUANG, Y.; WANG, F.; CHEN, Y.; LINC, T.; LO, Y. Evaluation of plant seedling water stress using

dynamic fluorescence index with blue LED-based fluorescence imaging. **Computers and Electronics in Agriculture**, v. 72, p.127-133, 2010.

International Rubber Study Group - **Natural Rubber Statistical Bulletin**, v. 58, p. 9, 2004.

JESUS, V. S.; MARENCO, A. R. O SPAD-502 como alternativa para a determinação dos teores de clorofila em espécies frutíferas. **Acta Amazonica**, v. 38, p. 815-818, 2008.

KRAUSE, G.H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 42, p. 313-349, 1991.

LAWLOR, D. W.; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant Cell Environmental**, v. 25, p. 275-294, 2002.

LAZÁR, D.; ILÍK, P.; NAUS, J. An appearance of K-peak in fluorescence induction depends on the acclimation of barley leaves to higher temperatures. **Journal of Luminescence**, v. 72, p. 595-596, 1997.

LAZÁR, D. The O-K-J-I-P chlorophyll *a* fluorescence transient: Theory and experiments. **Habilitation Thesis**, p. 62, 2004.

LIBERATO, R. A. M.; GONÇALVES, C. F. S.; CHEVREUIL, R. L.; JUNIOR, N. R. A.; FERNANDES, V. A.; JUNIOR, S. M. U. Leaf water potential, gás Exchange and chlorophyll *a* fluorescence in acariquara seedlings (*Minquartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. **Brazilian Journal Plant Physiology**, v. 18, p. 315-323, 2006.

LIU, X.; HUANG, B. Photosynthetic acclimation to high temperatures associated with heat tolerance in creeping bengrass. **Journal Plant Physiology**, v. 165, p. 1947-1953, 2008.

LU, C.; ZHANG, J. Photosynthetic CO2 assimilation, chlorophyll fluorescence and photoinhibition afected by nitrogen deficiency in maize plants. **Plant Science**, v.151, p. 135-143, 2000.

MACEDO, R. L. G. Introdução de clones de seringueira no Nordeste do Estado de Minas Gerais, v. 8, p. 124-133, 2002.

MARTINAZZO, E. G. Atividade fotossintética em plantas de ameixeira submetidas ao déficit hídrico e ao alagamento. **Ciência Rural**, v. 43, 2013.

MARTÍNEZ-CARRASCO, R.; SÁNCHEZ-RODRIGUEZ, J.; PÉREZ, P. Changes in chlorophyll fluorescence during the course of photoperiod and in response to drought in *Casuarina equisetifolia* Forst and Forst. **Photosynthetica**, v.40, p. 363-368, 2002.

MEHTA, P., JAJOO, A.; MATHUR, S.; BHARTI, S. Chlorophyll a fluorescence study revealing effects of high salt stress on Photosystem II in wheat leaves. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, p. 16-20, 2010.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, v.7, p. 405-410, 2002.

MORENO, R. M. B. Propriedades físicas e propriedades tecnológicas da borracha natural., A.P.; CARMO, C.A.F.S. (eds.) **Seringueira**, p. 805-851, 2008.

MOOIBROEK, H.; CORNISH, K. Alternative sources of natural rubber. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 53, p. 355-365, 2000.

NAGESWARA RAO, R. C.; TALWAR, H. S.; WRIGHT, G. C. Rapid assessment of species leaf area and leaf N in peanut (*Arachis hypogaea* L.) using chlorophyll meter. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 189, p. 175-182, 2008.

NISHYAMA Y.; SULEYMAN I. A.; MURATA N. Protein synthesisis the primary target of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. **Physiologia Plantarum**, v.142, p. 35-46, 2011.

OUKARROUM, A.; MEDIDI, S.; SCHANSKER, G.; STRASSER, J. R. Probing the reponses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll *a* fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, p. 438-446, 2007.

PARRY, M. A. J.; ANDROLOJC, P. J.; KHAN, S.; LEA, P. J.; KEYS, A. J. Rubisco activity: effects of drought stress. **Annals of Botany**, v. 89, p. 833-838, 2002.

PERALTA, A. M.; FURTADO E. L.; AMORIM, L.; MENTEN J. Melhoramento genético da seringueira para resistência ao Mal da folhas (*Microcyclus ulei*). **Summa Phytophatological**, v. 16, p. 214-224, 1990.

PRAKASH, J.S.S., SRIVASTAVA, A., STRASSER, R.J., MOHANTY, P.: Senescence-induced alternation in the photosystem II functions of *Cucumis sativus* cotyledons: probing of senescence driven alternation of photosystem II by chlorophyll a fluorescence induction O-J-I-P transients. **Indian Journal Biochemistry and Biophysics**, v.40, p.160-168, 2003.

PINIOR, A.; GRUNEWALDT-STOCKER, G.; VON ALTEN, H.; STRASSER, R. J. Micorrhizal impact on drought stress tolerance of rose plants probed by chlorophyll a fluorescence, proline content and visual scoring. **Mycorrhiza**, v. 15, p. 596-605, 2005.

QING, Z. M.; JING, L. G.; KAI, C. R. Photosynthesis characteristics in eleven cultivars of sugarcane and their responses to water stress during the elongation stage. **Proceedings International Society of Sugar Cane technologists**, v. 24, p. 642-653, 2001.

RANJBARFORDOEI, A.; SAMSON, R.; VAN DAMME, P. Chlorophyll fluorescence performance of sweet almond *Prunus dulcis* M. in response to salinity stress induced by NaCl. **Photosynthetica**, v. 44, p. 513-522, 2006.

RONG-HUA, L.; PEI-GUO, G.; BAUM, M.; GRANDO, S.; CECCARELLI, S. Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. **Agriculture Science**, v. 5, p. 751-75, 2006.

SANTOS, F. S.; LIMA, G. P. P.; MORGADO, L. B. Tolerância e caracterização bioquímica em feijão-caupi submetido a estresse hídrico na pré-floração. **Naturalia**, v. 33, p. 34-44, 2010.

SANTOS, F. S.; Falcão, H.; Antonino A. C. D.; Lima, J. R. S.; Lustosa B. M. Desempenho ecofisiológico de milho, sorgo e braquiária sob déficit hídrico e reidratação. **Bragantia**, v. 73, p. 203-212, 2014.

SARKER, A. M.; RAHMAN, M. S.; PAUL, N. K. Effects of soil moisture on relative leaf water content, chlorophyll, proline and sugar accumulation in wheat. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 183, p. 225-229, 1999.

SCHANSKER, G.; SZILVIA, Z. ALFRED, R.; HOLZWARTH, GARAB, G.Y.O.Z.O Chlorophyll *a* fluorescence: beyond the limits of the QA model, **Photosynthesis Research**, v.5, p.1-7, 2013.

SCHOCK, A. A. Características fisiológicas e anatômicas do pinhão-manso cultivadas em diferentes condições de luz. Dissertação (Mestrado em Biologia) - Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2012.

SCHOCK, A. A.; RAMM A.; MARTINAZZO E. G.; DIOLINA M. S.; BACARIN M. A. Crescimento e fotossíntese de plantas de pinhão-manso cultivadas em diferentes condições de luminosidade. **Revista brasileira de engenharia agrícola e ambiental**, v. 18, p.1415-4366, 2014.

SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRADSTREET, E.D.; HEMMINGSEN, E.A. Sap pressure on vacuolar plants. **Science**, v.148, p. 339-346, 1965.

SILVA, A. M.; JIFON, L.J.; SILVA, G. A. J.; SHARMA, V. Use of physiological parameters as fast tools to screen for drought tolerance in sugarcane. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, p.193-201, 2007.

SILVA, E.N.; RIBEIRO, R.V.; FERREIRA-SILVA, S.L.; VIÉGAS, R.A.; SILVEIRA, J.A.G. Comparative effects of salinity and water stress on photosynthesis, water relations and growth of *Jatropha curcas* plants. **Journal of Arid Environments**, v. 74, p. 1130-1137, 2010.

SOUSA, C.P.; PINTO, J.J.O.; MARTINAZZO, E.G.; PERBONI, A.T.; FARIAS, M.E.; BACARIN, M.A. Chlorophyll a fluorescence in rice plants exposed of herbicides of group imidazolinone. **Planta Daninha**, v. 32, p. 141-150, 2014.

STRASSER, J. B. and STRASSER, R. J. Measuring fast fluorescence transients to adress environmental questions: the JIP-Test. In: Mathis P (ed) **Photosynthesis: from Light to the Biosphere**, v. 4, p. 909-912, 1995.

STRASSER, J. B. Donor side capacity of Photosystem II probed by chlorophyll *a* fluorescence transients. **Photosynthesis Research**, v. 52, p. 147-155, 1997.

STRASSER, R. J.; SRIVASTAVA, A.; TSIMILLI-MICHAEL, M. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou, G.;Govindjee. Advances in Photosynthesis and Respiration Chlorophyll Fluorescence a Signature of Photosynthesis. **Kluwer Academic Publishers**, v. 19, p. 321-362, 2004.

STRASSER, R. J; SRIVASTAVA, A.; GOVINDJEE. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. **Photochemical Photobiology**, v. 61, p. 32-42, 1995.

STRASSER, R. J.; STIRBET, A. D. Heterogeneity of photosystem II probed by the numerically simulated chlorophyll a fluorescence rise (O-J-I-P), **Mathematics and Computers in Simulation**, v. 48, p. 3-9, 1998.

STRASSER, R. J.; SRIVASTAVA, A.; TSIMILLI-MICHAEL, M. The fluorescent transient as a tool to characterise and screen photosynthetic samples. In: Yunus, M.; Pathre, U.; Mohanty, P. (Eds.), **Probing Photosynthesis: Mechanisms, regulation and adaptation**, p. 445-483, 2000.

STRASSER, R. J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; QIANG, S.; GOLTSEV, V. Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1797, p. 1313-1326, 2010.

THIS, D.; BORRIES, C.; SOUYRIS, I.; TEULAT, B. Study of chlorophyll content as a genetic parameter of drought tolerance in barley. **Barley Genetics Newsletter**, v. 30, p. 20-23, 2000.

THOREN, D.; THOREN, P.; SCHMIDHALTER, URS. Influence of ambient light and temperature on laser-induced chlorophyll fluorescence measurements. **European Journal of Agronomy**, v. 32, p. 169-176, 2010.

TÓTH, S.Z.; SCHANSKER, G.; STRASSER, R.J. In intact leaves, the maximum fluorescence level (FM) is independent of the redox state of the plastoquinone pool: A DCMU-inhibition study. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1708, p. 275-282, 2005.

TOLLENAAR, M.; WU, J. Yield improvement in temperate maize attributable to greater stress tolerance. **Crop Science**, v. 39, p. 1597-1604, 1999.

TÓTH, S. Z.; SCHANSKER, G.; KISSIMON, J.; KOVÁCS, L.; GARAB, G.; STRASSER, R. J. Biophysical studies of photosystem II related recovery process after a heat pulse in barley seedlings (*Hordeum vulgare* L.). Journal Plant **Physiology**, v. 162, p. 181-194, 2005.

TSIMILLI-MICHAEL, M.; STRASSER, R. J. In vivo assessment of stress impact on plants' vitality: applications in detecting and evaluating the beneficial role of Mycorrhization on host plants. **Mycorrhiza**. v. 3, p. 679-703, 2008.

TURNER, N.C.; RAO, K.P.C. Simulation analysis of factors affecting sorghum yield at selected sites in eastern and southern Africa, with emphasis on increasing temperatures. **Agricultural Systems**, v. 121, p. 53-62, 2013.

VALLE, A. A. Q. Artefatos Leves de Borracha, VII Simpósio Capixaba de Seringueira, Serra- ES, 2011.

VAN DER MESCHT, A.; RONDE, J. A.; ROSSOUW, F. T. Chlorophyll fluorescence and chlorophyll content as a measure of drought tolerance in potato. **South African Journal of Science**, v. 95, p. 407-412, 2000.

VAN HEEEDEN, P. D. P.; SWANEPOEL, W. J.; HRUGER, J. H. G. Modulation of photosynthesis by drought in two desert scrub species exhibiting C3-mode CO2 assimilation. **Environmental and Experimental Botany**, v. 61, p. 124-136, 2007.

VRANOVA, E.; VAN BREUSEGEM, D.; Signal transduction during oxidative stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, p. 1227-1236, 2002.

XIANG, M.; CHEN, S.; WANGA, L.; DONGA, Z.; HUANGA, J.; ZHANGA, Y.; STRASSER, R.J. Effect of vulculic acid produced by *Nimbya alternantherae* on the photosynthetic apparatus of *Alternanthera philoxeroides*. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 65, p. 81-88, 2013.

YATAPANAGE, K. G; SO, H. B. The Relationship between Leaf Water Potential and Stem Diameter in Sorghum. **Agronomy Journal**, v. 93, p. 1341-1343, 2001.

YUSUF, M. A.; KUMAR, D.; RAJWANSHI R.; STRASSER, R. J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; GOVINDJEE; SARIN, N. B. Overexpression of y-tocopherol methyl transferase gene in *Brassica juncea* plants alleviates abiotic stress: Physiological and chlorophyll a fluorescence measurements. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 179, p. 1428-1438, 2010.