

Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação - MCTI
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais - PPG-CFT

**Características morfofisiológicas de plantas jovens de *Hevea
brasiliensis* (WILLD. EX ADR DE JUSS.) MUELL. ARG.) submetidas a
diferentes ambientes lumínicos e ao estresse hídrico**

NAYARA FONSECA DO NASCIMENTO

Manaus – AM

Julho, 2017

NAYARA FONSECA DO NASCIMENTO

**Características morfofisiológicas de plantas jovens de *Hevea
brasiliensis* (WILLD. EX ADR DE JUSS.) MUELL. ARG.) submetidas a
diferentes ambientes lumínicos e ao estresse hídrico**

Orientador: Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI-INPA) como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais, área de concentração Silvicultura Tropical.

Manaus – AM

Julho, 2017

N244 Nascimento, Nayara Fonseca do

Características morfofisiológicas de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* (Willd. Ex Adr de Juss.) Muell. Arg.) submetidas a diferentes ambientes lumínicos e ao estresse hídrico /Nayara Fonseca do Nascimento. --- Manaus: [s.n.], 2017.

101 f.: il.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2017.

Orientador: José Francisco de Carvalho Gonçalves

Área de concentração: Ciências de Florestas Tropicais

1. Seringueira . 2. Trocas gasosas . 3. Ecofisiologia . I. Título.

CDD 633.8952

Sinopse:

Características morfofisiológicas e bioquímicas de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* (Willd. Ex. Adr de Juss.) Muell. Arg foram estudadas em diferentes ambientes de luz e sob restrição hídrica.

Palavras-chave: Plasticidade fenotípica, seringueira, ecofisiologia.

Ao meu Pai eterno, a minha maravilhosa e amada família, Gilberto Teodoro do Nascimento, Claudia de Fatima Fonseca do Nascimento, Leonardo Fonseca do Nascimento e Aline Fonseca do Nascimento.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais (PPG-CFT), pela oportunidade de fazer o mestrado.

A CAPES, pela concessão da bolsa durante os 24 meses e por financiar o projeto ao qual estou inserida.

Ao meu orientador Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves, pelo apoio dado, por ter me mostrado outras áreas que até então nunca havia atuado (fisiologia de plantas), pela orientação durante todo o período do mestrado, confiança e ensinamentos!

Ao Dr. Jair Max, por disponibilizar os equipamentos e pelos ensinamentos.

A todos do Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal do INPA, em especial a Larissa Batista que me ajudou na coleta dos dados do segundo capítulo, a Joelma com a parte de anatomia, a Jussara que me ajudou nas análises de carboidrato, Adamir por me ajudar a fazer as curvas de luz, a Karen e Maquelle pelas conversas e correção dos meus capítulos, ao Luis pela tradução dos meus resumos, a Josi por escanear as correções da minha dissertação. Enfim, ao lado B do laboratório, pelas conversas, risadas, desabafos e saídas.

Ao laboratório de fitopatologia (Dr. Hanada e Tirico) e ao Dr. Gasparotto da EMBRAPA, pelo apoio do primeiro projeto de mestrado na área de estresse biótico.

Ao Laboratório Temático de Solos do INPA.

Ao laboratório de anatomia da UFAM.

A Dra. Larissa Chevreuil, que me ajudou a sanar diversas dúvidas.

Ao Dr. Henrique Nascimento, pela ajuda na PCA e interpretação das mesmas.

Agradeço a Deus por ter me dado força e proteção durante toda a minha caminhada até aqui.

Agradeço a minha família, meu maior presente, pela companhia mesmo estando longe, por ser meu refúgio e minha inspiração para seguir sempre em frente. E por serem meus maiores exemplos de vida!

Ao Chris, meu namorado, pela ajuda na coleta de dados, pelo companheirismo, carinho, dedicação.

As minhas amigas do mato (Marcinha, Isáira, Ana e a Iarinha) que foram meu refugio e apoio mesmo tão longe! E a minha irmã de Beija Luana!

A todos os espíritos de luz que me ajudaram até aqui!

“Ainda que eu fale as línguas dos homens e dos anjos, se não tiver amor, serei como o bronze que soa ou como o címbalo que retine”... “Agora, pois, permanecem a fé, a esperança e o amor, estes três; porém o maior destes é o amor”.

1 Coríntios – Capítulo 13

RESUMO

A seringueira (*Hevea brasiliensis*) é uma espécie arbórea, nativa da floresta tropical Amazônica. Sua casca apresenta vasos laticíferos onde se dá a extração de látex. Atualmente, a demanda por látex é maior que a produção, havendo necessidade de expandir e/ou empregar técnicas mais eficientes de manejo dos plantios. Para tanto, conhecer as exigências ecofisiológicas frente à variação na disponibilidade de recursos como CO₂, água, nutrientes e luz pode contribuir decisivamente para a produção mundial dos seringais. No entanto, deve-se registrar que as mudanças climáticas ou mesmo limitações dos recursos primários durante o plantio quase sempre impõem condições estressantes ao cultivo, em particular, os problemas relacionados ao ambiente luz (baixa ou alta irradiância) e à disponibilidade de água. O objetivo deste trabalho foi investigar alterações morfofisiológicas e bioquímicas em plantas jovens de *H. brasiliensis* crescendo sob diferentes ambientes de luz e submetidas à deficiência hídrica, assim como analisar a reidratação. Os experimentos foram conduzidos no Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal – INPA. Os resultados demonstraram que ambientes com diferentes disponibilidades de luz afetam o desempenho fotossintético de plantas jovens de *H. brasiliensis*. Plantas submetidas à baixa irradiância ($47,5 \pm 8,2 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) exibiram menores taxas fotossintéticas, maiores teores de pigmentos, maior área foliar bem como maior área foliar específica. Por outro lado, sob maiores irradiância, moderada ($257,5 \pm 49,3 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ou alta irradiância ($642,7 \pm 116,9 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) apresentaram maiores taxas fotossintéticas, menor área foliar, área foliar específica e menores índices de desempenho bem como menores valores do rendimento quântico do fotossistema II. Os resultados relacionados à captura de luz sugerem que podem ter ocorrido efeitos fotoinibitórios sob maiores irradiâncias (moderada e alta irradiância). Embora no tratamento intermediário de irradiância, as plantas tenham sofrido fotoinibição, é possível que tenha sido danos plenamente reversíveis, na medida em que houve maior acúmulo de biomassa, maior crescimento em altura e também maior sobrevivência neste tratamento. Adicionalmente, verificou-se que os primeiros mecanismos acionados sob diferentes intensidades de luz, foram os fisiológicos e depois os morfológicos. Logo, no estabelecimento inicial do cultivo de *H. brasiliensis* sugere-se que haja sombreamento moderado. Sob deficiência hídrica verificou-se que a espécie tolerou até 32 dias sem irrigação, momento em que a taxa de fotossíntese esteve próximo de $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Não houve alterações no índice de desempenho, rendimento quântico do fotossistema e nos teores de pigmentos fotossintéticos, assim como na área foliar. Mas, destaca-se eficiente controle osmótico, provavelmente, influenciados pelos teores de açúcar solúvel e de prolina. A recuperação da fotossíntese se deu após 20 dias a partir do retorno da irrigação. Conclui-se que plantas jovens de *H. brasiliensis* apresentam plasticidade fisiológica moderada frente a diferentes intensidades de luz e sob deficiência hídrica.

Palavras chave: ecofisiologia, estresse abiótico, plasticidade fisiológica, seringueira.

ABSTRACT

The rubber tree (*Hevea brasiliensis*) is Amazonian rainforest tree species. Its bark has laticiferous vessels from which latex are extracted. Currently production overcomes demand, so there is a need for plantation expansion and employment of more efficient management techniques. In order to achieve it, knowing the eco-physiological requirements regarding the availability of resources such as CO₂, water, nutrients and light can contribute decisively to the global production of rubber plantations. However, it should be noted that climatic changes or even limitations of primary resources during planting almost always impose stressful conditions on plantations, in particular, problems related to the light environment (low or high irradiance) and the availability of water. The aims of this study was investigate morphophysiological and biochemical changes caused on rubber tree seedlings growing under different light intensities and water deficiency as well as analyze their rehydration capacity. The experiments were conducted at Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry - INPA. The results showed that the variation of light availability affected the photosynthetic performance of rubber tree seedlings. Plants subjected to low irradiance ($47.5 \pm 8.2 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) showed low photosynthetic rates, higher pigment contents, greater leaf area and specific leaf area. On the other hand, under higher irradiation conditions, moderate ($257.5 \pm 49.3 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) or high irradiation ($642.7 \pm 116.9 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) it was verified higher photosynthetic rates, smaller leaf area and specific leaf area, lower performance indexes, as well as lower values of the quantum photosystem yield. The light capture related results indicate that may have happen photoinhibitory effects over moderate and high irradiance treatments. Although the intermediate irradiance treatment has suffered photoinhibition, it is possible that they were fully reversible, since this treatment had greater biomass accumulation, greater growth in height and higher survival. Farther, it was found that physiological mechanisms were former activated under different light intensities being the morphological ones activated later. So, it is indicated moderate shadowing over this species as soon as it is planted. It was verified that this specie tolerated until 32 days without irrigation, when photosynthesis got close to $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. There was neither alteration on performance index, on photosystem quantum yield, on photosynthetic pigment contents nor on the leaf area. But, an efficient osmotic control must be stressed, probably, influenced by soluble sugar and proline contents. The photosynthesis recovery occurred about 20 days after irrigation be re-established. We conclude that young plants of *H.brasiliensis* present moderate physiological plasticity in face of different light intensities and water deficiency.

Key words: ecophysiology, abiotic stress, physiology plasticity, rubber tree.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS CAPÍTULO I.....	10
LISTA DE FIGURAS CAPÍTULO II	10
LISTA DE TABELAS CAPÍTULO I	11
LISTA DE TABELAS CAPÍTULO II.....	12
INTRODUÇÃO GERAL	13
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	16
PLASTICIDADE FISIOLÓGICA DE PLANTAS JOVENS DE <i>HEVEA BRASILIENSIS</i> (WILLD. EX ADR DE JUSS.) MUELL. ARG. (EUPHORBIACEAE) EM RESPOSTA A DIFERENTES AMBIENTES DE LUMINOSIDADE.....	20
RESUMO	21
MATERIAL E MÉTODOS	27
RESULTADOS.....	33
DISCUSSÃO	45
CONCLUSÕES	56
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	57
CAPÍTULO II.....	69
.....	69
FOTOSSÍNTESE E POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR DE PLANTAS JOVENS DE <i>HEVEA BRASILIENSIS</i> (WILLD. EX A.JUSS. MÜLL.ARG) SUBMETIDAS À DEFICIÊNCIA HÍDRICA E À REIDRATAÇÃO.....	69
INTRODUÇÃO	72
MATERIAL E MÉTODOS	75
RESULTADOS.....	79
DISCUSSÃO	85
CONCLUSÕES	90
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	90
CONCLUSÕES GERAIS	101

LISTA DE FIGURAS CAPÍTULO I

- Figura 1- Localização da área de coleta de sementes de *Hevea brasiliensis* (Fonte: Andrade, 2016) 27
- Figura 2- (A) Taxas de fotossíntese (A_{1000}), (B) respiração (R_d), (C) condutância estomática (g_{s1000}) e (D) transpiração (E_{1000}) em plantas jovens de *H. brasiliensis* submetidas a diferentes ambientes de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância) ($n = 5$). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão. 37
- Figura 3- (A) eficiência no uso da água (EUA); (B) eficiência no uso intrínseco da água (EUIA) em plantas jovens de *H. brasiliensis* submetidas a diferentes ambientes de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância) ($n = 5$). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão. 38
- Figura 4- Correlações entre fotossíntese e condutância estomática em plantas jovens de *H. brasiliensis*, sob tratamentos de MI (A) e AI (B) ($n = 5$). 38
- Figura 5- Curva resposta da fotossíntese em função do aumento da irradiância de plantas *H. brasiliensis* submetidas a diferentes ambientes de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância), o círculo aberto corresponde os valores observados, o círculo fechado representa os valores preditos pelo modelo ($n = 5$). 39
- Figura 6- Razão F_v/F_m e índice de desempenho (IP_{ABS}) em plantas jovens de *H. brasiliensis* submetidas a diferentes ambientes de luz (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância) ($n = 5$). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão. 40
- Figura 7- Concentrações de amido (A) e de açúcar solúvel (B) em folhas de *H. brasiliensis* submetidas a diferentes condições de irradiância ($n = 5$). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão. Letras distintas indicam valores significativamente diferentes entre tratamentos de luz (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância) (Tukey $p < 0,05$). 433
- Figura 8- Análise de Componentes Principais. Poder de explicação de cada eixo: (A) Tempo 0 e 1 PCA1= 36,7% e PCA2= 27,4%. (B) Tempo 7, PCA1=50,9% e PCA2=15,4. (C) Tempo 70 PCA1=69,7% e PCA2=12,2%. (D) Tempo 140 PCA1=65,2 e PCA2=11,3%. 444
- Figura 9- Plantas jovens de seringueira com 140 dias de exposição a diferentes tratamentos de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância). 477
- Figura 10- Eficiência instantânea de carboxilação de plantas jovens de *H. brasiliensis* sob diferentes condições de luz (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância) ($n = 5$). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão. 50

LISTA DE FIGURAS CAPÍTULO II

- Figura 1- Potenciais hídricos foliares medidos a 6:00h (A) e 12:00h (B), na condição aclimatada (0); déficit hídrico (32 dias) e recuperação (54 dias) em plantas de *H. brasiliensis* ($n = 5$). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão. Letras iguais para cada período indica ausência de diferença significativa entre os tratamentos pelo teste t ($P < 0,05$). 80
- Figura 2- (A) Fotossíntese (A); (B) Respiração (R_d); (C) Condutância estomática (g_s); (D) transpiração (E) de plantas jovens de *H. brasiliensis* irrigadas (●) e não irrigadas (○) ($n=5$). Os valores são médias e as linhas

verticais indicam os erros-padrão. As setas indicam a diferença significativa entre os tratamentos pelo teste t ($P < 0,05$).....	81
Figura 3- (A) Eficiência no uso da água (EUA) e; (B) - Eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) de plantas jovens de <i>H. brasiliensis</i> irrigadas (●) e não irrigadas (○) ($n=5$). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão. As setas indicam a diferença significativa entre os tratamentos pelo teste t ($P < 0,05$).....	82
Figura 4- (A) Eficiência máxima do fotossistema II (TR0/ABS ou Fv/Fm); (B) índice de desempenho (PIabs) de plantas jovens de <i>H. brasiliensis</i> irrigadas (●) e não irrigadas (○) ($n=5$). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão. As setas indicam a diferença significativa entre os tratamentos pelo teste t ($P < 0,05$).....	83
Figura 5- Índice de conteúdo de clorofila (ICC) de plantas jovens de <i>H. brasiliensis</i> irrigadas (●) e não irrigadas (○) ($n=5$). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão. As setas indicam a diferença significativa entre os tratamentos pelo teste t ($P < 0,05$).....	84
Figura 6- Teores de carboidratos totais, amido e açúcares solúveis (AST) em folhas de plantas jovens de <i>H. brasiliensis</i> ($n=5$). Os valores são médias. Letra iguais indicam ausência de diferença significativa entre os tratamentos pelo teste t ($P < 0,05$).....	84
Figura 7- Concentrações foliares de prolina de plantas jovens de <i>H. brasiliensis</i> ($n=5$). Os valores são médias. Letra iguais indicam ausência de diferença significativa entre os tratamentos pelo teste t ($P < 0,05$).....	85
Figura 8- Plantas jovens de <i>H. brasiliensis</i> a 32 dias sem irrigação.....	85

LISTA DE TABELAS CAPÍTULO I

Tabela 1. Valores de pH, macro e micronutrientes e Al no substrato sob cultivo de plantas jovens de <i>H. brasiliensis</i>	28
Tabela 2- Descrição dos tratamentos: Plantas jovens de <i>Hevea brasiliensis</i> submetidas a diferentes ambientes de luz.....	28
Tabela 3- Índice de ganho foliar (IGF); taxa de crescimento relativo em altura (TCR-a); Taxa de crescimento absoluto em altura (TCA-a); taxa de crescimento relativo em diâmetro (TCR-d); taxa de crescimento absoluto em diâmetro (TCA-d) em plantas jovens de <i>H. brasiliensis</i> submetidas em diferentes ambientes de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância).....	34
Tabela 4- Massa seca foliar (MSF); massa seca caulinar (MSC), massa seca radicular (MSR), matéria seca total (MS) e razão raiz parte aérea (MSR/MSF) em plantas jovens de <i>H. brasiliensis</i> submetidas em diferentes ambientes de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância).....	34
Tabela 5- Área foliar (AF) em plantas jovens de <i>H. brasiliensis</i> submetidas em diferentes ambientes de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância).....	35
Tabela 6. Área foliar específica (AF) em plantas jovens de <i>H. brasiliensis</i> submetidas em diferentes ambientes de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância).....	36

<i>Tabela 7- Variáveis anatômicas de Hevea brasiliensis (CT = Cutícula; ED = Epiderme da face adaxial; PP = Parênquima paliçádico; PL = Parênquima lacunoso; EB = Epiderme da face abaxial; TOTAL= espessura total).....</i>	<i>36</i>
<i>Tabela 8 - Concentrações foliares de clorofila em base de massa fresca ($\mu\text{mol g}^{-1}$) em folhas de plantas jovens de H. brasiliensis submetidas a diferentes ambientes de luz (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância) (n = 5). Clorofila a (Chl a), clorofila b (Chl b), carotenoides (Cx+c), clorofila total (Chltot), razão clorofila a / clorofila b (Chl a / Chl b) e razão clorofila total / carotenoides (Chl total / Cx+c).....</i>	<i>42</i>
<i>Tabela 1- Correlações dos ambientes de luz, variáveis biométricas, trocas gasosas, fluorescência da clorofila a, pigmentos, carboidratos, PAR, temperatura variáveis e dois eixos de ordenação produzidos pela Análise de Componentes Principais (PCA).....</i>	<i>45</i>

LISTA DE TABELAS CAPÍTULO II

<i>Tabela 2- Valores de pH, macro e micronutrientes, e Al no substrato sob cultivo de plantas de H. brasiliensi...76</i>	
<i>Tabela 2- Área foliar (AF) e área foliar específica (AFE) de plantas jovens de H. brasiliensis crescendo na condição aclimatada (0); déficit hídrico (32 dias) e recuperação (54 dias) (n = 5).....</i>	<i>80</i>
<i>Tabela 3- Concentrações foliares de clorofila em base de massa fresca ($\mu\text{mol g}^{-1}$) em plantas jovens de H. brasiliensis submetidas a deficiência hídrica e posterior recuperação (n = 5). Onde: Clorofila a (Chla), clorofila b (Chlb), carotenóides (Cx+c), clorofila total (Chltot), razão clorofila a / clorofila b (Chl a / Chl b) e razão clorofila total / carotenóides (Chltotal / Cx+c).....</i>	<i>83</i>

INTRODUÇÃO GERAL

A seringueira, *Hevea brasiliensis* (Willd. ex ADR. de Juss.) Muell-Arg.], pertence à família Euphorbiaceae. Esta espécie é nativa das florestas tropicais amazônicas e apresenta como característica folhas compostas trifolioladas com folíolos membranáceos e glabros e, apresenta deciduidade, além disso, alguns autores consideram a espécie como heliófita. As árvores adultas podem atingir alturas que variam de 20 m a 30 m de altura, apresentando tronco de 30 a 60 centímetros de diâmetro. A casca apresenta vasos laticíferos, onde se dá a produção e também a extração do látex, que é a matéria prima para produção de borracha, sendo a *H. brasiliensis* considerada a principal fonte de borracha natural do mundo (Fay & Jacob, 1988; Carvalho, 2003; Rodrigo, 2007).

A borracha é utilizada em mais de 50.000 diferentes produtos, como adesivos, pneumáticos, luvas, entre outras (Nogueira et al., 2015). Embora seja nativa da floresta amazônica, estimativas revelam que quase todo suprimento global de borracha natural (97%) provém do Sudeste Asiático (Fox et al., 2014). No sudeste da Ásia as áreas plantadas correspondem a cerca de 1,5 milhões de hectares (Li e Fox, 2012). Sendo que a previsão é que esta área seja ampliada em quatro vezes até 2050 (Fox et al., 2012). Os países que detêm a maior produção, cerca 3 milhões de toneladas de borracha e maior área plantada são: a Tailândia e Indonésia (Instituto Agrônomo- IAC, 2013; Somain e Droulers, 2016).

No Brasil as projeções demonstram que no ano de 2020 o consumo de borracha será de 570 mil toneladas enquanto a produção estimada em 360 mil toneladas, logo é necessária à expansão da área plantada, visto que o país dispõe de grandes extensões de terras aptas ao cultivo da seringueira, o que corresponde aproximadamente a 15 milhões de hectares (Somain e Droulers, 2016). Este déficit na produção de borracha pode ser considerado descaso para produtos estratégicos e de alto valor econômico (Nogueira et al., 2015). Os estados de São Paulo, Bahia, Goiás, Espírito Santo e Mato Grosso, são os principais produtores de borracha no Brasil, em seringais plantados (IBGE, 2006; Soares et al., 2008). Na Amazônia, berço da seringueira, depois de diversas tentativas de cultivo, se limita ao extrativismo (Homma, 2012), seguido relatos técnicos isto se deve ao aparecimento de doenças foliares como o “mal das folhas” (Marto et al., 2007; Gasparotto e Pereira, 2012).

Diante do exposto e, no cenário econômico global, do aumento da demanda por borracha natural torna-se imprescindível o aumento da área plantada, estimulando a busca pelo entendimento dos princípios ecofisiológicos que podem resultar em melhoria da

produtividade. Nesta direção, a eficiência espacial e temporal pela qual as plantas adquirem recursos primários para investir no crescimento pode determinar a produtividade da cultura de borracha (Rodrigo, 2007).

De maneira geral, o monocultivo da espécie tem prevalecido, mas outros sistemas de plátios também têm sido muito utilizados, como os consórcios com outras espécies florestais e agrícolas que podem ser observados no Brasil e em outros países (Righi et al., 2008; Snoeck et al., 2013; Caetano et al., 2014; Fox et al., 2014; Tian et al., 2015; Wu et al., 2016). Registra-se ainda que a seringueira pode ser uma boa opção para plantios em áreas degradadas, por oferecer muita boa cobertura vegetal ao solo (Carmo et al., 2003), propiciando importantes ganhos ambientais, inclusive como sumidouro de carbono (Wauters et al., 2008).

A exploração da borracha se inicia quando a planta tem de 6 a 8 anos e se estende em média por aproximadamente 25 anos (Lai e Yamazaki, 2014). Este ciclo de vida econômico do plantio pode até ser superior a 30 anos, porém é necessária boa gestão no estágio inicial das plantas (Qi et al., 2014). As condições consideradas ótimas para o crescimento da seringueira são: 2000 a 4000 mm de precipitação sem estação seca, as temperaturas devem estar em torno de $28 \pm 2^{\circ}\text{C}$, e devem estar sob o sol por 2000h ano^{-1} , sendo distribuídos de forma regular em todos os meses do ano (Priyadarshan, 2011). A partir destas informações para a seringueira é importante procurar relacioná-las aos processos de crescimento da espécie, uma vez que o crescimento vegetal “*per si*” depende da oferta de recursos como a água disponível no solo, a temperatura, os nutrientes, CO_2 e o ambiente de luz (Boisvenue e Running, 2006; Mc Murtrie et al., 2008; Agren et al., 2012) bem como da captura destes recursos e da utilização eficiente dos mesmos pelas plantas, com o intuito de fixar carbono, que em última análise significa ganho de biomassa (Binkley et al., 2004).

Alterações nos fatores abióticos irão afetar sobremaneira a atividade fisiológica das plantas em suas diferentes fases de crescimento (Anjum et al., 2011). Fatores como alta irradiância e baixa disponibilidade hídrica tornam mais difícil o sucesso no estabelecimento das plantas arbóreas na fase juvenil (Santos Junior et al., 2006). O fato é que, na atualidade, seja na Amazônia ou em outras áreas do globo, as mudanças climáticas têm induzido grandes transformações nos regimes climáticos e estas variações têm afetado mais fortemente a quantidade de luz (energia) ofertada nos ambientes tropicais, inclusive elevando as temperaturas e ampliando as estações secas. Diante do exposto, sugere-se que o comportamento de diferentes espécies arbóreas para suportarem faixas mais amplas de disponibilidade de recursos se torna algo relevante para a produção primária das espécies.

Para a seringueira esse entendimento ainda precisa ser melhor investigado, mas já existem relatos na literatura que a espécie é sensível às alterações nas condições ambientais (Priyadarshan 2011). Logo, alterações nos regimes de precipitação e luz podem ocasionar modificações fisiológicas e morfológicas nas plantas resultando ou não em adaptações oriundas da interação entre as características genéticas e do meio ambiente (Craven et al., 2011).

Somado ao desafio de entender a ecofisiologia de árvores tropicais, pouco se sabe a respeito do manejo de plantios das espécies arbóreas nativas da Amazônia, bem como da resposta ecofisiológicas das espécies frente às situações de estresse. No entanto, já está relativamente bem diagnosticado que o processo de fotossíntese é bastante afetado quando as plantas são expostas a condições extremas, portanto, as medidas de fotossíntese podem servir para determinação do potencial de estabelecimento inicial das árvores no campo e também para se efetuar a seleção de espécies mais produtivas e tolerantes a diferentes tipos de estresses (Gonçalves et al., 2005; Ribeiro et al., 2005; Goldstein et al., 2016). Ademais a falta de conhecimento científico a respeito dos mecanismos envolvidos no crescimento e desenvolvimento de espécies arbóreas da Amazônia e suas inter-relações com outras áreas como a silvicultura e o manejo florestal, torna-se fator limitante na recomposição vegetal em áreas degradadas e plantios comerciais. O estudo da ecofisiologia de espécies tropicais, visando o uso dos recursos primários é primordial, contribuindo para a determinação das espécies aptas a programas de reflorestamento e para o aperfeiçoamento das técnicas silviculturais que possam minimizar fracassos nos plantios (Santos Junior, 2003; Favaretto et al., 2011).

Diante das considerações acima mencionadas, e da importância econômica global da *Hevea brasiliensis* sugere-se como de extrema relevância estudos que busquem entender o funcionamento desta espécie quando esta submetida a diferentes condições de estresse luminoso e hídrico, com o intuito de entender quais os mecanismos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos são acionados, visto que estes fatores são muito importantes no sucesso do estabelecimento inicial da espécie no campo, seja no monocultivo, consórcio ou mesmo para a recuperação de áreas degradadas.

Para melhor estruturar o conhecimento sobre os comportamentos da *H. brasiliensis* frente à exposição a diferentes ambientes de luz e ao estresse hídrico, assim como a reidratação esta dissertação foi elaborada em dois capítulos intitulados: 1- Plasticidade fisiológica de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* (willd. Ex adr de juss.) Muell. Arg. (Euphorbiaceae) em resposta a diferentes ambientes de luminosidade; 2- Fotossíntese e

potencial hídrico foliar de plantas jovens de *H. brasiliensis* submetidas à deficiência hídrica e à reidratação.

O objetivo desta dissertação foi investigar as alterações morfofisiológicas da seringueira quando submetidas à variação do ambiente luminoso e ao estresse hídrico.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agren, G.I.; Wetterstedt, J.,A.,M.; Billberger, M.F.K. (2012). Nutrient limitation on terrestrial plant growth – modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytologist* 194: 953–960.

Anjum, S. A., Xie, X. Y., Wang, L. C., Saleem, M. F., Man, C., & Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6(9), 2026-2032.

Binkley, D., Stape, J. L., & Ryan, M. G. (2004). Thinking about efficiency of resource use in forests. *Forest Ecology and Management*, 193(1), 5-16.

Boisvenue, C.; Running, S.W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12: 862–882.

Caetano, A., C.; Ribeiro, S., C.; Macedo, R.,L.,G. (2014). Height-diameter equations for Brazil nut intercropped with rubber tree in the south of Minas Gerais. *Floresta*, 44(3), 497-504.

Carmo, C. D. S., Meneguelli, N. A., Lima, J. A. S., Motta, P. E. F., & Alvarenga, A. P. (2003). Estimativa do estoque de carbono na biomassa do clone de Seringueira RRIM 600 em solos da Zona da Mata, Minas Gerais. *Embrapa Solos. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento*.

Carvalho, P. E. R. 2003. *Espécies Arbóreas Brasileiras*. Empresa Brasileira de pesquisa agropecuária, EMBRAPA informação tecnológica, Colombo - PR 1039 p.

Craven, D., Dent, D., Braden, D., Ashton, M. S., Berlyn, G. P., & Hall, J. S. (2011). Seasonal variability of photosynthetic characteristics influences growth of eight tropical tree species at two sites with contrasting precipitation in Panama. *Forest Ecology and Management*, 261(10), 1643-1653.

Fox, J., Vogler, J. B., Sen, O. L., Giambelluca, T. W., & Ziegler, A. D. (2012). Simulating land-cover change in montane mainland southeast Asia. *Environmental management*, 49(5), 968-979.

- Fox, J.M., Castella, J.C., Ziegler, A.D. & Westley, S.B. (2014) Rubber plantations expand in mountainous Southeast Asia: what are the consequences for the environment? *AsiaPacific Issues*, 114, 1–8.
- Gasparotto, L., & Pereira, J. C. R. (2012). Doenças da seringueira no Brasil. *Brasília: EMBRAPA*, 2.
- Goldstein, G., Santiago, L. S., Campanello, P. I., Avalos, G., Zhang, Y. J., & Villagra, M. (2016). Facing shortage or excessive light: How tropical and subtropical trees adjust their photosynthetic behavior and life history traits to a dynamic forest environment. In *Tropical Tree Physiology* (pp. 319-336). *Springer International Publishing*.
- Gonçalves, J. F. D. C., Barreto, D. C. D. S., Santos Junior, U. M. D., Fernandes, A. V., Sampaio, P. D. T. B., & Buckeridge, M. S. (2005). Growth, photosynthesis and stress indicators in young rosewood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke) under different light intensities. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 17(3), 325-334.
- Homma, A. K. O. (2012). Extrativismo vegetal ou plantio: qual a opção para a Amazônia?. *estudos avançados*, 26(74), 167-186.
- IAC, Instituto Agronômico. 2013. Centro de Seringueira e Sistemas Agroflorestais. A Importância da borracha natural, (<http://www.iac.sp.gov.br/areasdepesquisa/seringueira/importancia.php>). Acesso em 05/08/2015.
- IBGE. 2006. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística Produção da Extração Vegetal e Silvicultura, v.21.
- Santos Junior, U. M.; Gonçalves, J. F. C.; Feldpausch, T. R. (2006). Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 226(1), 299-309.
- Kodikara, P.B. and Weeralal, J.L.K. (1995). Effect of Planting Density on Growth, Yield Related Factors and Profitability of Rubber (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). *Journal of the Rubber Research Institute of Sri Lanka*, 76, 55-71.
- Lai, J., & Yamazaki, R. (2014). Current Situation of Rubber Plantation by Smallholder Farmers in Xishuangbanna. *Japanese Journal of Farm Management*, 52(1-2), 125-130.
- Li, Z., & Fox, J. M. (2012). Mapping rubber tree growth in mainland Southeast Asia using time-series MODIS 250 m NDVI and statistical data. *Applied Geography*, 32(2), 420-432.
- Liu, W., Li, J., Lu, H., Wang, P., Luo, Q., Liu, W., & Li, H. (2014). Vertical patterns of soil water acquisition by non-native rubber trees (*Hevea brasiliensis*) in Xishuangbanna, southwest China. *Ecohydrology*, 7(4), 1234-1244.

- Mann, C.C. (2009). Addicted to rubber. *Science*, 325, 564–566.
- Marto, G.B.T.; Barrichelo, L. E. G.; Müller, P. H. 2007. *Hevea brasiliensis* (Seringueira). Publicado por IPEF. (<http://www.ipef.br/identificacao/hevea.brasiliensis.asp>).
- Mc Murtrie, R.E.; Norby, R.J.; Medlyn, B.,E.; Dewar, R.C.; Pepper, D.,A.; Reich, P.B.; Barton, C.V.M. (2008). Why is plant-growth response to elevated CO₂ amplified when water is limiting, but reduced when nitrogen is limiting? A growth-optimisation hypothesis. *Functional Plant Biology* 35: 521–534.
- Nogueira, R.F.; Cordeiro, S. A.; Leite, A. M.P.; Binoti, M. L. M. S. (2015). Mercado de borracha natural e viabilidade econômica do cultivo da seringueira no Brasil. *Nativa*, 3(2), 143-149.
- Priyadarshan, P. M. (2011). *Biology of Hevea rubber*. CABI.
- Qi, D., Zhou, J., Xie, G., & Wu, Z. (2014). Studies on Rubber (*Hevea brasiliensis*) Trees Exist Plant Type after Planting and Available Tapping Tree of Rubber Plantation in China. *American Journal of Plant Sciences*, 5(20), 3017.
- Ribeiro, R.V.; Souza, G.M.; Oliveira, R.F.; Machado, E. C. 2005. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira de Botânica*, 28(1): 149-161.
- Righi, C. A., Lunz, A. M. P., Bernardes, M. S., Pereira, C. R., Teramoto, E. R., & Favarin, J. L. (2008). Coffee water use in agroforestry system with rubber trees. *Revista Árvore*, 32(5), 781-792.
- Rodrigo, V. H. L. (2007). Ecophysiological factors underpinning productivity of *Hevea brasiliensis*. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19(4), 245-255
- Sangsing, K., Kasemsap, P., Thanisawanyangkura, S., Sangkhasila, K., Gohet, E., Thaler, P., & Cochard, H. (2004). Xylem embolism and stomatal regulation in two rubber clones (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). *Trees*, 18(2), 109-114
- Snoeck, D., Lacote, R., Keli, J., Doumbia, A., Chapuset, T. & Jagoret, P. (2013). Association of hevea with other tree crops can be more profitable than hevea monocrop during first 12 years. *Industrial Crops and Products*, 43, 578–586.
- Somain, R.; Droulers, M.(2016). A seringueira agora é paulista », Confins [En ligne], | 2016URL : <http://confins.revues.org/10906> ; DOI : 10.4000/confins.10906
- Tian, Y., Yuan, H., Xie, J., & Zheng, Y. (2015). Shade tolerance and suitability of tree species for planting in rubber plantations. *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, 78(1), 11-18.

- Verchot, L.V., Noordwijk, M.V., Kandji, S., Tomich, T., Ong, C., Albrecht, A. & Palm, C. (2007) Climate change: linking adaptation and mitigation through agroforestry. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 12, 901–918
- Wang, L. F. (2014). Physiological and molecular responses to drought stress in rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). *Plant Physiology and Biochemistry*, 83, 243-249.
- Wauters, J. B., Coudert, S., Grallien, E., Jonard, M., & Ponette, Q. (2008). Carbon stock in rubber tree plantations in Western Ghana and Mato Grosso (Brazil). *Forest Ecology and Management*, 255(7), 2347-2361.
- Wu, J., Liu, W., & Chen, C. (2016). Can intercropping with the world's three major beverage plants help improve the water use of rubber trees?. *Journal of Applied Ecology*, 53(6), 1787-1799.
- De Fay, E. & Jacob, J. L. (1989). Anatomical organization of the laticiferous system in the bark.

CAPÍTULO I

**PLASTICIDADE FISIOLÓGICA DE PLANTAS JOVENS DE *HEVEA*
BRASILIENSIS (WILLD. EX ADR DE JUSS.) MUELL. ARG.
(EUPHORBIACEAE) EM RESPOSTA A DIFERENTES AMBIENTES DE
LUMINOSIDADE**

RESUMO

A espécie *Hevea brasiliensis* é pertencente à família Euphorbiaceae, é plantada em diversos países devido à importância econômica, visto que o látex oriundo desta espécie ser de excelente qualidade quando comparado aos materiais de origem fóssil, sendo insumo para diversos outros materiais. Esta espécie tem sido muito utilizada em monocultivos, consórcio e na recuperação de áreas degradadas, e na Amazônia no seu próprio ambiente, daí se verifica a grande heterogeneidade de ambientes de luz que a espécie está frequentemente submetida, logo é necessário estudos que busquem o entendimento da capacidade da espécie em apresentar resposta adaptativa funcional (plasticidade fisiológica) frente a estas diferentes condições de irradiância, por meio das características ecofisiológicas. O presente estudo teve como objetivo investigar plasticidade fenotípica à disponibilidade de luz de plantas jovens de *Hevea brasiliensis*, a partir das análises de crescimento, características morfoanatômicas e fisiológicas. Para tal as plantas foram dispostas em três tratamentos: baixa ($47,5 \pm 8,2 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$), moderada ($257,5 \pm 49,3 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e alta ($642,7 \pm 116,9 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) irradiância durante 140 dias. Onde foram analisadas a 0,1,7,28,49,70 e 140 dias o crescimento em diâmetro, altura, número de folhas, área foliar, área foliar específica, desempenho fotossintético, fluorescência da clorofila *a*, pigmentos cloroplastídicos e carboidrato. A anatomia foliar foi feita apenas na condição aclimatada (0 dias) e no fim do experimento (140 dias). Como resultados foi possível observar que as variáveis mais plásticas no início do período experimental foram predominante às características fisiológicas, já as morfológicas ocorreram nas avaliações finais. Ademais verificou-se que a irradiância influenciou significativamente todos os tratamentos, visto que um dia após a exposição já é possível verificar modificações de diversos parâmetros. No tratamento de baixa irradiância verificaram-se menor acúmulo de biomassa total, maior área foliar e área foliar específica, menor espessura do limbo foliar nas avaliações finais, apesar de haver uma queda após um dia de exposição houve uma recuperação após 28 dias do rendimento quântico do fotossistema II (F_v/F_m) e índice de desempenho (IPabs), foram observadas também menores taxas fotossintéticas e menor teor de açúcar solúvel total. Já para os tratamentos de maior irradiância (MI e AI), foram associadas a maiores taxas fotossintéticas, menor teor de pigmentos cloroplastídicos, quanto aos parâmetros F_v/F_m e IPabs não foram observadas o retorno a condição aclimatada. Contudo, o tratamento que obteve maiores ganhos de biomassa, maior crescimento em altura e sobrevivência de 100% foi o tratamento de MI. Logo, se sugere que inicialmente as plantas jovens de seringueira sejam submetidas a um sombreamento moderado.

Palavra chave: aclimação, estresse, fotossíntese, luz, seringueira.

ABSTRACT

The species *Hevea brasiliensis* belongs to the family Euphorbiaceae, is planted in several countries due to the economic importance, since the latex of this species is of excellent quality when compared to the materials of fossil origin. This specie has been widely used for monoculture crop, mixed plantations and recovery of degraded areas. This specie is exposed to a large variation of light intensity at The Amazon, its natural environment, thus studies of its ecophysiological characteristics seeking to understand the specie capacity in expressing functional adaptive response (phenotypic plasticity) to cope with these different irradiation conditions are needed. This study aimed investigate the phenotypic plasticity due light availability variation over *Hevea brasiliensis* young plants, by analysing plant growth and its morphological and physiological characteristics. Therefore plants were arranged in three treatments: low (47.5 ± 8.2), moderate (257.5 ± 49.3) and high irradiance (642.7 ± 116.9 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) through 140 days. Diameter and height growth, leaf number, leaf area, specific leaf area, photosynthetic performance, chlorophyll a fluorescence, chloroplastidic pigments and carbohydrate content were analyzed at 0;1;7;28;49;70 and 140 days. Leaf anatomy was done in acclimated condition (0 days) and at the end of the experiment (140 days). It was possible note that physiological variables were predominantly more plastic and responsive at the beginning of the experimental period while the morphological changes occurred only in the final evaluations. In addition, it was found that irradiance had influenced all treatments; since one day after expose plants to light it was possible observe modifications on several parameters. The low-irradiation treatment presented lower total biomass accumulation, greater leaf area and specific leaf area and thinner leaf blade in the final evaluations, although there have been a drop of Fv/ Fm Ratio and index of performance after one day of exposure, they were recovered after 28 days, it was also observed lower photosynthetic rates and lower total sugar contents. However, treatments with higher irradiance (MI and AI), were associated with higher photosynthesis rates and lower content of chloroplastidic pigments, while Fv/Fm and IPabs parameters variations do not returned to the acclimated condition. However, the treatment that reached greater biomass, greater growth in height and 100% survival were that with MI. Therefore, it is suggested that young rubber plants should initially undergo moderate shading.

Key words: acclimatation, stress, photosynthesis, light, rubber tree.

INTRODUÇÃO

A seringueira (*Hevea brasiliensis* Willd. ex A.Juss. Müll.Arg.), pertence à família Euphorbiaceae e é nativa da Floresta Tropical Amazônica. Esta espécie é considerada uma das principais culturas florestais nas regiões tropicais, em decorrência do seu elevado valor econômico, a grande quantidade de látex produzido, resultando em alta procura deste produto nos mercados nacional e internacional (Furtado et al., 2008).

Há algumas décadas a produção de borracha natural não está sendo capaz de suprir a demanda interna das indústrias e a expectativa é de aumento no que concerne à importação nacional (IBGE, 2006; Soares et al., 2008). As projeções demonstram que no ano de 2020 o consumo do Brasil será de 570 mil toneladas enquanto a produção estimada será de 360 mil toneladas, diante destes números, à expansão da área plantada parece ser algo inevitável, mas para contribuir na busca pelo equilíbrio dos números acima mencionados o país conta com um fator muito importante que são grandes extensões de terras aptas ao cultivo da seringueira, correspondendo a aproximadamente a 15 milhões de hectares. Atualmente, os países que detém a maior produção, cerca 3 milhões de toneladas/ano de borracha e maior área plantada são: a Tailândia e a Indonésia (Instituto Agrônomo- IAC, 2013; Somain e Droulers, 2016).

Considerando que a produção nacional de seringueira pode ser intensificada no que concerne ao aumento da área plantada, sugere-se por adição que outro aspecto que deveria ser implementado seria aumentar o desempenho dos plantios, neste sentido é importante destacar que a seleção de clones mais efetivos na captura e uso dos recursos primários (luz, água, nutrientes e CO₂) e que revertam este melhor desempenho em termos de crescimento das árvores pode contribuir sobremaneira para a heveicultura nacional.

Estudos que apontem para um entendimento mais consistente sobre o desempenho ecofuncional de indivíduos de *H. brasiliensis* pode ser a forma mais prática de verificar o comportamento da espécie frente aos fatores abióticos tanto em condições ótimas para seleção de clones mais produtivos quanto em condições estressantes, no segundo caso visando discriminar clones mais tolerantes a diferentes fatores limitantes ao crescimento (fatores biótico e/ou abiótico). No que concerne às condições estressantes, sabe-se que um desbalanço de um ou mais recursos primários restringe o fornecimento dos outros, o que pode ocasionar, no caso específico da fotossíntese, por exemplo, menor fixação de dióxido de carbono pela planta, aspecto que pode implicar menor produção florestal (Binkley et al., 2004).

A luz, entre os fatores primários para o crescimento das plantas, destaca-se como primordial para o fluxo de energia nos sistemas biológicos, altamente determinante para os

processos fisiológicos dos vegetais, sendo também considerado o fator limitante mais importante no crescimento de árvores da floresta tropical na fase juvenil (Santos Júnior et al., 2006; Kerbauy, 2008; Schmitz et al., 2014). Também é importante registrar que a capacidade das plantas de se ajustarem morfo-fisiologicamente (lançando ou perdendo folhas e acionando alterações metabólicas) além de aperfeiçoarem o uso dos recursos primários, em especial luz, contribui, em grande medida, para o sucesso adaptativo e para a aclimação no sítio florestal na fase inicial de crescimento (Gonçalves et al., 2007; Wit et al., 2016).

Naturalmente, no ambiente florestal pode ser observada grande heterogeneidade quanto à disponibilidade de luz, tanto no que concerne ao aspecto espacial (diferentes estratos florestais, ambientes de sub-bosque e áreas de clareiras) quanto ao caráter temporal (sazonalidade) em termos de época do ano (Chazdon e Pearcy, 1991; Zhang et al., 2003; Favaretto et al., 2011) e, por certo, muitos ajustes morfo-fisiológicos são realizados pelas espécies florestais para potencializar suas performances nos seus respectivos habitats naturais.

Considerando a heterogeneidade da disponibilidade de luz, a plasticidade das plantas pode representar um mecanismo de grande relevância para reforçar a sobrevivência, o desempenho e produtividade das espécies nos sítios florestais sobre diferentes amplitudes de variações dos ambientes lumínicos (Valladares e Sánchez-Gómez 2006, Nicotra et al., 2010).

De certa forma, o sucesso adaptativo pode ser reflexo da aclimação, que pode ser definida como o aumento da tolerância da planta a fatores estressantes, devido à exposição prévia a condições fora da faixa ótima de um ou mais recursos necessários ao funcionamento adequado do metabolismo vegetal (Taiz & Zeiger, 2009). A plasticidade, por sua vez, pode ser definida como a capacidade das plantas de apresentarem respostas distintas em relação às condições ambientais por meio da flexibilidade de fenótipos (Sultan, 2000; Sultan, 2003; Valladares et al., 2006) e refere-se à amplitude de respostas possíveis dentro de um mesmo genótipo, podendo ser expressa pelo processo de aclimação (Chambel et al., 2005).

As repostas plásticas a curto e a longo prazo podem contribuir para a capacidade das plantas em ocuparem habitats diversos e heterogêneos. Ademais, podem permitir o sucesso do estabelecimento de um determinado indivíduo mesmo em condições desfavoráveis (Sultan, 2000). A plasticidade morfológica e fisiológica pode ser considerada uma estratégia da planta para tentar manter o crescimento em ambientes com limitação de recurso (Sultan, 2003, Valladares et al., 2007, Nicotra et al. 2010), assim possibilitando seu bom desempenho (Davidson et al., 2011).

Mudanças nos órgãos e tecidos, nesses ambientes, são consideradas irreversíveis, logo as folhas dos ramos originais podem senescer e sofrer abscisão, sendo necessária a produção

de novos ramos (Zhang et al., 2003; Damatta, 2004). Apesar disso, outros autores relatam que embora as alterações destas características sejam mais pronunciadas em folhas emitidas após a submissão a nova condição, tais alterações também podem ser observadas em folhas pré-existentes (Yamashita et al., 2000; Lambers et al., 2008). Sugerindo a possibilidade de pelo menos uma aclimação parcial nas folhas pré-existentes em condições de maior irradiância (Krause et al., 2004). Alguns estudos relatam que as variáveis mais plásticas, em folhas pré-existentes, quando submetidas à variação no ambiente de luz são, predominantemente, bioquímicas e fisiológicas (Sims e Pearcy, 1992; Yamashita et al., 2000; Yamashita et al., 2002).

A folha por ser o órgão de maior exposição às variáveis ambientais sofre modificações de suas características em vários níveis que podem ser observadas durante o processo de aclimação (Castro et al., 2009). Folhas crescidas em ambientes sombreados precisam desenvolver estratégias que possibilitem maior eficiência na captura e utilização da energia luminosa. Geralmente, dentre as principais características morfofisiológicas exibidas estão a maior área foliar, menor massa foliar específica, menor quantidade de cloroplastos, maior teor de clorofila e menor razão clorofila *a/b*. Adicionalmente, algumas espécies quando em ambiente sombreado pode apresentar, diminuição do crescimento e desenvolvimento, menor taxa de assimilação de CO₂, decréscimo na produção de carboidratos, bem como menor taxa respiratória. Porém, existem plantas que mesmo nesta condição, são capazes de utilizar de forma eficiente os recursos limitados de luz, pois são capazes de aperfeiçoar o balanço de carbono na planta (Lambers et al., 2008; Sarijeva et al., 2007; Dai et al., 2009; Legner et al., 2014; Huang et al., 2016; Valladares et al., 2016; Guo et al., 2016).

As folhas expostas ao pleno sol podem ser mais eficientes na utilização da maior quantidade de energia luminosa, que por sua vez, melhoram o desempenho fotossintético (Dai et al., 2009). Investem também em maior massa seca por unidade de área foliar, conteúdo de nitrogênio por unidade de área foliar, menor teor de pigmentos cloroplastídicos por unidade de massa foliar, especialmente de clorofila *b*, maiores taxas de respiração no escuro, bem como aumento de pigmentos fotoprotetores (Pearcy, 2007; Niinemets, 2010).

Em termos de acúmulo de biomassa, plantas crescidas em ambientes de maior irradiância investem mais em massa radicular, de forma a compensar as maiores perdas de água que, quase sempre ocorrem, devido às altas taxas de transpiração, por outro lado estas plantas aperfeiçoam o processo de absorção e, conseqüentemente, e também a produção de biomassa originada a partir de uma maior taxa de fotossíntese (Soustani et al., 2014). Plantas de sol parecem obter crescimento mais vigoroso, maior número de ramos, como descrito

anteriormente, maiores taxas fotossintéticas e de biomassa fresca e seca do que quando são submetidas baixas irradiâncias (Guo et al., 2016). Por outro lado, em ambientes de alta irradiância, caso a espécie não seja capaz de utilizar o excesso de energia nem dissipá-lo na forma de fluorescência e/ou calor, ocorre a fotoinibição, que pode ser representada pela queda nos valores da razão F_v/F_m e do índice PIabs (Nikiforou et al., 2011). A proporção da energia emitida na forma de fluorescência é baixa em condições ótimas para a planta, no entanto, como resultado da fotoinibição, verifica-se aumento na dissipação de calor e na emissão de fluorescência pelas folhas das plantas podendo resultar em redução da capacidade fotossintéticas das plantas (Contin, 2009).

Portanto, entender como diferentes condições de irradiância podem modificar as características ecofisiológicas da seringueiraem podem repercutir em importantes tomadas de decisões para a implantação de novos cultivos, assim como para o manejo dos atuais plantios de *H. brasiliensis* monitorando todo ciclo da cultura desde a implantação até a fase de produção. Logo, estudos que visem analisar a plasticidade fenotípica por meio de aspectos ecofisiológicos frente às diferentes intensidades de irradiância podem contribuir para definir as bases conceituais do efeito da luz sobre a fotossíntese e demais desdobramentos do processo em plantios da espécie, mas também pode estabelecer critérios e tecnologias prontas para serem aplicadas nos plantios.

Diante das questões acima mencionadas, o objetivo deste trabalho foi investigar a plasticidade fisiológica plantas jovens de *H. brasiliensis* crescidas em diferentes ambientes de irradiância a partir de variáveis morfofisiológicas e bioquímicas. Para tanto, as hipóteses foram abordadas: A) A maior disponibilidade de luz favorecerá o crescimento de *H. brasiliensis* no estágio juvenil, B) A espécie apresentará diferentes estratégias nos diferentes ambientes de irradiância, C) As variáveis mais plásticas serão as de trocas gasosas e fluorescência e as menos plásticas serão a de crescimento e as morfoanatômicas.

OBJETIVOS

Objetivo geral

Investigar a plasticidade fenotípica à disponibilidade de luz de plantas jovens de *Hevea brasiliensis*.

Objetivos específicos

- Avaliar o efeito de diferentes níveis de luz no crescimento de *H. brasiliensis*.
- Determinar as características morfoanatômica de folhas de *H. brasiliensis* quando exposta a diferentes ambientes de luz.

- Analisar o desempenho fotossintético de *H. brasiliensis* quando exposta a diferentes ambientes de luz.
- Determinar os teores de carboidratos em folhas (açúcares solúveis e amido) quando exposta a diferentes ambientes de luz.
- Identificar as variáveis de maior contribuição para a plasticidade à irradiância de *H. brasiliensis*

MATERIAL E MÉTODOS

Material vegetal

As plantas jovens foram produzidas a partir de sementes coletadas de cinco matrizes, situadas em uma área particular localizada no Ramal Tatajuba, km 17, município de Altamira, Pará (03° 18' 05'' S e 52° 17' 12'' W), conforme figura 1. A semeadura foi realizada no dia 27 de janeiro de 2016 utilizando-se como substrato para germinação areia branca e acondicionada em caixas plásticas no Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal (LFBV) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA).

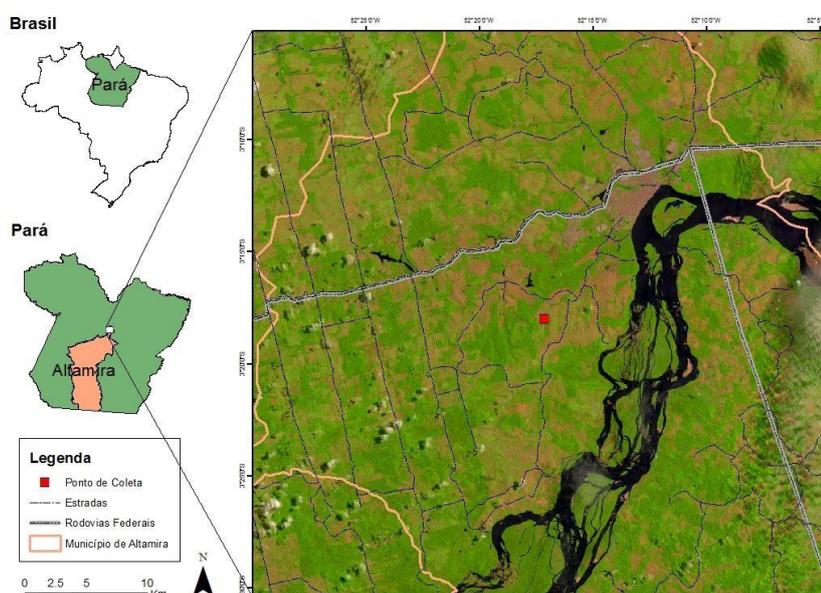


Figura 1- Localização da área de coleta de sementes de *Hevea brasiliensis* (Fonte: Andrade, 2016)

Após três meses, foram selecionadas quanto ao estado fitossanitário, vigor e uniformidade para as variáveis de altura e diâmetro. As plantas foram, então, transferidas para sacos plásticos com capacidade para 3 kg, contendo solo como substrato cujas características químicas podem ser verificada na tabela 1.

Tabela 1. Valores de pH, macro e micronutrientes e Al no substrato sob cultivo de plantas jovens de *H. brasiliensis*

pH		P	K	Mn	Fe	Zn	Ca	Mg	Al	C	N
H ₂ O	KCL	mg kg ⁻¹					Cmolc kg ⁻¹			g kg ⁻¹	
7,1	7,97	239,79	45,77	43,4	104	31,9	10,59	0,53	0	11,22	1,06

Experimento

O experimento foi conduzido no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, localizado no Campus III (V-8) (3°05'30" S e 59°59'36" W), no período de 6 de agosto a 24 de dezembro de 2016, e as análises foram realizada no Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal (LFBV).

As plantas foram cultivadas inicialmente sob radiação fotossinteticamente ativa (RFA) média de 15,3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante 6 meses. Após o período de cultivo, as plantas foram submetidas a diferentes condições de irradiância que definiram os três tratamentos: T1- baixa irradiância (BI); T2- moderada irradiância (MI); T3- alta irradiância (AI). Os tratamentos a partir destas definições serão apresentados como BI, MI e AI, respectivamente. A temperatura média durante todo o período experimental do T1 foi de 30°C, do T2 foi cerca de 31°C e do T3 de 31-32°C. A RFA dos três tratamentos foi determinada em quatro períodos de um dia ensolarado (10h, 12h, 14h, 16h) por meio de medidor de PAR da Sky Instruments Ltda, durante 7 dias. A descrição dos valores de irradiância referentes a cada ambiente pode ser verificada na tabela 2:

Tabela 2- Descrição dos tratamentos: Plantas jovens de *Hevea brasiliensis* submetidas a diferentes ambientes de luz.

Radiação fotossinteticamente ativa (RFA)	Tempo 0	BI	MI	AI
Média de PAR [$\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	15,31 ± 1,21	47,51 ± 8,24	257,5 ± 49,34	642,71 ± 116,94
Média do PAR ao meio dia	17,83 ± 1,81	47,15 ± 13,36	579 ± 109,27	1357,47 ± 127,26
% SOL	2,38 ± 0,19	7,39 ± 1,28	40,06 ± 7,68	100

Baixa irradiância (BI); Moderada irradiância (MI); Alta irradiância (AI). Valores médios e respectivo erro-padrão.

As plantas foram regadas diariamente a fim de evitar os efeitos de estresse hídrico. Após a aclimação das plantas e a aplicação dos tratamentos, as análises foram realizadas nos seguintes intervalos: 0 (primeira medição, condição aclimatada) , 1, 7, 28, 49, 70 e 140 dias. Sendo que para as análises foliares foram utilizadas, inicialmente, folhas maduras (pré-existentes). A condição aclimatada (tempo 0) foi a mesma para todos os tratamentos.

Crescimento de *Hevea brasiliensis*

Crescimento em altura e diâmetro e número de folhas

As variáveis de crescimento foram determinadas durante todo o período experimental, em 5 plantas por tratamento. As seguintes medidas foram realizadas: altura (da base do caule até a gema apical), diâmetro do coleto (acima da região de inserção das primeiras raízes), número de folhas. Para a medição da altura foi utilizado régua milimetrada de 60 cm, para o diâmetro, um paquímetro digital.

Para as variáveis de crescimento relacionadas à arquitetura (altura, diâmetro do coleto, número de folhas) foram determinadas as seguintes variáveis de crescimento conforme Bugbee (1996) e Davanso et al. (2002), a saber:

- $TCR - a = \frac{(\ln A2 - \ln A1)}{t2 - t1}$
- $TCR - d = \frac{(\ln D2 - \ln D1)}{t2 - t1}$
- $IGF = \frac{NFN}{NFO} \times \frac{100}{t2 - t1}$
- $TCA - a = \frac{(A2 - A1)}{t2 - t1}$
- $TCA - d = \frac{(D2 - D1)}{t2 - t1}$

Em que TCR é a taxa de crescimento relativo e TCA é a taxa de crescimento absoluto em altura (a) e diâmetro (d); IGF é o índice de ganho foliar; A2 é a altura final; A1 altura inicial, D2 diâmetro final e D1 diâmetro inicial; NFN é o número de folhas novas lançadas e NFO número de folhas originais; T2 é o tempo final do experimento e T1 tempo inicial experimental.

Alocação de biomassa

A análise de biomassa foi feita no início (tempo 0) e no fim do experimento (140 dias). Para tal as plantas foram seccionadas em folhas, caules, raízes, acondicionados em sacos de papel para secagem em estufa a temperatura de 65°C. A pesagem da matéria seca (MS) foi realizada em balança analítica, até a obtenção do peso seco constante. Posteriormente, foram obtidas as variáveis $MS = MSF + MSC + MSR$ (Grime e Hunt 1975). A MSF é a massa seca foliar; MSC é a massa seca caulinar, MSR é a massa seca radicular e MS é a matéria seca total. Adicionalmente, foi calculada a razão raiz parte aérea (MSR/MSF).

Área foliar e área foliar específica

Para a medição da área foliar total, foi utilizado scanner na resolução de 600 dpi, e foram processadas no software IMAGE J. A área foliar específica (AFE) foi determinada a partir de dez discos foliares de área conhecida (0,283 cm²) retirados de cada planta, acondicionados em sacos de papel e submetidos à secagem em estufa a 65°C até a obtenção

do peso seco constante. A AFE foi obtida pela razão entre a área foliar (cm^2) e massa foliar seca (g) (Evans e Poorter, 2001). Todas as medidas foram realizadas em folhas maduras completamente expandidas, sendo 5 repetições por tratamento.

Anatomia foliar

Folhas totalmente expandidas, localizadas na região mediana da planta, foram coletadas e fixadas em FAA 50 (Johansen, 1940). Após 24 horas as folhas foram estocadas em etanol 50%. Para o seccionamento das amostras das folhas foram utilizadas porções do terço mediano do folíolo central (área da nervura). Os cortes foram feitos à mão livre (transversal) com lâmina de barbear, clarificados em solução de hipoclorito de sódio 2%, sendo em seguida lavados em água destilada, neutralizados em ácido acético 3% e lavados novamente em água destilada. Como corante foi utilizada solução de Azul de Astra e Safranina (9:1), conforme Bukatsch (1972), modificado por Kraus e Arduin (1997) e as lâminas foram montadas em glicerina. Para mensurar a espessura dos tecidos da secção transversal foram retirados campos aleatórios da região mediana onde foram mensurados: espessura da epiderme superior (adaxial) mais cutícula, espessura de parênquima lacunoso e paliçádico e por fim a espessura da epiderme inferior (abaxial) mais cutícula. O material processado foi analisado em microscópio de luz (Zeiss Axioskop 2; Zeiss, Jena, Alemanha) e processado no software Zeiss Axio Cam MRC.

As análises anatômicas foram realizadas em 5 plantas por tratamento no início do experimento (tempo 0) e no fim do experimento (140 dias), cada repetição foi feita em triplicata, oriundas de folhas com boas características fitossanitárias e completamente expandidas.

Desempenho fotossintético

As trocas gasosas foram obtidas em folhas localizadas no terço médio das plantas, em bom estado fitossanitário e completamente expandidas, utilizando o IRGA (LICOR-6400XT). As medições foram realizadas no período entre 08:00 e 12:00 horas, em cinco plantas por tratamento onde foram medidas as taxas de fotossíntese (A), condutância estomática (gs), transpiração (E) e respiração no escuro (Rd). A eficiência no uso da água (EUA) foi calculada pela razão entre as taxas da assimilação líquida (A) e transpiração (E), já a eficiência no uso intrínseco da água (EIUA) por meio da razão da fotossíntese (A) pela condutância estomática (gs). Os dados pontuais de trocas gasosas foram obtidos à densidade de fluxo de fótons saturante (PPFD) de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Senevirathna et al., 2003). O IRGA foi ajustado para o fluxo de $400 \mu\text{mol s}^{-1}$, concentração de CO_2 e H_2O dentro da câmara de medição em torno

de $400 \pm 4 \mu\text{mol mol}^{-1}$ e $21 \pm 1 \text{ mmol mol}^{-1}$, respectivamente. A temperatura foi mantida em torno de $31^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$ (Ferreira *et al.*, 2012).

As curvas de resposta da fotossíntese a irradiância (Pn-I) (curvas de luz) foram realizadas no fim do experimento em folhas maduras de cinco plantas por tratamento totalizando 15 curvas de luz (Pn-I). As curvas de luz (Pn-I) foram mensuradas em 11 níveis de irradiância (PPFD: 0, 25, 50, 75, 100, 250, 500, 750, 1000, 1500, 2000 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em ordem decrescente.

Antes da determinação das curvas de luz as folhas foram submetidas a irradiância de 1000 $\mu\text{mol (quanta) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para a adaptação da folha a câmara de medição e só depois de adaptadas as mensurações das curvas Pn-I foram realizadas. O modelo exponencial foi usado para ajustar à curva de resposta fotossintética a intensidade luminosa para cada planta (Iqbal *et al.* 1997; Santos Junior *et al.*, 2012):

$$P_n = (P_{n\max} + R_d) \{1 - \exp[-\alpha I / (P_{n\max} + R_d)]\} - R_d$$

em que I é a irradiância (~PPFD); Pn é a fotossíntese líquida ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Pnmax é a fotossíntese líquida máxima; Rd é a respiração no escuro ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) correspondente ao valor de Pn quando $I = 0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; e α é o rendimento quântico aparente da fotossíntese ($\text{mol CO}_2 \text{ mol quanta}^{-1}$). Nesse trabalho somente Pnmax e α foram estimados pelo modelo. Cada uma das curvas Pn-I foram ajustadas usando o algoritmo de Levenberg-Marquardt com base na rotina do programa Statistica, versão Windows 7.0 (StatSoft Inc., 2004 East 14th Street, Tulsa, OK, USA). A irradiância de compensação de luz (Ic; PPFD no qual Pn = 0) foi calculada pela fórmula $I_c = R_d / \alpha$ e a irradiância de saturação de luz (Is; PPFD no qual Pnsat = 90% Pnmax) foi estimada como:

$$I_s = [(P_{n\max} + R_d) / \alpha] \ln \{ -[(0,9P_{n\max} + R_d) / (P_{n\max} + R_d)] + 1 \}$$

Fluorescência da clorofila a

O monitoramento da fluorescência da clorofila a foi realizado em 5 plantas por tratamento por meio de um fluorômetro portátil (Plant Efficiency Analyser – MK2 – 9600, Hansatech, Norfolk, UK) entre 8:00 e 12:00 horas, em folhas completamente expandidas. Inicialmente as folhas foram aclimatadas ao escuro durante 30 minutos e posteriormente, foram expostas a pulso de luz saturante de 3000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e comprimento de onda de 650 nm durante 1 s, A partir das leituras foram obtidos o rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m), o índice de desempenho (PI_{ABS}) (Srivastava *et al.* 1999; Strasser *et al.* 2010).

Teores de pigmentos cloroplastídicos

Os teores de pigmentos cloroplastídicos foram determinados a partir de 0,1 g de material vegetal fresco de folhas de 5 plantas por tratamento em folhas em estado fitossanitário considerado adequado. Este material foi macerado com 10 mL de acetona (80% v/v) e MgCO₃ (0,5% p/v). Posteriormente, o extrato foi filtrado em papel filtro qualitativo nº 2. Depois de filtrado, o volume do extrato foi aferido para 15 mL com a mesma solução. O extrato foi lido em espectrofotômetro de acordo com as absorbâncias das clorofilas *a* (chl*a*), clorofila *b* (chl*b*) e carotenóides (C_{x+c}), respectivamente λ= 663, 645 e 480 nm (Lichtenthaler e Wellburn 1983). As concentrações das clorofilas no extrato foram calculadas na base da massa foliar (μmol g⁻¹), a partir das equações descritas por Hendry e Price (1993).

$$\text{chl a } (\mu\text{mol g}^{-1}) = \frac{(12,7. A663 - 2,69. A645). 1,119. V}{1000. \text{ peso (g)}}$$

$$\text{chl b } (\mu\text{mol g}^{-1}) = \frac{(22,9. A645 - 4,68. A663). 1,102. V}{1000. \text{ peso (g)}}$$

$$c_{x+c} (\mu\text{mol g}^{-1}) = \frac{(A480 + 0,114. A663 - 0,638. A645) V. 1000}{112,5 . \text{ peso (g)}}$$

A: absorbância no comprimento de onda indicado; V: volume final do extrato clorofila-acetona (ml).

Adicionalmente foram calculadas as concentrações de clorofila total (chl a + chl b), as razões chl a/chl b e as razões clorofila total/ carotenóides (chl total/ cx+c).

Extração de Açúcares solúveis totais e amido foliares

Para a determinação dos carboidratos, as folhas foram coletadas no período da manhã visando manter as reações metabólicas em nível basal e não influenciar a degradação dos açúcares. As folhas foram secas em estufa a 65°C, posteriormente, foram moídas até a obtenção de um pó fino para posterior análise. Os carboidratos solúveis foram extraídos conforme metodologia proposta por Passos (1996). Amostras com 20 mg de material seco em 1mL de etanol aquoso 80% (v: v) usando micro túbulos de polietileno. A mistura foi mantida em banho- maria a 95° C durante 30 minutos, posteriormente as amostras foram centrifugadas a 3000 rpm durante 5 min a 4° C. O sobrenadante foi recolhido e o precipitado foi submetido a mais três extrações com etanol aquoso 80% (v: v). O sobrenadante foi purificado em uma solução bifásica de clorofórmio-agua (15:15), sendo recuperada a parte da solução purificada (sem lipídeos e clorofila). A solução foi colocada em estufa de circulação forçada a 60° C até evaporação total da fase aquosa. Posteriormente, foi adicionado 1 mL de água destilada para quantificação. O amido foi extraído do precipitado restante após a extração com etanol, com 10 mL de ácido perclórico 35% (v/v) e centrifugado a 10.000 rpm durante 15 minutos, a 25°C,

recolhendo-se o sobrenadante. Os açúcares solúveis total (AST) e amido das folhas foram determinados seguindo o método fenol-sulfúrico a leitura espectrofotométrica foi feita na absorvância de $\lambda = 490$ nm (Dubois et al., 1956). A estimativa de açúcares solúveis totais e amido foram feitas utilizando-se equação ajustada com curva padrão de glicose (Sigma).

Delineamento experimental e análises estatísticas

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado (DIC) com três tratamentos (BI, MI e AI) com 30 plantas por tratamento. As análises foliares, foram inicialmente utilizando folhas maduras, pré-existentes.

Os resultados obtidos foram submetidos à ANOVA One-way e quando a análise se mostrou significativa, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ($P < 0,05$). Por sua vez, as variáveis monitoradas foram submetidas à ANOVA Two-way, considerando os fatores ambientes de luminosidade e tempo de experimentação. Quando não atendidas às premissas de homogeneidade e normalidades os dados foram transformados. Todas as análises foram processadas a partir do programa Statistica versão 7.0 para Windows (StatSoft Inc., 2004) e Sigma Plot 13.

A Análise de Componentes Principais (PCA) foi realizada utilizando o software *PAST* (versão 2.17c). Para tal os dados foram relativizados, ficando adimensional. Os tempos foram 0 e 1, 7, 70 e 140 dias. As variáveis analisadas foram: altura, diâmetro, número de folhas, área foliar, área foliar específica, trocas gasosas, pigmentos, carboidratos.

RESULTADOS

Crescimento e acúmulo de biomassa

Dentre os tratamentos de ambientes de luz aplicados as plantas jovens de *H. brasiliensis* submetida ao tratamento de moderada irradiância (MI) exibiu crescimento relativo em altura superior aos demais tratamentos (Tabela 3), porém foi similar o índice de ganho foliar ao tratamento de baixa irradiância (BI). Em relação ao diâmetro não foram verificadas diferenças entre os tratamentos. Analisando em termos percentuais, o tratamento de MI exibiu ganho de 66% em altura e 73% em diâmetro, já para o número de folhas o ganho foi de 140% quando comparado à testemunha.

Tabela 3- Índice de ganho foliar (IGF); taxa de crescimento relativo em altura (TCR-a); Taxa de crescimento absoluto em altura (TCA-a); taxa de crescimento relativo em diâmetro (TCR-d); taxa de crescimento absoluto em diâmetro (TCA-d) em plantas jovens de *H. brasiliensis* submetidas em diferentes ambientes de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância).

Ambientes	IGF %	TCR-a (cm.cm ⁻¹ dia ⁻¹)	TCA-a (cm.dia ⁻¹)	TCR-d (mm.mm ⁻¹ dia ⁻¹)	TCA-d (mm.dia ⁻¹)
BI	1,33 ± 0,34 A	0,002 ± 0,000 B	0,08 ± 0,01 B	0,004 ± 0,001 A	0,02 ± 0,00 A
MI	1,57 ± 0,25 A	0,003 ± 0,001 A	0,15 ± 0,05 A	0,004 ± 0,002 A	0,02 ± 0,01 A
AI	0,75 ± 0,42 B	0,002 ± 0,001 B	0,07 ± 0,03 B	0,004 ± 0,002 A	0,02 ± 0,01 A

Valores médios e respectivos desvios-padrão (n =5). Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre tratamentos de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância) (Tukey $P < 0,05$).

Quanto ao acúmulo de massa seca, as plantas sob MI promoveram maior acúmulo nos compartimentos radiculares, caulinares e foliares e por fim na biomassa total seca (Tabela 4). Os tratamentos MI e AI obtiveram ganho no acúmulo de massa seca total exibindo valores, respectivamente, 5 e 2,8 vezes superiores que as plantas na condição aclimatada, bem como, de massa seca de raiz cerca de 6,8 e 4,9 vezes, de massa seca do caule cerca de 4,6 e 2,6 vezes, de massa seca foliar de 4 e 1,1 vezes.

Apesar disso, é possível observar que para o tratamento de BI, quanto aos compartimentos verificou-se que 39% é de massa radicular, 29% de massa caulinar e 33% de massa foliar. Para o tratamento de MI foi de 38% é de biomassa radicular, 34% de caule e 28% de folha. No tratamento AI o maior investimento foi em massa radicular, cerca de 46%, 35% de caule e apenas 19% em folha. Isso se evidencia quando avaliado razão entre raiz e parte aérea. Quando avaliamos a sobrevivência foi possível verificar que houve mortalidade de 7% no tratamento de BI, 20% no tratamento de AI, enquanto o tratamento de MI verificou-se 100% de taxa de sobrevivência.

Tabela 4- Massa seca foliar (MSF); massa seca caulinar (MSC), massa seca radicular (MSR), matéria seca total (MS) e razão raiz parte aérea (MSR/MSF) em plantas jovens de *H. brasiliensis* submetidas em diferentes ambientes de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância)

Condições	MSF (g planta ⁻¹)	MSC (g planta ⁻¹)	MSR (g planta ⁻¹)	MS (g planta ⁻¹)	MSR/MSF
Aclimatada	0,7 ± 0,1 B	0,76 ± 0,24 B	0,60 ± 0,11 B	2,06 ± 0,23 B	0,90 ± 0,31 B
BI	1,47 ± 0,72 AB	1,28 ± 0,72 B	1,75 ± 1,11 AB	4,50 ± 1,31 B	1,23 ± 0,39 B
MI	3,46 ± 1,49 A	4,24 ± 1,8 A	4,69 ± 1,84 A	12,38 ± 4,31 A	1,54 ± 1,02 AB
AI	1,46 ± 1,56 AB	2,74 ± 2,16 AB	3,53 ± 3,58 AB	7,72 ± 7,27 AB	2,91 ± 1,2 A

Valores médios e respectivos desvios-padrão (n= 5). Letras distintas indicam valores significativamente diferentes entre tratamentos de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância) (Tukey $P < 0,05$).

Morfoanatomia foliar

Ao avaliarmos o parâmetro de área foliar (AF), observou-se semelhança entre tratamentos da fase de implantação do experimento (0 dias) até 49 dias (Tabela 5). Porém, ao final de 70 e 140 dias de experimentação, o tratamento de AI exibiu valores inferiores aos dos demais tratamentos. Avaliando o tratamento de MI ao longo do tempo é possível perceber que não houve diferença significativa. Já para o tratamento de AI houve uma diminuição da área foliar a partir de 28 dias, e para o tratamento de BI houve um aumento a partir de 70 dias.

Tabela 5- Área foliar (AF) em plantas jovens de *H. brasiliensis* submetidas em diferentes ambientes de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância)

Tempo (dias)	AF (cm ²)		
	BI	MI	AI
0	74,9 ± 4,4 Ab	74,9 ± 4,4 Aa	74,9 ± 4,4 Aa
1	79,5 ± 5,3 Ab	79,6 ± 17,1 Aa	79,6 ± 13,8 Aa
7	88,2 ± 16,2 Ab	81,7 ± 24,3 Aa	76,2 ± 16,1 Aa
28	81,9 ± 20,2 Ab	79,1 ± 16,7 Aa	64,1 ± 6,6 Aab
49	72,4 ± 15,3 Ab	66,2 ± 3,7 Aa	52,5 ± 10,7 Aab
70	94,9 ± 20,1 Aab	88,7 ± 27,2 Aa	40,6 ± 5,6 Bb
140	118,0 ± 20,5 Aa	83 ± 18,9 Ba	44,1 ± 14,3 Cb

Valores médios e respectivos desvios-padrão (n=5). Letras maiúsculas distintas indicam valores significativamente diferentes entre tratamentos de luminosidade no mesmo período; letras minúsculas distintas indicam valores significativamente diferentes entre períodos no mesmo tratamento de luminosidade pelo teste de tukey (p<0,05).

Semelhante ao resultado de área foliar, para o parâmetro de área foliar específica (AFE) é possível verificar que não houve variação entre os tratamentos da fase de implantação do experimento (0 dias) até 49 dias (Tabela 6). Entretanto, ao final de 70 e 140 dias é possível perceber que os tratamentos de MI e AI exibiram valores inferiores aos de AFE do tratamento de BI. Quando se avalia ao longo do tempo o mesmo tratamento, percebe-se que o tratamento de MI, não se alterou ao longo do tempo. Mas, o tratamento de AI apresentou os menores valores de área foliar específica a partir de 70 dias de experimentação.

Tabela 6. Área foliar específica (AFE) em plantas jovens de *H. brasiliensis* submetidas em diferentes ambientes de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância)

Tempo (dias)	AFE (cm ² .g ⁻¹)		
	BI	MI	AI
0	310,7 ± 54,6 Ab	310,7 ± 54,6 Ab	310,7 ± 54,6 Aab
1	303,7 ± 31,3 Ab	303,6 ± 49,7 Ab	303 ± 34,1 Aab
7	325,6 ± 37,9 Ab	311,2 ± 58,9 Ab	379,7 ± 55,1 Aa
28	366,2 ± 34,6 Aab	294,9 ± 32,7 Ab	309,8 ± 55,2 Aab
49	305,9 ± 72,4 Ab	364,2 ± 78,1 Ab	305,4 ± 40,8 Aab
70	434,6 ± 35,2 Aa	293 ± 35,9 Bb	238,1 ± 45,9 Bb
140	440 ± 42,1 Aa	332,3 ± 33,4 Bb	286,9 ± 31,1 Bb

Valores médios e respectivos desvios-padrão (n=5). Letras maiúsculas distintas indicam valores significativamente diferentes entre tratamentos de luminosidade no mesmo período; letras minúsculas distintas indicam valores significativamente diferentes entre períodos no mesmo tratamento de luminosidade pelo teste de tukey (P<0,05).

Aos 140 dias, as folhas mostraram diferenças expressivas para as variáveis analisadas (Tabela 7). A espessura da cutícula mais epiderme adaxial, parênquima paliçádico, parênquima lacunoso, foram superiores nas plantas submetidas ao pleno sol (AI). Somado a isso, quando se compara os períodos do início e do fim da experimentação (0 e 140 dias), foi observado incremento de 37,8% na espessura foliar total das folhas submetidas à AI. Em contrapartida, os menores valores foram associados ao tratamento de BI. Porém, não foram verificadas alterações significativas na cutícula e epiderme abaxial em nenhum dos tratamentos, se assemelhando a condição aclimatada inicial.

Tabela 7- Variáveis anatômicas de *Hevea brasiliensis* (CT = Cutícula; ED = Epiderme da face adaxial; PP = Parênquima paliçádico; PL = Parênquima lacunoso; EB = Epiderme da face abaxial; TOTAL= espessura total).

Ambientes	CT + ED	PP	PL	CT + EB	Total
Aclimatada	10,35 ± 1,44 C	25,51 ± 3,71 C	39,75 ± 5,37 B	10,83 ± 1,78 A	86,44 ± 8,17 B
BI	11,14 ± 3,85 BC	29,42 ± 3,85 BC	47,25 ± 8,96 AB	11,18 ± 1,74 A	88,77 ± 23,13 B
MI	12,94 ± 0,81 B	32,96 ± 3,6 AB	45,92 ± 7,86 AB	11,35 ± 1,65 A	103,16 ± 11,81 AB
AI	14,93 ± 1,75 A	37,66 ± 6,16 A	58,11 ± 11,93 A	12,3 ± 1,83 A	119,15 ± 23,41 A

Valores médios e respectivos desvios-padrão (n=5). Médias seguidas da mesma letra entre os tratamentos não diferem entre si pelo teste de tukey (P<0,05).

Desempenho fotossintético

Trocas gasosas

Analisando o desempenho fotossintético verificou-se diminuição da fotossíntese a partir do primeiro dia após a exposição em todos os tratamentos, sendo que no 7º dia foram observados valores semelhantes aos iniciais para todos os tratamentos (Figura 2). Contudo, no 28º dia de medida foi possível verificar entre os tratamentos, de forma que o tratamento AI exibiu as maiores taxas fotossintéticas, seguido do tratamento de MI. Esse comportamento

foi semelhante para os demais parâmetros (respiração, condutância estomática e transpiração) no tratamento de AI, no qual foi observado, no fim do experimento, valores de fotossíntese cerca de 1,3 vezes superior as plantas na condição aclimatada.

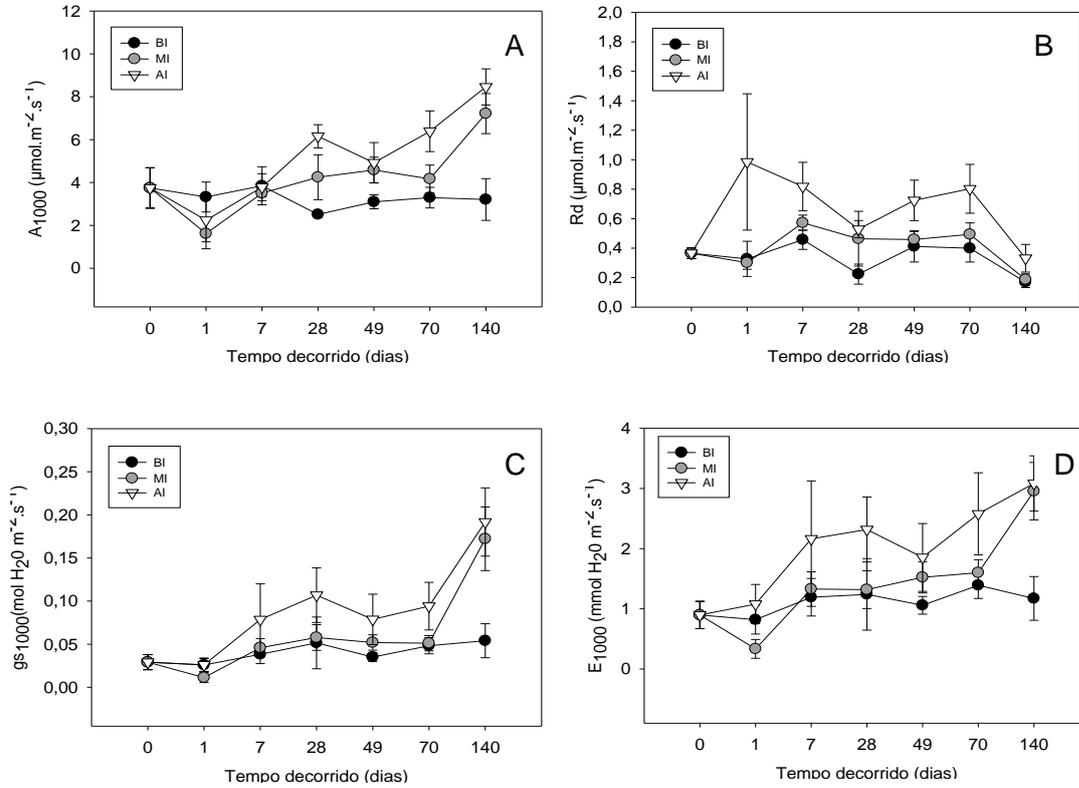


Figura 2- (A) Taxas de fotossíntese (A_{1000}), (B) respiração (R_d), (C) condutância estomática (g_s_{1000}) e (D) transpiração (E_{1000}) em plantas jovens de *H. brasiliensis* submetidas a diferentes ambientes de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância) ($n = 5$). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão.

No que se refere à eficiência no uso da água (EUA) e a eficiência no uso intrínseco da água (EIUA), para o tratamento de AI, após 1º dia de exposição é possível observar uma diminuição, enquanto para os demais tratamentos houve aumento, contrariamente ao observado para todas as variáveis de trocas gasosas. Porém, não se observou efeito muito diferenciado dos tratamentos de luz ao longo do tempo.

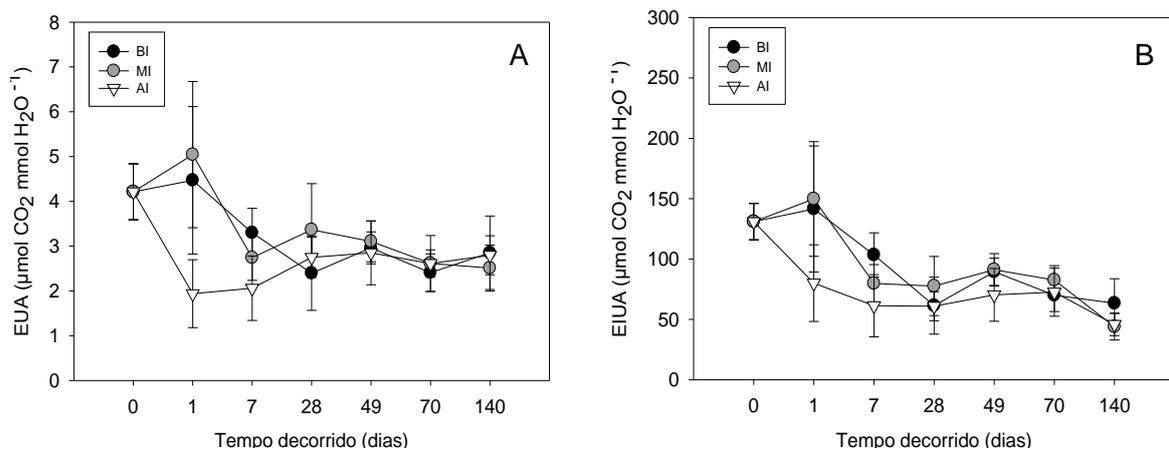


Figura 3- (A) eficiência no uso da água (EUA); (B) eficiência no uso intrínseco da água (EUIA) em plantas jovens de *H. brasiliensis* submetidas a diferentes ambientes de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância) (n = 5). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão.

Quando se correlacionou à fotossíntese (A) com a condutância estomática (gs) foi possível perceber correlação positiva de cerca de 70% entre essas duas variáveis, para os tratamentos de MI e AI (Figura 4, A e B respectivamente).

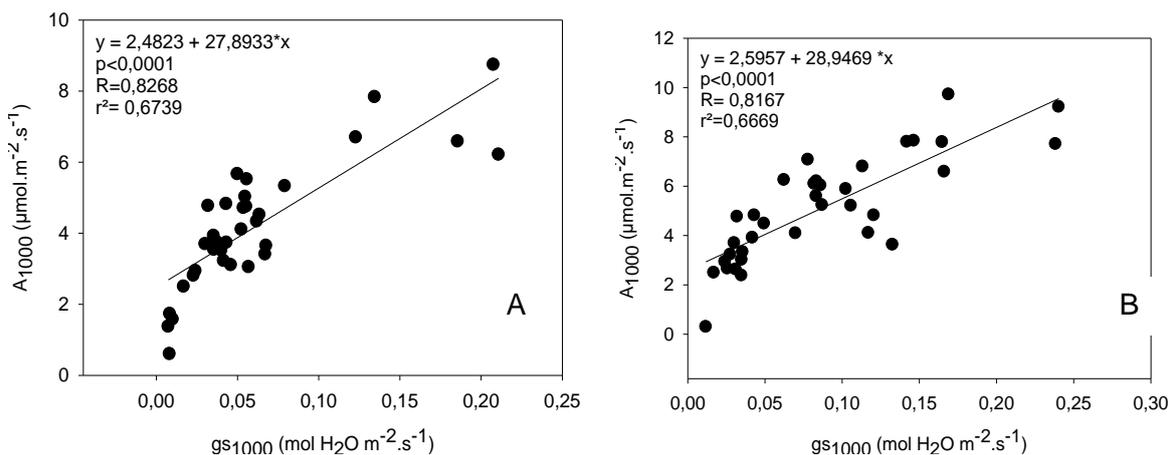


Figura 4- Relação entre fotossíntese e condutância estomática em plantas jovens de *H. brasiliensis*, sob tratamentos de MI (A) e AI (B) (n = 5).

A taxa fotossintética em resposta ao aumento da irradiância após 140 dias de exposição exibiu comportamentos distintos para a espécie nos diferentes ambientes (Figura 5). No tratamento de BI a fotossíntese máxima (P_{Nmax}) foi de $3,97 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, o rendimento quântico aparente (α) foi de $0,036 \text{ mol CO}_2 \text{ mol quanta}^{-1}$, irradiância de compensação (I_c) foi de $4,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e a irradiância de saturação (I_s) foi de $352,4 (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$. No tratamento de MI a P_{Nmax} foi $6,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, o α $0,038 \text{ mol CO}_2 \text{ mol quanta}^{-1}$, a I_c foi de $4,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a I_s $552,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. No tratamento de AI a P_{Nmax} foi $8,4 \mu\text{mol.m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, o α $0,049 \text{ mol.CO}_2 \text{ mol.quanta}^{-1}$, a I_c $6,8 \mu\text{mol.m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a I_s $540,9 \mu\text{mol. m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

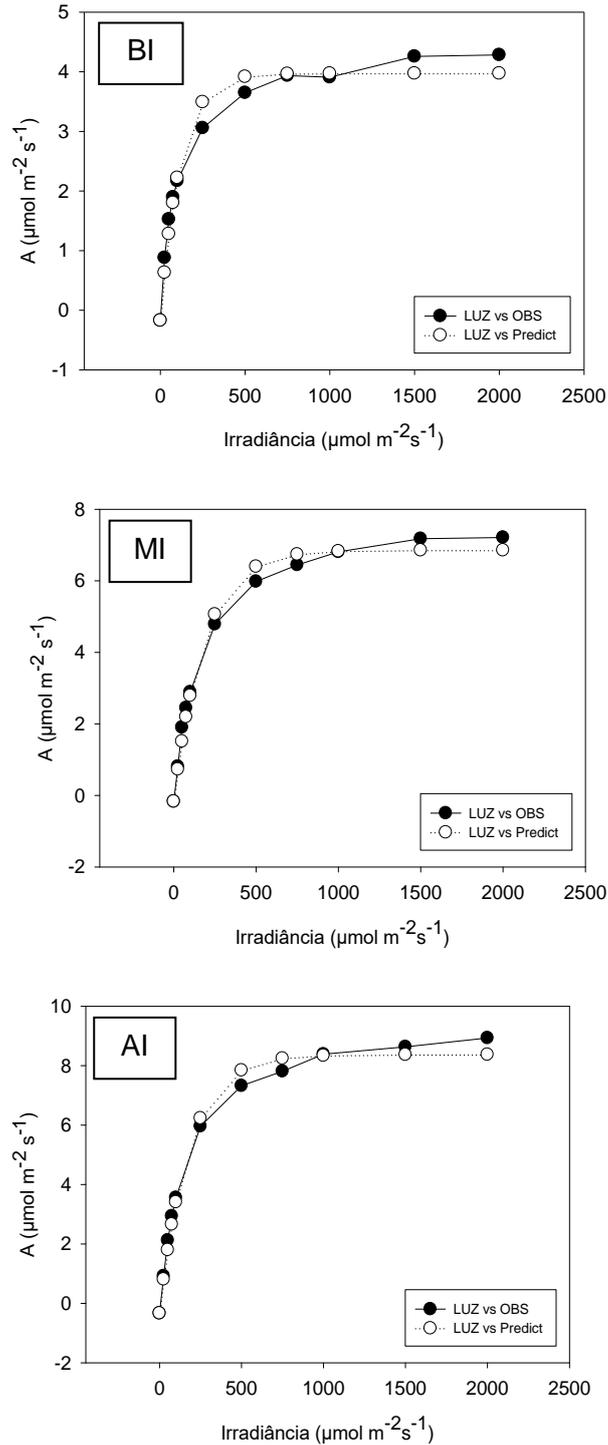


Figura 5- Curva resposta da fotossíntese em função do aumento da irradiância de plantas *H. brasiliensis* submetidas a diferentes ambientes de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância), o círculo aberto corresponde os valores observados, o círculo fechado representa os valores preditos pelo modelo (n = 5)

Fluorescência da Chl a

Para os parâmetros de fluorescência da clorofila *a* foi possível verificar queda, tanto na razão F_v/F_m quanto no índice de desempenho (IP_{ABS}), a partir do primeiro dia de exposição aos diferentes tratamentos (Figura 6). Apenas no 28º dia para o tratamento de BI ocorre uma

recuperação a, porém para o IP_{ABS} não se verificou o retorno ao patamar inicial. No tratamento de MI é possível verificar para os mesmos parâmetros (Fv/Fm e IP_{abs}) que apesar de haver uma recuperação, as plantas não retornam a condição inicial. O tratamento de AI apresentou os menores valores para ambos os parâmetros, durante todo o período de leituras, apesar de haver recuperação, não foi observada o retorno às condições semelhantes à condição aclimatada. Houve redução de Fv/Fm cerca de 7% e para IP_{abs} 25%.

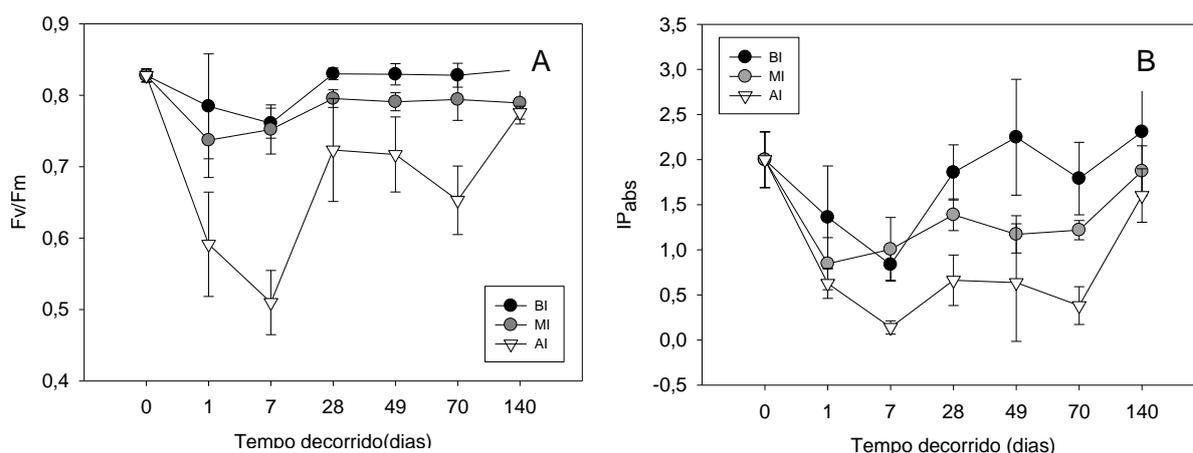


Figura 6- Razão Fv/Fm e índice de desempenho (IP_{ABS}) em plantas jovens de *H. brasiliensis* submetidas a diferentes ambientes de luz (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância) ($n = 5$). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão.

Pigmentos cloroplastídicos

As concentrações foliares de pigmentos cloroplastídicos, não diferiram entre os tratamentos para as variáveis de clorofila *a* e *b*, relação clorofila *a/b*, clorofila total, até o primeiro dia de exposição, porém, já foi possível verificar diferenças nos teores de carotenoides e relação clorofila total/carotenoides no 1º dia pós-exposição (Tabela 8). Ademais, os teores de: clorofila *a*, *b*, carotenoides, clorofila total e relação clorofila total/carotenoides, se mantiveram elevados no tratamento de BI, quando comparado com os demais tratamentos. Apesar disso, quando analisamos a relação clorofila *a/b* ela é mais elevada nos tratamentos de AI e MI.

O comportamento das plantas no mesmo tratamento ao longo do tempo é possível verificar que houve uma redução significativa das concentrações da clorofila *a*, *b* e total, no período de 49, 70 e 140 dias para os tratamentos de AI e MI das variáveis clorofilas *a*, *b* e total. Essa redução aconteceu para a relação clorofila *a/b* no tratamento BI a partir do 1º dia de exposição. Houve redução também ao longo do tempo de clorofila total para os tratamentos

de AI e MI. Bem como na relação clorofila total/ carotenoides, onde todos os tratamentos tiveram uma redução significativa durante todo o período experimental.

Tabela 8 - Concentrações foliares de clorofila em base de massa fresca ($\mu\text{mol g}^{-1}$) em folhas de plantas jovens de *H. brasiliensis* submetidas a diferentes ambientes de luz (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância) (n = 5). Clorofila *a* (Chl *a*), clorofila *b* (Chl *b*), carotenoides (Cx+c), clorofila total (Chltot), razão clorofila *a* / clorofila *b* (Chl *a* / Chl *b*) e razão clorofila total / carotenoides (Chl total / Cx+c).

Variáveis	Tratamentos	Tempo (dias)						
		0	1	7	28	49	70	140
Chl <i>a</i> ($\mu\text{mol/g}$)	BI	2,97 ± 0,44 Ab	3,08 ± 0,73 Ab	4 ± 0,21 Aa	3,93 ± 0,38 Aab	4,01 ± 0,27 Aa	2,72 ± 0,15 Ab	3,13 ± 0,22 Aab
	MI	2,97 ± 0,44 Aab	3,38 ± 0,69 Aab	3,45 ± 0,57 Aab	3,64 ± 0,53 Aa	1,53 ± 0,21 Bc	2,65 ± 0,56 Ab	1,49 ± 0,48 Bc
	AI	2,97 ± 0,44 Aa	2,77 ± 0,63 Aa	2,59 ± 0,53 Ba	2,29 ± 0,64 Ba	1,19 ± 0,43 Bb	1,24 ± 0,43 Bb	1,05 ± 0,3 Bb
Chl <i>b</i> ($\mu\text{mol/g}$)	BI	1,4 ± 0,28 Ac	1,54 ± 0,42 Abc	2,44 ± 0,4 Aa	2,3 ± 0,54 Aab	2,33 ± 1 Aab	1,75 ± 0,24 Aabc	1,62 ± 0,09 Aabc
	MI	1,4 ± 0,28 Aa	1,72 ± 0,65 Aa	1,77 ± 0,58 Ba	1,83 ± 0,41 Aa	0,66 ± 0,11 Bb	1,2 ± 0,3 Bab	0,60 ± 0,17 Bb
	AI	1,4 ± 0,28 Aa	1,26 ± 0,41 Aa	1,24 ± 0,25 Ba	0,95 ± 0,28 Ba	0,52 ± 0,22 Bb	0,53 ± 0,15 Cb	0,43 ± 0,15 Bb
Cx+c ($\mu\text{mol/g}$)	BI	1,15 ± 0,25 Ab	1,09 ± 0,3 Bb	1,68 ± 0,24 Aab	1,73 ± 0,24 Aa	1,64 ± 0,17 Aab	1,28 ± 0,06 Ab	1,31 ± 0,12 Aab
	MI	1,15 ± 0,25 Ab	1,48 ± 0,3 Aab	1,62 ± 0,38 Aab	1,73 ± 0,19 Aa	0,79 ± 0,11 Bbc	1,25 ± 0,14 Ab	0,64 ± 0,16 Bc
	AI	1,15 ± 0,25 Aab	1,09 ± 0,3 Bb	1,58 ± 0,24 Aa	1,31 ± 0,25 Bab	0,83 ± 0,23 Bb	0,81 ± 0,21 Bb	0,71 ± 0,1 Bb
Chl <i>a</i> / Chl <i>b</i>	BI	2,16 ± 0,14 Aa	2,04 ± 0,31 Aab	1,67 ± 0,2 Bab	1,76 ± 0,26 Bab	1,89 ± 0,48 Bab	1,57 ± 0,21 Bb	1,97 ± 0,21 Bab
	MI	2,16 ± 0,14 Aa	2,06 ± 0,3 Aa	2,03 ± 0,32 Aba	2,02 ± 0,18 ABa	2,37 ± 0,47 Aa	2,23 ± 0,13 Aa	2,6 ± 0,59 Aa
	AI	2,16 ± 0,14 Aa	2,29 ± 0,32 Aa	2,09 ± 0,09 Aa	2,42 ± 0,15 Aa	2,4 ± 0,25 Aa	2,34 ± 0,3 Aa	2,53 ± 0,47 Aa
Chl total ($\mu\text{mol/g}$)	BI	4,37 ± 0,14 Ab	4,62 ± 1,11 Ab	6,44 ± 0,59 Aa	6,22 ± 0,91 Aab	6,34 ± 1,24 Aa	4,47 ± 0,3 Ab	4,75 ± 0,16 Ab
	MI	4,37 ± 0,14 Aab	5,1 ± 1,34 Aab	5,21 ± 1,14 Aab	5,48 ± 0,93 Aa	2,19 ± 0,25 Bc	3,85 ± 0,85 Ab	2,09 ± 0,64 Bc
	AI	4,37 ± 0,14 Aab	4,02 ± 1,02 Aa	3,83 ± 0,78 Ba	3,25 ± 0,91 Bab	1,70 ± 0,65 Bb	1,77 ± 0,57 Ab	1,48 ± 0,44 Bb
Chl total / Cx+c	BI	3,84 ± 0,4 Aab	4,28 ± 0,21 Aa	3,87 ± 0,24 Aab	3,6 ± 0,04 Ab	3,83 ± 0,37 Aab	3,5 ± 0,13 Ab	3,62 ± 0,3 Ab
	MI	3,84 ± 0,4 Aa	3,42 ± 0,38 Bab	3,24 ± 0,08 Bb	3,15 ± 0,24 Bb	2,79 ± 0,12 Bb	3,04 ± 0,35 Bb	3,26 ± 0,21 Ab
	AI	3,84 ± 0,4 Aa	3,71 ± 0,26 Ca	2,4 ± 0,16 Cb	2,45 ± 0,34 Cb	1,97 ± 0,36 Cb	2,15 ± 0,17 Cb	2,05 ± 0,39 Bb

Os valores são médias ± desvio-padrão. Letras maiúsculas distintas indicam valores significativamente diferentes entre tratamentos de luminosidade no mesmo período; letras minúsculas distintas indicam valores significativamente diferentes entre períodos no mesmo tratamento de luz (Tukey $p < 0,05$).

Carboidratos

As concentrações de amido foliar foram semelhantes entre os tratamentos nos períodos de 0, 28, 49 e 140 dias. Quando avaliamos ao longo do tempo, é possível observar que o tratamento BI, à exceção do sétimo dia, apresentou valores iguais à condição aclimatada. Por outro lado, quando analisamos as concentrações de açúcar solúvel total, verifica-se um comportamento diferente, com maiores concentrações relacionado ao tratamento de AI durante quase todo o período de experimentação. Para o tratamento de BI verificou-se as menores concentrações, a partir do primeiro dia de exposição. Quando avaliamos ao longo do tempo é possível verificar este mesmo comportamento, visto que as concentrações reduziram ao longo do tempo para este tratamento.

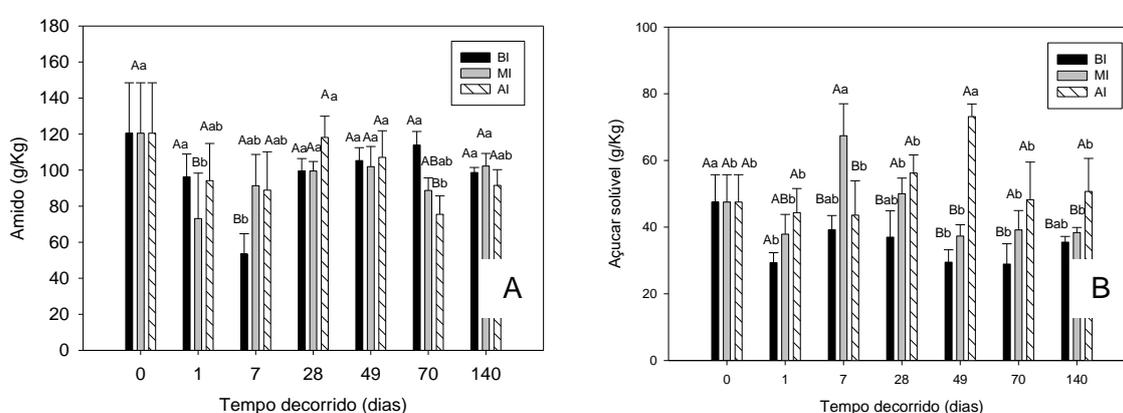


Figura 7- Concentrações de amido (A) e de açúcar solúvel (B) em folhas de *H. brasiliensis* submetidas a diferentes condições de irradiância (n = 5). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão. Letras distintas indicam valores significativamente diferentes entre tratamentos de luz (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância) (Tukey p < 0,05).

Plasticidade fenotípica

Os diagramas da PCA, formado pelos dois eixos que explicaram a maior parte da variabilidade das matrizes originais, revelaram clara diferenciação entre os tratamentos para os quatro períodos analisados (Figura 8). Em geral, o tratamento AI diferenciou-se dos demais tratamentos para todos os períodos de tempo considerados, principalmente ao longo do gradiente formado pelo eixo 1 das ordenações, o qual explica a maior parte da variação. Da mesma forma, os tratamentos BI e MI encontram-se mais agrupados ao lado direito no espaço bidimensional das ordenações, indicando respostas similares destes tratamentos no que concerne à plasticidade fenotípica. No entanto, para o período de 140 dias, os três tratamentos encontram-se isolados no espaço bidimensional, sugerindo respostas diferenciadas neste período de tempo (Figura 8D).

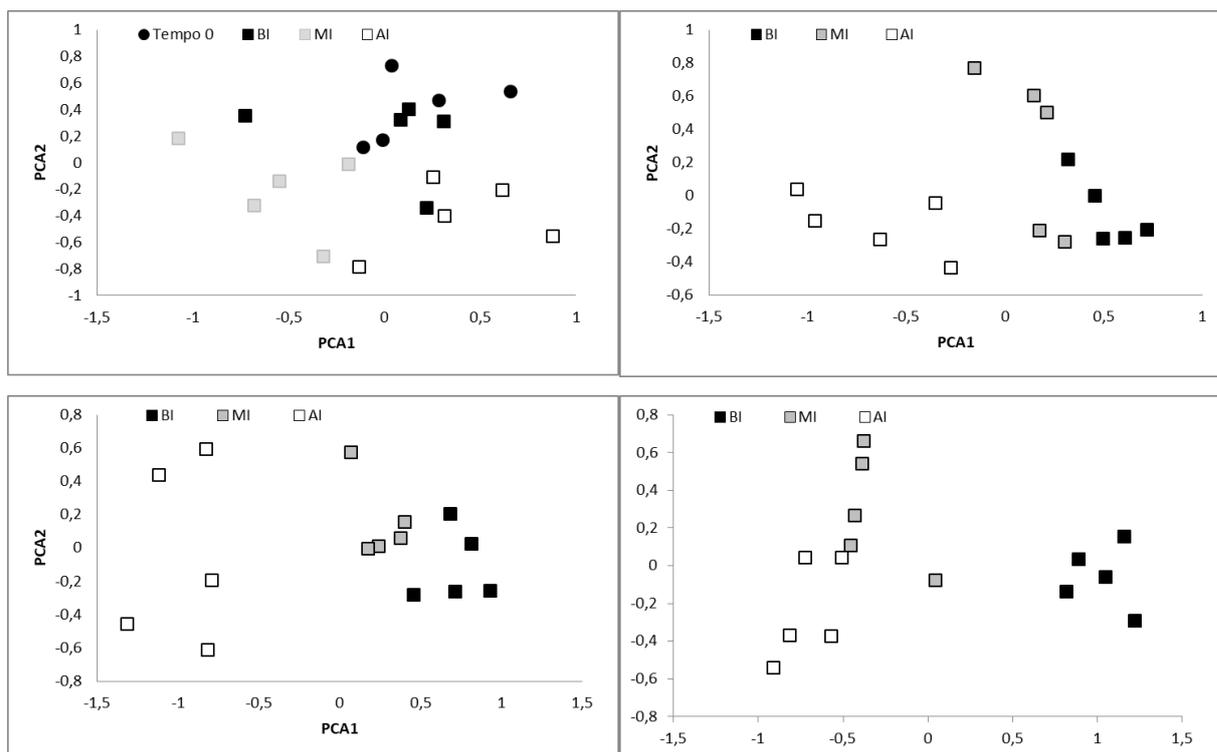


Figura 8- Análise de Componentes Principais. Poder de explicação de cada eixo: (A)Tempo 0 e 1 PCA1= 35% e PCA2= 26,4%. (B) Tempo 7, PCA1= 42,4% e PCA2=18,1%. (C) Tempo 70 PCA1=65,1% e PCA2=14,4%. (D) Tempo 140 PCA1=63,1 e PCA2=11,1%.

Para o período T0 e T1, é possível observar por meio da análise do eixo 1 de cada gráfico (Figura 8), onde observa-se o maior poder de explicação, que as plantas no geral que apresentaram maiores valores (acima de 20%) de Rd, A, gs, E, EUA e EIUA apresentaram também menores valores de clorofila b, carotenoides bem como de clorofila total, visto que foram inversamente correlacionadas (Tabela 9). Já as variáveis Fv/Fm, PIabs foram positivamente correlacionadas com o eixo 2.

Quando avalia-se essas mesmas plantas com 7 dias, é possível inferir que as plantas que estavam sob alta irradiância apresentaram maiores taxas de Rd, gs, E e amido, visto que, estas variáveis foram negativamente correlacionadas com o eixo 1. Em contrapartida, este tratamento (AI) também obteve os menores valores de EUA, EIUA, Fv/Fm, PIabs, clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total, bem como menor relação clorofila total carotenoides, pois foram positivamente correlacionada com o eixo 1.

Aos 70 dias é possível averiguar a distinção entre os tratamentos mais evidenciada, visto que, é possível observar os grupos formados pelos tratamentos AI, MI e BI. O eixo 1 foi positivamente correlacionado com as variáveis área foliar, área foliar específica, PIabs,

Clorofila *a*, clorofila *b*, carotenoides, clorofila total, clorofila total/carotenoides. E inversamente correlacionada com a Rd, A, gs e E. Ademais verifica-se que cerca de 60% da variação existente no eixo 2 foi devido ao numero de folhas, onde foi positivamente correlacionada.

Para o período T140, o eixo 1 também foi negativamente correlacionado com A, gs, E e positivamente correlacionado com Chl *a* e Chl *b*, carotenoides, clorofila total e área foliar, demonstrando que plantas com altos valores de A, G_s e E foram àquelas com menores valores de Chl *a* e Chl *b*, carotenoides, clorofila total e área foliar. Isto indica que plantas submetidas à alta irradiância que estão mais agrupadas ao ladoesquerdo do gráfico apresentaram estas características (Figura 8). No eixo 2 (11,1%) é possível observar (Figura 9 e Tabela 9), que o numero de folhas fois responsável por explicar cerca de 74% da variação existente no eixo 2.

Além disso, quando avaliado as variaveis com poder explicativo acima de 20% para o comportamento dos diferentes tratamentos verificamos que no período inicial do experimento (condição aclimatada, 1 dia de exposição, e após 7 dias de exposição) foram predominantemente as fisiológicas enquanto nos períodos finais (70 e 140 dias), além das fisiológicas houve o ingresso das variáveis morfológicas e de crescimento.

Tabela 3- Correlações dos ambientes de luz, variáveis biométricas, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, pigmentos, carboidratos, PAR, temperatura variáveis e dois eixos de ordenação produzidos pela Análise de Componentes Principais (PCA).

Variáveis	T0 e T1		T7		T70		T140	
	PC 1	PC 2	PC 1	PC 2	PC 1	PC 2	PC 1	PC 2
Altura	-0,06	-0,02	0,04	0,00	0,04	0,08	-0,02	0,23
Diâmetro	0,02	0,02	-0,01	0,26	0,01	0,18	-0,02	0,22
n° folhas	-0,05	-0,01	0,05	0,42	0,14	0,60	0,03	0,74
AF	-0,05	0,02	0,01	0,32	0,28	0,07	0,25	0,13
AFE	0,01	-0,07	-0,09	-0,16	0,20	-0,17	0,05	0,10
Rd	0,24	-0,19	-0,25	-0,10	-0,35	0,04	-0,17	-0,28
A	0,26	0,50	-0,03	-0,05	-0,23	0,04	-0,31	-0,06
Gs	0,43	0,25	-0,36	0,03	-0,21	-0,28	-0,35	0,16
E	0,49	0,12	-0,35	0,02	-0,20	-0,25	-0,33	0,18
EUA	-0,33	0,31	0,31	-0,09	-0,02	0,36	0,03	-0,23
EIUA	-0,27	0,26	0,33	-0,12	0,01	0,44	0,12	-0,22
Fv/Fm	-0,09	0,25	0,22	0,20	0,12	-0,03	0,04	0,00
Piabs	0,01	0,57	0,33	0,51	0,34	-0,13	0,11	0,07
Chl a	-0,19	0,11	0,24	-0,10	0,29	-0,06	0,36	0,02
Chl b	-0,23	0,11	0,28	-0,23	0,32	-0,13	0,40	0,00
Cx+c	-0,25	0,07	0,04	-0,24	0,22	-0,10	0,25	-0,15
Chl a / Chl b	0,12	-0,04	-0,12	0,19	-0,14	0,01	-0,10	-0,07
Chl total	-0,21	0,11	0,26	-0,15	0,33	-0,10	0,39	0,02

Chl total / Cx+c	0,06	0,05	0,23	0,08	0,22	-0,03	0,15	0,15
Amido	0,19	0,18	-0,20	0,20	0,16	-0,08	0,03	0,06
Açucar	0,05	-0,07	-0,03	0,25	-0,16	-0,18	-0,10	-0,11

DISCUSSÃO

Influência da disponibilidade de luz sobre o crescimento e acúmulo de biomassa de plantas jovens de Hevea brasiliensis

A *Hevea brasiliensis* é uma espécie heliófila, no início do crescimento das plantas jovens e, segundo relato da literatura é favorecida por clareiras naturais da floresta (Pires et al., 2002; Carvalho, 2003). Neste estudo foi possível verificar que o crescimento em altura e número de folhas, bem como maior taxa de sobrevivência foram variáveis favorecidas no ambiente de MI (Tabela 3 e Figura 9). Diante disso, deve-se registrar que ao considerarmos os relatos da literatura sobre as afinidades da espécie *H. brasiliensis* por luz, sugere-se que essa informação deva ser utilizada com cautela. O fato é que, a partir dos dados apresentados neste trabalho verificou-se que as plantas apresentaram redução no desempenho no crescimento sob AI, sendo o ambiente com MI o mais adequado para o desempenho de *H. brasiliensis*. Apesar disso, nossos resultados são convergentes com outros estudos no que se refere ao aumento em altura quando as plantas são submetidas a condições mais sombreadas e/ou intermediárias e que possam favorecer as respostas de crescimento (Duz, et al., 2004; Puerta-Piñero et al., 2007; Kwak et al., 2011), bem como apresenta maiores taxas de sobrevivência (Puerta-Piñero et al., 2007). De certa forma, esses resultados vão ao encontro do que corrobora com a classificação da espécie como secundária tardia na sucessão ecológica (Amaral et al., 2009). Quanto a não diferenciação do diâmetro sob diferentes condições de luz já foi relatada na literatura esse comportamento para outras espécies tropicais como *Cariniana estrellensis*, *Cedrela odorata*, *Manilkara salzmannii*, também classificadas como não pioneiras (Gaburro et al., 2015). Ademais, neste trabalho também foi observado nas plantas sob tratamento AI que nas avaliações iniciais, as folhas pré-existent apresentavam queimadura acompanhada de abscisão foliar.

As análises de crescimento são valiosas, pois a partir dela é possível inferir a respeito da atividade fisiológica, e as causas de variação em plantas crescendo em ambientes distintos, bem como a contribuição dos diferentes órgãos no crescimento total. A taxa de crescimento diz respeito à variação existente em um intervalo de tempo, ou mesmo o incremento (Peixoto e Peixoto, 2004).

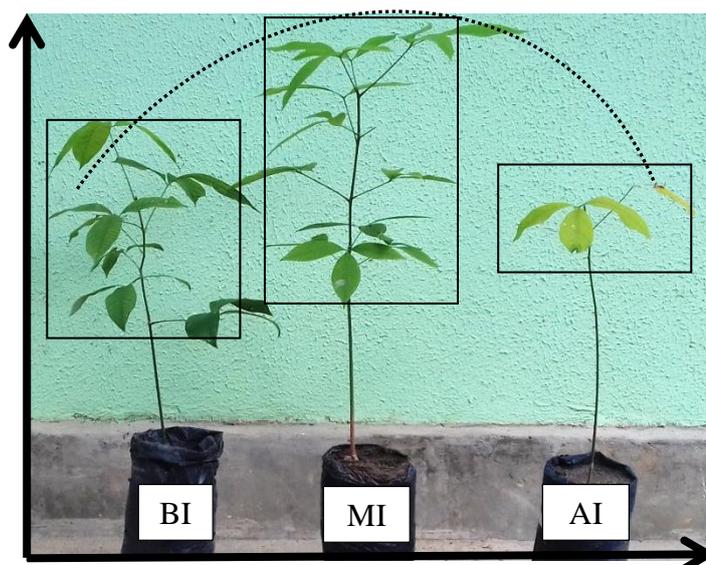


Figura 9- Plantas jovens de seringueira com 140 dias de exposição a diferentes tratamentos de luminosidade (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância). Fonte: Nascimento, N.F, 2017.

Em relação ao acúmulo de fitomassa é possível verificar que o ganho foi superior no tratamento de MI para folhas, caule e raízes (Tabela 4). Resultado semelhante foi encontrado em plantas jovens de *Aniba rosaeodora* sob condições intermediárias de irradiância, onde se verificou maior acúmulo de biomassa (Gonçalves et al., 2005). Porém, quando se é avaliado o acúmulo de fitomassa nos diferentes compartimentos (raiz, caule e folha), é possível verificar que o maior investimento em folhas no ambiente de menor irradiância (BI), cerca de 33% evidencia a estratégia da planta para aumentar sua área de superfície visando maximizar a captura de energia luminosa e, conseqüentemente, maximizar o ganho de carbono (Liu et al., 2016; Du et al., 2017). A menor biomassa foliar no tratamento de AI (cerca de 19%) já foi relatada para outras espécies florestais (Gaburro et al., 2015; Mazzanatti et al., 2016).

Esse comportamento de maior acúmulo de fitomassa no compartimento radicular também foi observado para o tratamento de AI (cerca de 46%). Esses resultados são apoiados por outros estudos que relatam que plantas quando expostas à ambiente de maior irradiância investem em maior biomassa no sistema radicular, quando comparadas a plantas expostas a ambientes de baixa irradiância, sendo isto considerada estratégia na qual as plantas buscam minimizar os efeitos de um fator limitante por meio da regulação na distribuição da biomassa entre seus órgãos (Poorter et al., 2012; Soustani et al., 2014; Gaburro et al., 2015; Mazzanatti et al., 2016).

Estratégias morfoanatômicas de H. brasiliensis nos diferentes ambientes de luz

O ajustamento morfológico ocorre quando as respostas fisiológicas estabilizam após um tempo mais longo (dias a semanas) e envolvem a reorganização da alocação de biomassa,

arquitetura de planta, bem como a produção de folhas adaptados às novas condições de luz (Oguchi *et al.*, 2005; Avalos e Mulkey, 2014). Nossos resultados corroboram com essa afirmação, uma vez que foi possível verificar mudanças significativas entre os tratamentos nas avaliações finais do experimento, nas quais as determinações foram realizadas em folhas novas e completamente expandidas, que se deram nos tempos de 70 e 140 dias. Isto ficou evidente nas plantas do tratamento de BI que apresentaram a maior área foliar. Geralmente, uma maior área foliar representa estratégia adotada pela planta, a fim de maximizar a interceptação de luz solar e fixação de CO₂, no entanto também implicará maior superfície de transpiração. Por sua vez, folhas mais espessa, mantém alta atividade fotossintética por unidade de área e menor superfície de transpiração (Gong *et al.*, 2015). Como foi o caso dos tratamentos de AI e MI, que obtiverem além de menores áreas foliares totais, como também menor área foliar específica.

A área foliar específica (AFE) indica mudanças anatômicas ou morfológicas nas folhas, de tal maneira que o inverso da AFE expressa diferenças na espessura foliar (Benincasa, 2003). Assim, maiores valores de AFE demonstram maior expansão da lâmina bem como a redução na espessura da folha, à medida que se diminuiu a luminosidade (Lima Junior *et al.* 2006). As reduções verificadas na AFE nos tratamentos de maiores irradiâncias indicam que as plantas tendem a investir mais na formação de tecido paliçádico espesso com reflexo no aumento do número de cloroplastos e na quantidade de enzimas fotossintetizantes, melhorando a capacidade fotossintética por unidade de área foliar. Plantas com menores valores de AFE podem apresentar o dobro da quantidade de rubisco (ribulose 1,5 bifosfato carboxilase-oxigenase), e, portanto, tendem a exibir maiores taxas fotossintéticas (Evans e Poorter, 2001).

Assim como descrito na literatura às folhas de seringueira apresentaram sob alta irradiância, maior espessura da cutícula mais epiderme adaxial, parênquima paliçádico e parênquima lacunoso, assim como maior espessura total do limbo foliar. As células dos parênquimas paliçádico e lacunoso determinam a eficiência na captura de energia luminosa pelas plantas. Logo, folhas mais espessa, tem maior quantidade de parênquima responsável pela difusão luminosa o que evita a absorção excessiva de luz, e também menos largas, mantém alta atividade fotossintética por unidade de área além de possuírem menor superfície de transpiração (Taiz e Zeiger, 2009), como foi caso no presente estudo, onde foram observadas maiores taxas fotossintéticas (Figura 4). Na literatura, outros estudos sob crescimento de árvores sob maiores condições de regimes de luz verificaram aumento na espessura foliar após a transferência para o ambiente de maior irradiância (Ivancich *et al.*,

2012; Mazzanatti *et al.*, 2016). O processo de endurecimento das folhas induzidas por maiores níveis de irradiação, bem como aumento no parênquima paliçádico, espessura e menor área foliar ocorreram para todas as espécies estudadas por Mazzanatti e colaboradores (2016). Por outro lado, as folhas das plantas crescidas em ambientes sombreados diminuíram a espessura dos parênquimas e aumentaram a área foliar para aumentar a área de absorção de luz (Santos Júnior *et al.*, 2006; Cai *et al.*, 2008).

Desempenho fotossintético

As maiores taxas de fotossíntese foram observadas nos tratamentos de AI e MI, enquanto o tratamento BI se manteve com valores semelhantes durante todo o período experimental. Plantas sob condições de luz elevada têm potencial fotossintético maior do que as cultivadas sob condições de pouca luz, visto a maior quantidade de Rubisco e de transportadores de transferência de elétrons (Jiang *et al.*, 2011). Dessa forma, plantas cultivadas em condições de baixa luminosidade apresentam fotossíntese líquida, consideravelmente, mais baixa do que as cultivadas em condições de alta luminosidade (HL) com a mesma intensidade de luz saturante (Wang *et al.*, 2006; Magalhães *et al.*, 2009).

Logo, com o aumento da condutância estomática (g_s) houve aumento da fotossíntese (A) para os tratamentos (AI e MI). Essa abertura dos estômatos pode estar relacionada à maior ativação da rubisco com o aumento da irradiância, que induz a abertura estomática, efeito esse direto de luz e também já bem conhecido (Percy e Sims, 1994; Valladares *et al.*, 1997). Além disso, o aumento da irradiância sob condições hídricas e nutricionais adequadas, normalmente promove o aumento da condutância estomática (Marenco *et al.*, 2014).

Ademais, o aumento da g_s pode ser um indicativo de que apesar de estar sob maior irradiância e provavelmente sob maiores temperaturas, não houve restrição estomática, mesmo com alta taxa de transpiração, sendo esta resposta indicativo que as plantas estavam bem hidratadas (Taiz e Zeiger, 2009), uma vez que as raízes atuam como sensores do déficit hídrico no solo, que por meio de sinalização de ácido abscísico são enviados para as folhas sendo detectados pelas células-guardas dos estômatos (Salah e Tardieu 1997; Mattos *et al.*, 2005). Logo, se não há limitação de água no solo a planta tenderia manter os estômatos até determinado limite de perda de água, abertos estimulados pela maior disponibilidade de irradiância, favorecendo a difusão de CO_2 para o interior da folha e estimulando a atividade da Rubisco (Shimazaki *et al.*, 2007).

Isso se confirma, quando avaliamos a eficiência no uso da água (EUA) e na eficiência no uso intrínseco da água (EIUA). A partir de 28 dias de exposição até o final do experimento observou-se semelhanças dos três tratamentos. Ademais, essa forte correlação (g_s com A)

pode ser indicativo de uniformidade na abertura e fechamento estomático na superfície da folha, e também pode ser indicativo de que as variações na irradiância ocorre quase que simultaneamente com a resposta fotossintética (Marenco e Lopes, 2005), talvez ocorra uma co-regulação entre elas (Flexas e Medrano 2002). Em seringueira, sob restrição hídrica verifica-se o fechamento estomático como uma das primeiras respostas, dessa forma é possível inferir que a mesma apresenta bom controle estomático (Conforto, 2008).

Apesar de haver similaridade na EUA e EIUA após 28 dias (Figura 5), é possível observar diminuição nos valores destas variáveis para todos os tratamentos ao longo do tempo, estes resultados sugerem aumento da demanda hídrica para regular a temperatura foliar e, potencialmente, manter os níveis de assimilação de carbono. Estudo com *Citrus*, apresentou dados semelhantes exibindo menores valores de A/E (EUA) com a elevação dos valores de A , g_s e E (Machado et al., 2005).

Elevada condutância estomática pode ser indicativa de um aumento na eficiência instantânea de carboxilação ocorrido em função da disponibilidade de ATP e NADPH e do substrato para a rubisco (Taiz e Zeiger, 2009). Isso se confirma quando avaliamos a eficiência instantânea de carboxilação ($EiC = A/C_i$), onde apesar de um decréscimo deste parâmetro no primeiro dia para os tratamentos de AI e MI, há uma retomada após 28 dias de exposição, na avaliação final (140 dias) se mostrou elevada para estes dois tratamentos. Para o tratamento de BI houve diminuição inicialmente depois se manteve em valores próximos. A razão A/C_i depende da disponibilidade de CO_2 no mesofilo foliar, temperatura, atividade das enzimas e da quantidade de luz para que ocorra o processo fotossintético (Taiz e Zeiger, 2009). A EIC parece ser diferente nos diferentes tratamentos, indicando que os tratamentos utilização de forma mais eficiente o CO_2 , aumentando as taxas fotossintéticas.

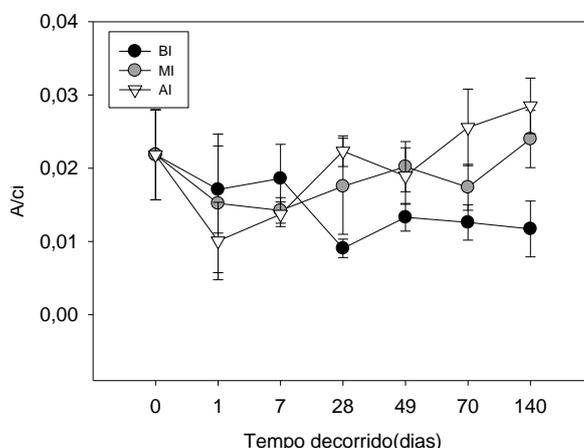


Figura 10- Eficiência instantânea de carboxilação de plantas jovens de *H. brasiliensis* sob diferentes condições de luz (BI = baixa irradiância, MI = moderada irradiância e AI = alta irradiância) ($n = 5$). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão.

Foram observadas também maiores taxas respiratórias no tratamento de AI. Esse tipo de resposta funcional tem sido observado em espécies arbóreas tropicais, como é o caso da *H. brasiliensis*, que geralmente exibem taxas de respiração maiores em folhas de sol comparadas com folhas de sombra, demonstrando que altas taxas de respiração podem ser positivamente correlacionadas com a aclimação a irradiâncias por longos tempos, provavelmente refletindo o alto uso da energia de componentes fotossintéticos dentro do cloroplasto o que poderia prevenir até mesmo a fotoinibição em ambientes de maior luminosidade (Marenco *et al.*, 2001). Em plantas jovens de *Aniba rosaeodora* sob diferentes condições irradiância também foi verificado maiores taxas respiratórias nos tratamentos de maior irradiância (Gonçalves *et al.*, 2005).

Para a variável de P_{max} maiores valores foram observados nos tratamentos de maior irradiância (MI e AI), demonstrando que o aumento da disponibilidade de fótons elevou as taxas de fotossintéticas de plantas jovens de *H. brasiliensis*. A irradiância de compensação também foi superior no tratamento de AI, isto pode ser explicada por uma maior taxa de respiração verificada neste tratamento. Em plantas jovens de *Swietenia macrophylla* sob diferentes condições de irradiância foram verificados que as plantas sob baixa irradiância apresentavam menor I_c, P_{max}, e menor α (Gonçalves *et al.*, 2012), a logica destes resultados parece semelhante ao encontrado no presente estudo uma vez que foram observados menores I_c, P_{max}, e menor α no tratamento de BI.

Fluorescência da clorofila a

A maior disponibilidade de luz nos tratamentos de MI e AI fizeram com que houvesse uma redução do rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m). Este parâmetro é de grande importância, pois a partir dele é possível inferir sobre a eficiência na utilização de energia luminosa pelo fotossistema II (Maxwell e Johnson, 2000). A técnica de mensuração da fluorescência da clorofila *a* é baseada na teoria de fluxo de energia nas biomenbranas, segundo a qual parte da energia é captada pelas clorofilas e pelos carotenóides sendo transferidas aos centros de reação, onde serão utilizadas para efetivar a fotossíntese, o excesso de energia pode causar fotodanos, mas a energia excedida deve ser dissipada na forma de calor ou por remissão de luz como fluorescência (Stefanov e Terashima 2008; Vredenberg, 2008; Stirbet *et al.*, 2014).

Logo quando a planta absorve um excesso de luz podem ocorrer processos fotoinibitórios (Krause *et al.*, 2001). A fotoinibição nada mais é que o declínio da atividade fotossintética, podendo ser reversível ou não, devido à absorção de energia ocorre além da capacidade fotossintética da planta. Em estudo com um grande número de plantas vasculares

Demmig e Björkman (1987), exibiram valores da razão F_v/F_m em folhas saudáveis de várias espécies vegetais, e concluíram que o valor da razão F_v/F_m em torno de 0,83, indicaram que as plantas não estavam sofrendo limitação na captura e assimilação de energia para conversão em poder redutor na fase fotoquímica da fotossíntese. Logo, valores abaixo deste valor indicam danos no PSII. Essa relação (F_v/F_m) reflete a proporção de energia luminosa absorvida pelas clorofilas (no fotossistema II) que é utilizada no transporte de elétrons.

Dessa forma, a exposição da planta a ambientes de alta irradiância pode induzir, no primeiro momento, diminuição na eficiência das taxas de conversão da energia luminosa em energia química a partir do PSII, como consequência na mudança no direcionamento da energia fotoquímica por meio da dissipação térmica ou via emissão de fluorescência (Gonçalves et al., 2007), os resultados aqui apresentados para as plantas jovens de *H. brasiliensis* parecem indicar uma diminuição da eficiência fotoquímica, uma vez que após a exposição a intensidades luminosas mais altas não foi observada o retorno ao antigo patamar, sugerindo danos no PSII, apesar de que, o tratamento de MI, ter demonstrado certa estabilidade deste parâmetro a partir de 28 dias de exposição. Embora possa haver indícios de danos no fotossistema nos tratamentos de AI e MI, as plantas conseguiram aumentar a fotossíntese, aproveitando essa maior quantidade de luz recebida, sugerindo que as plantas como estratégia para tentar evitar a fotoinibição reemitiram a fluorescência e calor para o ambiente.

Em relação ao índice de desempenho (IP_{ABS}), foi possível verificar que menores valores foram associados ao tratamento de AI seguido do MI, sendo que o único tratamento que retornou ao antigo patamar foi o de BI. Este parâmetro é considerado mais apropriado que a resposta da eficiência máxima do PSII isoladamente (Oukarroum et al., 2007), uma vez que é resultante da combinação de eventos estruturais e funcionais do fotossistema II responsáveis pela eficiência de absorção, captura e transferência de energia de excitação pelo transporte de elétrons na fase fotoquímica da fotossíntese, bem como a análise de densidade dos centros de reação ativos e a probabilidade de que a energia de excitação dos elétrons se mova além da Q_A (Strasser et al., 1999; Gonçalves et al., 2007). Logo é evidente neste estudo que a *H. brasiliensis* experimentou de efeitos fotoinibitórios desde o primeiro dia de exposição, já que essa redução representa perda de eficiência fotoquímica pelas plantas (Thach et al., 2007). Entretanto, aos 140 dias foi possível verificar tendência de recuperação deste parâmetro.

Essa recuperação pode ter ocorrido devido a trocas de folhas, isto é, nas folhas novas e completamente expandidas já com as estruturas presentes o processo adaptativo a luz foi evidente, esse resultado corrobora com outros estudos que afirmam que folhas de sol têm maior tolerância à alta irradiância, bem como maior capacidade de dissipar o excesso de luz,

enquanto as folhas de sombra são propensas a sofrer os danos causados por luz excessiva (Demmig-Adams e Adams 1992; Gyimah e Nakao, 2007). Além disso, pode ocorrer a produção de espécies altamente reativas que causam efeitos deletérios nas plantas (Jordan et al., 2005). No que diz respeito ao comportamento da seringueira sob diferentes condições de luminosidade, tem sido observado que a maior disponibilidade de luz pode causar danos fotoinibitórios em *H. brasiliensis*, porém também pode resultar em aumento da capacidade fotossintéticas e em maiores taxas de crescimento (Senevirathna et al., 2003). Os efeitos da variação na disponibilidade de luz sobre a seringueira demonstraram que níveis elevados de luz podem aumentar a produção de peróxido de hidrogênio, porém não houve peroxidação lipídica da membrana e o rendimento quântico do fotossistema II (F_V/F_M) foi pouco alterado, sendo este parâmetro importante para definir o potencial dano de fotoinibição (Wang, 2014). Embora alguns estudos tenham abordado o efeito da luz sobre o crescimento e as características ecofisiológicas de *H. brasiliensis* (Novelini e Conforto, 2006; Rodrigo, 2007; Conforto et al., 2011).

Pigmentos cloroplastídicos

A concentração e a composição dos pigmentos cloroplastídicos são fatores importantes quanto à eficiência fotossintética das plantas em relação ao seu estágio de crescimento, estabelecimento e adaptação à luminosidade (Thiele *et al.*, 1998). Elevadas intensidades luminosas alteram o conteúdo e composição de pigmentos cloroplastídicos, sendo uma das principais respostas das folhas (Naramoto *et al.*, 2006). As diferenças nas concentrações de pigmentos cloroplastídicos em plantas expostas a ambientes contrastantes de luminosidade são reflexos do saldo líquido entre as taxas de síntese e degradação, sendo que de maneira geral sob alta intensidade de luz a taxa de decomposição mostra-se mais acelerada enquanto que sua síntese é mais lenta (Mendes *et al.*, 2001). O comportamento semelhante foi encontrado no presente trabalho, visto que, os tratamentos de maiores irradiância (AI e MI) apresentaram menores concentrações de clorofila *a*, *b*, carotenoides, clorofila total e na relação clorofila total/carotenoides, de forma geral.

Resultados semelhantes podem ser encontrados na literatura onde tem sido constatado que as concentrações de clorofila Chl *a*, *b* e total maiores em ambiente de sombra (nível de irradiância de $260 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) quando comparadas com ambiente de sol pleno (nível de irradiância de $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Gonçalves *et al.*, 2001), este comportamento está associado a tentativa de otimizar a eficácia de absorção luz, por meio do aumento da densidade de pigmento por unidade de área foliar (Dai et al., 2009; Favaretto et al., 2011; Huang et al., 2011). Em estudo com espécies arbóreas tropicais foi verificado maiores concentrações de

Chl *a*, Chl *b* e Chl total no ambiente sombreado. Apenas uma das espécies estudadas não foi verificada diferença significativa para carotenoides (Morais *et al.*, 2007).

Teores mais elevados de clorofila *a* e *b* pode estar associada ao complexo coletor de luz II (CCLII) (Bailey *et al.*, 2004; Walters, 2005), cerca de metade de toda a clorofila *a* e quase a totalidade de clorofila *b*. Isso explica o porquê das folhas de sombra terem concentração mais elevada, destacando-se que o CCL ampliado aumenta a capacidade de interceptação de luz, bem como maior atividade do PSII sob baixa irradiância. Em folhas expostas a maior irradiância há menores investimentos de recursos na formação de complexos antena e de complexos ATPase por unidade de clorofila (Kerbaui, 2008). Logo, valores reduzidos de Chl *b* em folhas de sol facilita fotoproteção do centro de reação de PSII, reduzindo a absorção de luz (Walters, 2005; Feng, 2008).

Carboidrato

Um dos produtos da fotossíntese são os carboidratos, estes são importantes constituintes da massa seca e, no contexto metabólico são substratos para a respiração (Kozłowski, 1992; Legros *et al.*, 2009). A concentração de açúcares e amido esta relacionada diretamente com o crescimento e desenvolvimento da planta. Na fotossíntese, a maioria das espécies vegetais produz sacarose e acumula amido, sendo este utilizado para suprir a demanda em período de baixa irradiância (Zeeman *et al.*, 2004; Amaral, 2007). O amido é um dos carboidratos de armazenamento mais fartos, normalmente não é transportado no cloroplasto para os drenos metabólicos, dessa forma, ele é degradado dentro dos plastídios onde foi sintetizado (Zeeman *et al.*, 2004; Taiz e Zeiger, 2009).

Em um estudo com espécies florestais, foi demonstrado que o armazenamento de carbono pode aumentar a tolerância a estresses no sub-bosque das florestas, através do provimento de um maior tempo para aclimação. Em geral, as plantas são sensíveis a modificações ambientais, tais como a luz, e a expressão de genes regulados por carboidratos pode influenciar nos processos de aclimação, relacionados principalmente a mecanismos de alocação dos açúcares (Souza *et al.*, 2004; Schmitz *et al.*, 2014).

Alguns trabalhos relatam a tendência de diminuição do teor de carboidratos em função do sombreamento (Frank *et al.*, 2001; Souza *et al.*, 2004). Isso pode ser em função da diminuição na radiação fotossintética ativa que afeta o metabolismo da planta diminuindo as taxas fotossintéticas e, dessa forma, os carboidratos armazenados constituem uma importante fonte de energia (Myers e Kitajima, 2007). A privação de recurso, como a luz, faz com que o armazenamento de carboidrato seja potencialmente valioso, isto ocorreria para atender os custos de manutenção, porém isso resultaria em menor crescimento (Canham *et al.* 1999;

Myers e Kitajima, 2007, Poorter e Kitajima, 2007). Isto parece ser o caso da seringueira nas condições testadas, visto que, houve menor crescimento e lançamento foliar, bem como menores taxas fotossintéticas, somado a isso é possível verificar menores concentrações de açúcar solúvel tanto na comparação entre os tratamentos como ao longo de todo período experimental. Entretanto, o teor de amido apresentou certa constância a partir de 28 dias de exposição.

O aumento na concentração de carboidratos solúveis sob alta irradiância pode desempenhar a função de osmorregulação, pois diminuiu o potencial hídrico celular e favorecer a absorção de água pela planta (Nishikawa et al., 2005; Ennajeh et al., 2009), reduzindo assim as perdas e favorecendo a absorção de água pelas células, além disso, podem minimizar os efeitos dos aumentos das taxas transpiratórias em plantas sob alta irradiância (Chaves *et al.*, 2003). Ademais podem estar envolvidos em processos de defesa contra danos oxidativos (Ende e Valluru, 2009; Melgar et al., 2009). Os açúcares solúveis podem atuar em vias de sinalização de espécies reativas de oxigênio (ERO) e de estresse oxidativo (Ende e Valluru, 2009). Neste trabalho, com plantas jovens de seringueira, também foi verificado aumento nas concentrações de açúcares solúveis totais nas folhas do tratamento de AI, bem como maiores taxas transpiratórias e respiratórias, estes indicadores fisiológicos sugerem que ao processar esses ajustes, plantas jovens de seringueira podem ter desenvolvido mecanismos para evitar danos oxidativos e fotoinibitórios.

Traços foliares que explicam a plasticidade de *H. brasiliensis*

A *H. brasiliensis* apresentou diferentes estratégias de plasticidade nos diferentes ambientes de luz, assim a segunda hipótese desta pesquisa foi confirmada. É importante salientar que as variáveis mais responsivas aos diferentes tratamentos, e que foram avaliados em todo o período experimental, foram as variáveis de trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, pigmentos cloroplastídicos.

Quando observamos de forma mais ampliada é possível averiguar que essas respostas foram diferentes entre os diferentes tratamentos demonstrando que indivíduos de *H. brasiliensis*, quando expostas a diferentes ambientes de luz são capazes de se ajustarem, e respondem inicialmente alterando os parâmetros fisiológicos, porém quando avaliamos os dados de AFE e AF, ou seja, os dados morfológicos, é possível ver que essas respostas ocorreram no final de período experimental, provavelmente onde foram lançadas folhas novas e completamente expandidas, folhas estas com as novas características e ajustadas a essa nova realidade do meio de crescimento.

Esses resultados são similares ao encontrado no trabalho de Gaburro e colaboradores, (2015), onde foram estudadas três espécies florestais tropicais não pioneiras, utilizando índice de plasticidade foram verificadas que as variáveis com maior plasticidade foram às fisiológicas e as com menor plasticidade foram as de crescimento e de morfologia.

Diante das considerações acima descritas, pode afirmar que neste presente trabalho as variáveis morfológicas só tiveram maior poder de explicação em relação aos tratamentos aplicados apenas nas avaliações finais. Evidenciando mais uma vez o que tem sido relatado na literatura que os aspectos morfológicos são os últimos a se ajustarem e que este ajustamento ocorre quando as respostas fisiológicas estabilizam após um tempo mais longo, envolvendo a reorganização da alocação de biomassa, arquitetura de planta, bem como a produção de folhas adaptado às novas condições de luz (Oguchi *et al.*, 2005; Avalos e Mulkey, 2014).

CONCLUSÕES

Mesmo exibindo maiores taxas fotossintéticas durante grande parte do período experimental e de apresentar ajustamentos para enfrentar o tratamento AI, conclui-se que houve fotoinibição, evidenciado pelos parâmetros de F_v/F_v e IPabs. Somado a isto, o elevado grau de mortalidade e o crescimento reduzido permite reforçar que plantas jovens de *H. brasiliensis* demonstraram plasticidade fisiológica apenas moderada para o ambiente de alta irradiância. Registre-se também o fato que o reduzido crescimento e mortalidade também ocorreram no tratamento a baixa irradiância no tratamento BI. Logo, há convergência de melhor desempenho funcional para o tratamento MI. Mas, também ocorreu fotoinibição no tratamento MI, porém bem menos intensa do que em AI. Tanto que a taxa de sobrevivência em MI foi de 100%, com taxas fotossintéticas elevadas, bem como maior acúmulo de biomassa e de crescimento. Portanto, para definir melhor as respostas de crescimento da espécie conclui-se por ambientes de irradiância moderada (neste trabalho tratado com valores da ordem de 250 a 300 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para plantas no estágio juvenil, na prática, não se aconselha nem ambientes totalmente sombreados nem a pleno sol.

As estratégias de crescimento iniciais adotadas por plantas jovens de *Hevea brasiliensis* quanto à disponibilidade luminosa são, primordialmente, quanto aos parâmetros fisiológicos, uma vez que estes foram os mais plásticos nos diferentes tratamentos para as variáveis estudadas.

Dessa forma, com base nos critérios de plasticidade fisiológica não se recomenda o plantio desta espécie em área abertas, sujeitas a ocorrência de danos de fotoinibição nas plantas e com o risco das mesmas apresentarem baixo desempenho em termos de crescimento.

A partir destes resultados, podem-se estabelecer perspectivas técnicas que a espécie deve apresentar melhor desempenho de crescimento em sistemas consorciados com agroflorestas e em projetos de enriquecimento florestal com forte possibilidade de sucesso.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amaral, D. D. D., Vieira, I. C. G., Almeida, S. S. D., Salomão, R. D. P., Silva, A. S. L. D., & Jardim, M. A. G. (2009). Checklist da flora arbórea de remanescentes florestais da região metropolitana de Belém e valor histórico dos fragmentos, Pará, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais*, 4(3), 231-289.
- Amaral, L. D., Gaspar, M., Costa, P. M. F., Aidar, M. P. M., & Buckeridge, M. S. (2007). Novo método enzimático rápido e sensível de extração e dosagem de amido em materiais vegetais. *Hoehnea*, 34(4), 425-431.
- Avalos, G., & Mulkey, S. S. (2014). Photosynthetic and morphological acclimation of seedlings of tropical lianas to changes in the light environment. *American journal of botany*, 101(12), 2088-2096.
- Bailey, S., Horton, P., & Walters, R. G. (2004). Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the relationship between photosynthetic function and chloroplast composition. *Planta*, 218(5), 793-802.
- Benincasa, M. M. P. (2003). Departamento de biologia aplicada à agropecuária. *Análise de crescimento de plantas (noções básicas)*. FCAV-UNESP: Jaboticabal, 02-06.
- Binkley, D.; Stape, J.L.; Ryan, M.G. Thinking about efficiency of resource use in forests. *Forest Ecology and Management* 193 (2004) 5–16.
- Bugbee, B. G. 1996. Growth, analyses and yield components. In: Salisbury, F. B. (ed). *Units, Symbols and Terminology for plant physiology*. Oxford University Press, pp. 115-119.
- Cai, Z. Q., Poorter, L., Han, Q., & Bongers, F. J. J. M. (2008). Effects of light and nutrients on seedlings of tropical *Bauhinia* lianas and trees. *Tree physiology*, 28(8), 1277.
- Canham, C. D., Kobe, R. K., Latty, E. F., & Chazdon, R. L. (1999). Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. *Oecologia*, 121(1), 1-11.
- Carvalho, P. E. R. 2003. *Espécies Arbóreas Brasileiras*. Empresa Brasileira de pesquisa agropecuária, EMBRAPA informação tecnológica, Colombo - PR 1039 p.
- Castro, E. M.; Pereira, F. J.; Paiva, R. *Histologia vegetal: estrutura e função de órgãos vegetativos*. Lavras: Ufla, 2009.

- Chambel, M. R.; Climent, J.; Valladares, F. (2005). Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Invest. Agrar: Sist Recur For*, v. 14, n. 3, p. 334-344.
- Chaves Filho, J. T., & Stacciarini-Seraphin, E. (2001). Alteração no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (*Solanum lycocarpum* St.-Hil.) em resposta ao estresse hídrico. *Revista brasileira de Botânica*, 24(2), 199-204.
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. *Functional plant biology*, 30(3), 239-264.
- Chazdon, R. L.; Pearcy, R. W. (1991). The Importance of Sunflecks for Forest Understory Plants. *Bioscience*, 41(11), 760-766.
- Conforto, E. D. C., Bittencourt Júnior, N. S., Scaloppi Junior, E. J., & Moreno, R. M. B. (2011). Comparação entre folhas sombreadas de sete clones adultos de seringueira. *Revista Ceres*, 29-34.
- Contin, D.R. Alterações anatômicas e fisiológicas em plantas de *Mikania glomerata* Sprengel e *Mikania laevigata* Schults Bip. Ex Baker, sob diferentes condições luminosas e nutricionais. Universidade de São Paulo, 142p. 2009.
- Coumou D. & Rahmstorf S. (2012) A decade of weather extremes. *Nature Climate Change* 2, 491-496.
- Dai, Y., Shen, Z., Liu, Y., Wang, L., Hannaway, D., & Lu, H. (2009). Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg. *Environmental and experimental botany*, 65(2), 177-182.
- Davanso, V. M.; Souza, L. A.; Medri, M. E.; Pimenta, J. A.; Bianchini, E. 2002. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanedae* Lor. Ex Giseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. *Brazilian Archive of Biology and Technology*, 45(3): 375-384
- Davidson, A. M., Jennions, M., & Nicotra, A. B. (2011). Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology letters*, 14(4), 419-431.
- Demmig, B., & Björkman, O. (1987). Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. *Planta*, 171(2), 171-184.
- Demmig-Adams, B., & Adams Iii, W. W. (1992). Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual review of plant biology*, 43(1), 599-626.

- Derks, A., Schaven, K., & Bruce, D. (2015). Diverse mechanisms for photoprotection in photosynthesis. Dynamic regulation of photosystem II excitation in response to rapid environmental change. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1847(4), 468-485..
- Du, L., Liu, H., Yan, M., Li, J., & Li, J. (2017). Individual Plasticity of the Shade Response of the Invasive *Solidago canadensis* in China. *Plos One*, 12(1), e0170049.
- Dubois, M. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal chem*, 28, 350-356.
- Duz, S. R., Siminski, A., Santos, M., & Paulilo, M. T. S. (2004). Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. *Revista Brasileira de Botânica*. v. 27, n.3, p. 587-596.
- Ende, W., V D. & Valluru, R. (2009). Sucrose, sucrosyl oligosaccharides, and oxidative stress: scavenging and salvaging?. *Journal of Experimental Botany*, 60(1), 9-18.
- Ennajeh, M., Vadel, A. M., & Khemira, H. (2009). Osmoregulation and osmoprotection in the leaf cells of two olive cultivars subjected to severe water deficit. *Acta physiologiae plantarum*, 31(4), 711-721.
- Evans, J., & Poorter, H. (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, 24(8), 755-767.
- Favaretto, V. F., Martinez, C. A., Soriani, H. H., & Furriel, R. P. (2011). Differential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late-successional tropical tree species grown under sun and shade conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 70(1), 20-28.
- Feng, Y. L. (2008). Photosynthesis, nitrogen allocation and specific leaf area in invasive *Eupatorium adenophorum* and native *Eupatorium japonicum* grown at different irradiances. *Physiologia Plantarum*, 133(2), 318-326.
- Ferreira, M. J.; Gonçalves, J. F.; Ferraz, J. B. 2012. Crescimento e eficiência do uso da água de plantas jovens de castanheira-da-amazônia em área degradada e submetida à adubação. *Ciência Florestal*, v. 22, n. 2, p. 393-401.
- Flexas, J., & Medrano, H. (2002). Photosynthetic responses of C3 plants to drought. *Advances in plant physiology*, 4, 1-56.
- Furtado, E.F.; Menten, J.O.M.; Passos, J. R. 2008. Intensidade do mal das folhas em plantas jovens e adultas de seis clones de seringueira na região do Vale do Ribeira. *Tropical Plant Pathology*, vol. 33, 2, 130-137.

- Gaburro, T. A., Zanetti, L. V., Gama, V. N., Milanez, C. R. D., & Cuzzuol, G. R. F. (2015). Physiological variables related to photosynthesis are more plastic than the morphological and biochemistry in non-pioneer tropical trees under contrasting irradiance. *Brazilian Journal of Botany*, 38(1), 39-49.
- Gonçalves, J. F. D. C., & Júnior, S. (2005). Utilization of the chlorophyll a fluorescence technique as a tool for selecting tolerant species to environments of high irradiance. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 17(3), 307-313.
- Gonçalves, J. F. D. C., Barreto, D. C. D. S., Santos Junior, U. M. D., Fernandes, A. V., Sampaio, P. D. T. B., & Buckeridge, M. S. (2005). Growth, photosynthesis and stress indicators in young rosewood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke) under different light intensities. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 17(3), 325-334.
- Gonçalves, J.F.C.; Santos Júnior, U.M.; Júnior, A.N.; Chevreuril, L.R. 2007. Energetic flux and performance index in copaiba (*Copaifera multijuga* Hayne) and mahogany (*Swietenia macrophylla* king) seedlings grown under two irradiance environments. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19 (3): 171-184.
- Gonçalves, J.F.C; C. E. M., Justino, G. C., & Junior, A. D. R. N. (2012). Effect of light environment on growth of young plants of mahogany (*Swietenia macrophylla* King). *Sci. For., Piracicaba*, 40 (95): 337-344.
- Gong, W. Z., Jiang, C. D., Wu, Y. S., Chen, H. H., Liu, W. Y., & Yang, W. Y. (2015). Tolerance vs. avoidance: two strategies of soybean (*Glycine max*) seedlings in response to shade in intercropping. *Photosynthetica*, 53(2), 259-268.
- Guo, Y. H., Yuan, C., Tang, L., Peng, J. M., Zhang, K. L., Li, G., & Ma, X. J. (2016). Responses of clonal growth and photosynthesis in *Amomum villosum* to different light environments. *Photosynthetica*, 54(3), 396-404.
- Gyimah, R., & Nakao, T. (2007). Early growth and photosynthetic responses to light in seedlings of three tropical species differing in successional strategies. *New Forests*, 33(3), 217.
- Hendry, G. A. F.; Price, A. H. 1993. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: Hendry, G. A. F.; Grime, J. P. (Eds). *Methods in Comparative Plant Ecology*, Chapman & Hall, London, p. 148-152.
- Huang, C. J., Wei, G., Jie, Y. C., Xu, J. J., Anjum, S. A., & Tanveer, M. (2016). Effect of shade on plant traits, gas exchange and chlorophyll content in four ramie cultivars. *Photosynthetica*, 54(3), 390-395.

- Huang, D., Wu, L., Chen, J. R., & Dong, L. (2011). Morphological plasticity, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Athyrium pachyphlebium* at different shade levels. *Photosynthetica*, 49(4), 611-618.
- IAC, Instituto Agronômico. 2013. Centro de Seringueira e Sistemas Agroflorestais. A Importância da borracha natural.
- IBGE. 2006. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística Produção da Extração Vegetal e Silvicultura, v.21.
- Iqbal, R. M.; Rao, Aur.-R.; Rasul, E.; Wahid, A. 1997. Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model. In: Pessarakli, M. (Ed.). Handbook of photosynthesis. Marcel Dekker Inc.. New York. p. 803–810.
- Ivancich, H. S., Lencinas, M. V., Pastur, G. J. M., Esteban, R. M. S., Hernández, L., & Lindstrom, I. (2012). Foliar anatomical and morphological variation in *Nothofagus pumilio* seedlings under controlled irradiance and soil moisture levels. *Tree Physiol*, 32, 554-564.
- Jiang, C. D., Wang, X., Gao, H. Y., Shi, L., & Chow, W. S. (2011). Systemic regulation of leaf anatomical structure, photosynthetic performance, and high-light tolerance in sorghum. *Plant physiology*, 155(3), 1416-1424.
- Jordan, G. J., Dillon, R. A., & Weston, P. H. (2005). Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Proteaceae. *American Journal of Botany*, 92(5), 789-796.
- Kerbaudy, G. B. (2008). *Fisiologia vegetal*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 431p.
- Kraus, J. E., & Arduin, M. (1997). Manual básico de métodos em morfologia vegetal (p. 198). Seropédica: Edur. 198p.
- Krause, G. H., Koroleva, O. Y., Dalling, J. W., & Winter, K. (2001). Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell & Environment*, 24(12), 1345-1352.
- Krause, G. H., Grube, E., Koroleva, O. Y., Barth, C., & Winter, K. (2004). Do mature shade leaves of tropical tree seedlings acclimate to high sunlight and UV radiation?. *Functional Plant Biology*, 31(7), 743-756.
- Kwak, M. J., Lee, S. H., & Woo, S. Y. (2011). Growth and anatomical characteristics of different water and light intensities on cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *African Journal of Biotechnology*, 10(53), 10964.
- Lambers, H.; Stuart Chapin Iii, F.; Pons, T. Plant Physiological Ecology. Second edition .Springer. 2008. 604p.

- Le Gouallec, J. L., Cornic, G., & Blanc, P. (1990). Relations between sunfleck sequences and photoinhibition of photosynthesis in a tropical rain forest understory herb. *American Journal of Botany*, 999-1006.
- Legner N, Fleck S, Leuschner C. 2014. Within-canopy variation in photosynthetic capacity, SLA and foliar N in temperate broad-leaved trees with contrasting shade tolerance. *Trees-StructureandFunction* 28: 263–280
- Legros, S., Mialet-Serra, I., Clément-Vidal, A., Caliman, J. P., Siregar, F. A., Fabre, D., & Dingkuhn, M. (2009). Role of transitory carbon reserves during adjustment to climate variability and source–sink imbalances in oil palm (*Elaeis guineensis*). *Tree Physiology*, 29(10), 1199-1211.
- Lichtenthaler, H.K.; Wellburn, A.R. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophyll a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Societ Transactions*, 591-603.
- Lima, J. D.; Silva, B. M. da S. e.; Moraes, W. da S. Dantas, V. A. V.; Almeida, C. C. Efeitos da luminosidade no crescimento de mudas de *Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. (Leguminosae, Caesalpinoideae). *Acta Amazônica*, v. 38 n. 1, p.5-10, 2008.
- Liu, Y., Dawson, W., Prati, D., Haeuser, E., Feng, Y., & van Kleunen, M. (2016). Does greater specific leaf area plasticity help plants to maintain a high performance when shaded? *Annals of Botany*, 118(7), 1329-1336.
- Macedo, R.L. G; Oliveira, T. K.; Venturin, N.; Gomes, J.E. 2002. Introdução de clones de seringueira no Nordeste do Estado de Minas Gerais. *Cerne*, Lavras, v.8, n.1, p. 124-133.
- Machado, E. C., Schmidt, P. T., Medina, C. L., & Ribeiro, R. V. (2005). Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais. *Pesquisa agropecuária brasileira*, 40(12), 1161-1170.
- Magalhães, N.,S.; Marengo, R. A., & Mendes, K. R. (2009). Aclimação de mudas de acariquara à alta irradiância. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44(7), 687-694.
- Marengo Mendoza, R., & Lopes, N. F. (2005). *Fisiologia vegetal: fotossíntese respiração relações hídricas nutrição mineral*. UFV.
- Marengo, R. A., de C, G., José, F., & Vieira, G. (2001). Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. *Tree Physiology*, 21(18).
- Marengo, R. A., Nascimento, H. C. S., & Magalhães, N. D. S. (2014). Stomatal conductance in Amazonian tree saplings in response to variations in the physical environment. *Photosynthetica*, 52(4), 493-500.

- Mathur, S., Agrawal, D., & Jajoo, A. (2014). Photosynthesis: response to high temperature stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 137, 116-126.
- Mattos, J. L. S. D., Gomide, J. A., & Martinez y Huaman, C. A. U. (2005). Crescimento de espécies do gênero *Brachiaria*, sob déficit hídrico, em casa de vegetação. *Revista Brasileira de Zootecnia*.
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of experimental botany*, 51(345), 659-668.
- Mazzanatti, T., Calzavara, A. K., Pimenta, J. A., Oliveira, H. C., Stolf-Moreira, R., & Bianchini, E. (2016). Light acclimation in nursery: morphoanatomy and ecophysiology of seedlings of three light-demanding neotropical tree species. *Brazilian Journal of Botany*, 39(1), 19-28.
- Melgar, J. C., Guidi, L., Remorini, D., Agati, G., Degl'Innocenti, E. L. E. N. A., Castelli, S., & Tattini, M. (2009). Antioxidant defences and oxidative damage in salt-treated olive plants under contrasting sunlight irradiance. *Tree Physiology*, 29(9), 1187.
- Mendes, M. M., Gazarini, L. C., & Rodrigues, M. L. (2001). Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments—effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environmental and Experimental Botany*, 45(2), 165-178.
- Morais, R. R. D., Gonçalves, J. F. D. C., Júnior, S., Dünisch, O., & Santos, A. L. W. D. (2007). Chloroplastid pigment contents and chlorophyll a fluorescence in amazonian tropical three species. *Revista árvore*, 31(5), 959-966.
- Myers, J. A., & Kitajima, K. (2007). Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology*, 95(2), 383-395.
- Naramoto, M., Katahata, S. I., Mukai, Y., & Kakubari, Y. (2006). Photosynthetic acclimation and photoinhibition on exposure to high light in shade-developed leaves of *Fagus crenata* seedlings. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 201(2), 120-126.
- Nicotra, a B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, a M., Finnegan, E.J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C.L., Valladares, F., van Kleunen, M. (2010) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15, 684–92.
- Niinemets, Ü. (2010). A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research*, 25(4), 693-714.
- Nikiforou, C., Nikolopoulos, D., & Manetas, Y. (2011). The winter-red-leaf syndrome in *Pistacia lentiscus*: Evidence that the anthocyanic phenotype suffers from nitrogen deficiency,

low carboxylation efficiency and high risk of photoinhibition. *Journal of plant physiology*, 168(18), 2184-2187.

Nishikawa, F., Kato, M., Hyodo, H., Ikoma, Y., Sugiura, M., & Yano, M. (2005). Effect of sucrose on ascorbate level and expression of genes involved in the ascorbate biosynthesis and recycling pathway in harvested broccoli florets. *Journal of Experimental Botany*, 56(409), 65-72.

Novelini, A. C., & Conforto, E. C. (2006). Comparação anatômica e fisiológica entre folhas de seringueira de sol e de sombra. *Faculdades Integradas Fafibe Mantenedora: Associação de Educação e Cultural do Norte Paulista*, 28.

Oguchi, R., Hikosaka, K., & Hirose, T. (2005). Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. *Plant, Cell & Environment*, 28(7), 916-927.

Oukarroum, A., El Madidi, S., Schansker, G., & Strasser, R. J. (2007). Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OJIP under drought stress and re-watering. *Environmental and Experimental Botany*, 60(3), 438-446.

Passos, L. P. (1996). *Métodos analíticos e laboratoriais em fisiologia vegetal*. EMBRAPA-CNPGL. Coronel Pacheco, MG. 223 p.

Pearcy R.W. Responses of plants to heterogeneous light environments. In: Pugnaire, F.I.; Valladares, F. (Eds), *Handbook of functional plant ecology*. CRC Press, Boca Raton, USA, pp. 213– 257. 2007.

Pearcy, R. W., & Sims, D. A. (1994). Photosynthetic acclimation to changing light environments: scaling from the leaf to the whole plant. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Ecophysiological Processes Above-and Belowground*, 145-174.

Peixoto, C. P., & Peixoto, M. F. S. P. (2009). Dinâmica do crescimento vegetal: princípios básicos. *Tópicos em Ciências Agrárias*, 38.

Pires, J.M.; Secco, R.S.Gomes, J.I. *Taxonomia e fitogeografia das seringueiras (Hevea spp.)*. Embrapa Amazonia Oriental, 2002, 103p.

Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193(1), 30-50.

Poorter, L., & Kitajima, K. (2007). Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology*, 88(4), 1000-1011.

- Puerta-Pinero, C., Gómez, J. M., & Valladares, F. (2007). Irradiance and oak seedling survival and growth in a heterogeneous environment. *Forest Ecology and Management*, 242(2), 462-469.
- Rascher U. & Nedbal L. (2006). Dynamics of photosynthesis in fluctuating light. *Current Opinion in Plant Biology*.9, 671
- Rivano, F.; Mattos, C.R.R.; Cardoso, S.E.A.; Martinez, M.; Cevallos, V.; Le Guen, V.; Garcia, D. 2013. Breeding *Hevea brasiliensis* for yield, growth and SALB resistance for high disease environments. *Industrial Crops and Products* 44, 659– 670.
- Rodrigo, V. H. L. (2007). Ecophysiological factors underpinning productivity of *Hevea brasiliensis*. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19(4), 245-255.
- Salah, H. B. H., & Tardieu, F. (1997). Control of leaf expansion rate of droughted maize plants under fluctuating evaporative demand (a superposition of hydraulic and chemical messages?). *Plant Physiology*, 114(3), 893-900.
- Santos Junior, U. M.; Gonçalves, J. F.,C; & Feldpausch, T. R. (2006). Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 226(1), 299-309
- Sarijeva, G., Knapp, M., & Lichtenthaler, H. K. (2007). Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels, and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of *Ginkgo* and *Fagus*. *Journal of plant physiology*, 164(7), 950-955.
- Schmitz, J., Heinrichs, L., Scossa, F., Fernie, A. R., Oelze, M. L., Dietz, K. J.; Rothbart, M.; Grimm, B.; Flügge, U.; (2014). The essential role of sugar metabolism in the acclimation response of *Arabidopsis thaliana* to high light intensities. *Journal of experimental botany*, eru027.
- Senevirathna, A. M. W. K., Stirling, C. M., & Rodrigo, V. H. L. (2003). Growth, photosynthetic performance and shade adaptation of rubber (*Hevea brasiliensis*) grown in natural shade. *Tree Physiology-Victoria-*, 23(10), 705-712.
- Shimazaki, K. I., Doi, M., Assmann, S. M., & Kinoshita, T. (2007). Light regulation of stomatal movement. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 58, 219-247.
- Sims, D. A., & Pearcy, R. W. (1992). Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *American Journal of Botany*, 449-455.

- Soares, N. S.; Silva, M. L.; Valverde, S. R.; Alves, R. R.; Santos, F. L. 2008. Análise econométrica da demanda brasileira de importação de borracha natural, de 1964 a 2005. *R. Árvore*, Viçosa-MG, v.32, n.6, p.1133-1142.
- Somain, R.; Droulers, M. A seringueira agora é paulista », *Confins* [En ligne], 27 | 2016, mis en ligne le 18 juillet 2016, consulté le 31 janvier 2017. URL : <http://confins.revues.org/10906> ; DOI : 10.4000/confins.10906
- Soustani, F. B., Jalali, S. G., Sohrabi, H., & Shirvany, A. (2014). Growth responses to irradiance regime along an ecological gradient of *Quercus castaneifolia* seedlings of different provenance. *Ecological research*, 29(2), 245-255.
- Souza, A., De Paula, A. C. C. F. F., & Figueiredo-Ribeiro, R. C. L. (2004). Effects of irradiance on non-structural carbohydrates, growth, and hypoglycemic activity of *Rhynchelytrum repens* (Willd.) CE Hubb.(Poaceae). *Brazilian Journal of Biology*, 64(3B), 697-706.
- Srivastava ,A., Strasser, R.J., Govindjee, 1999. Greening of peas: parallel measurements of 77 K emission spectra, OJIP chlorophyll a fluorescence transient, period four oscillation of the initial fluorescence level, delayed light emission, and P700. *Photosynthetica* 37,365- 92.
- Stefanov, D., & Terashima, I. (2008). Non-photochemical loss in PSII in high-and low-light-grown leaves of *Vicia faba* quantified by several fluorescence parameters including LNP, a novel parameter. *Physiologia plantarum*, 133(2), 327-338.
- Stirbet, A., Riznichenko, G. Y., & Rubin, A. B. (2014). Modeling chlorophyll a fluorescence transient: relation to photosynthesis. *Biochemistry (Moscow)*, 79(4), 291-323.
- Strasser, R. J., Srivastava, A., & Tsimilli-Michael, M. (1999). Screening the vitality and photosynthetic activity of plants by fluorescence transient. *Crop improvement for food security. SSARM, Hisar, India*, 72-115.
- Strasser, R. J.; Tsimilli-Michael, M.; Qiang, S.; Goltsev, V. 2010. 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, s. n., p. 1313-1326.
- Sultan, S. E. (2003). Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & development*, 5(1), 25-33.
- Sultan, S. E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science*, 5(12), 537-542.
- Taiz, L.; Zeiger, E. *Fisiologia Vegetal*. 4ª ed. Porto Alegre: Artmed Editora. 848 p. 2009.

- Thach, L.B., Shapcott, A., Schmidt, S., & Critchley, C. (2007). The OJIP fast fluorescence rise characterizes Graptophyllum species and their stress responses. *Photosynthesis Research*, 94(2-3), 423-436.
- Thiele, A., Krause, G. H., & Winter, K. (1998). In situ study of photoinhibition of photosynthesis and xanthophyll cycle activity in plants growing in natural gaps of the tropical forest. *Functional Plant Biology*, 25(2), 189-195.
- Tikkanen, M., Grieco, M., Nurmi, M., Rantala, M., Suorsa, M., & Aro, E. M. (2012). Regulation of the photosynthetic apparatus under fluctuating growth light. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 367(1608), 3486-3493.
- Valladares, F., Gianoli, E., & Gómez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176(4), 749-763.
- Valladares, F., Allen, M. T., & Pearcy, R. W. (1997). Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia*, 111(4), 505-514.
- Valladares, F., Sánchez-Gómez, D. (2006) Ecophysiological traits associated with drought in Mediterranean tree seedlings: individual responses versus interspecific trends in eleven species. *Plant Biology*, 8, 688–97.
- Valladares, F., Laanisto, L., Niinemets, Ü., & Zavala, M. A. (2016). Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. *Plant Ecology & Diversity*, 9(3), 237-251.
- Valladares, F.; Sanchez-Gomez, D. & Zavala, M. A. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94: 1103–1116.
- Van den Ende, W., & Valluru, R. (2009). Sucrose, sucrosyl oligosaccharides, and oxidative stress: scavenging and salvaging?. *Journal of Experimental Botany*, 60(1), 9-18.
- Vredenberg, W. J. (2008). Analysis of initial chlorophyll fluorescence induction kinetics in chloroplasts in terms of rate constants of donor side quenching release and electron trapping in photosystem II. *Photosynthesis research*, 96(1), 83-97.
- Walters, R. G. (2005). Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany*, 56(411), 435-447.
- Wang, L-f (2014) Physiological and Molecular Responses to Variation of Light Intensity in Rubber Tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). *Plos One*. 9(2).

- Wang, G. G., Bauerle, W. L., & Mudder, B. T. (2006). Effects of light acclimation on the photosynthesis, growth, and biomass allocation in American chestnut (*Castanea dentata*) seedlings. *Forest Ecology and Management*, 226(1), 173-180.
- Way, D. A.; Pearcy, R. W. Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. *Tree Physiology* 32, 1066–1081. 2012.
- Wit, M., Galvão, V. C., & Fankhauser, C. (2016). Light-mediated hormonal regulation of plant growth and development. *Annual review of plant biology*, 67, 513-537.
- Yamashita, N., Ishida, A., Kushima, H., & Tanaka, N. (2000). Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. *Oecologia*, 125(3), 412-419.
- Yamashita, N., Koike, N., & Ishida, A. (2002). Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. *Plant, Cell & Environment*, 25(10), 1341-1356.
- Zeeman, S. C., Smith, S. M., & Smith, A. M. (2004). The breakdown of starch in leaves. *New Phytologist*, 163(2), 247-261.
- Zhang, S., Ma, K., & Chen, L. (2003). Response of photosynthetic plasticity of *Paeonia suffruticosa* to changed light environments. *Environmental and Experimental Botany*, 121-133.

CAPÍTULO II

**FOTOSSÍNTESE E POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR DE PLANTAS JOVENS DE
HEVEA BRASILIENSIS (WILLD. EX A.JUSS. MÜLL.ARG) SUBMETIDAS À
DEFICIÊNCIA HÍDRICA E À REIDRATAÇÃO**

RESUMO

Diante das diferentes condições ambientais as quais as plantas são submetidas no campo, a limitação hídrica, associada a eventos extremos ou déficits de irrigação pode ser considerado o fator que produz danos mais significativos no estabelecimento dos plantios. O presente estudo teve como objetivo investigar os mecanismos morfofisiológicos e bioquímicos de plantas jovens de seringueira em resposta à deficiência hídrica e, posterior, reidratação. Para tanto, foram utilizadas 20 plantas do clone RRIM 600, divididas em dois grupos, irrigadas (IR) e não irrigadas (NI). A fotossíntese e a fluorescência da clorofila *a* foi acompanhada durante todo o período experimental (0,10,25,32,38,46,54,68 dias). As variáveis: potencial hídrico, pigmentos cloroplastídicos, índice de conteúdo de clorofila, carboidratos e prolina foram analisadas apenas na condição aclimatada (tempo 0 dias), a 32 dias (quando a fotossíntese se aproximou de $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e na recuperação dos parâmetros fotossintéticos aos 54 dias. Os resultados apontam para alterações significativas na área foliar mesmo sob deficiência hídrica. No entanto, para a área foliar específica houve alterações apenas aos 32 dias (quando a fotossíntese valores mínimos para assimilação de C). Nos dois horários do dia medidos, o potencial hídrico foi menor para o tratamento não irrigado. A fotossíntese no tratamento NI foi reduzindo até os 32 dias, onde atingiu valores próximos a $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, havendo recuperação dos parâmetros fotossintéticos após 22 dias quando comparado ao tratamento IR. A semelhança das taxas de fotossíntese a condutância e a transpiração também foram reduzidas no mesmo período. Mas, a respiração, razão F_v/F_m , índice de desempenho, pigmentos cloroplastídicos e ICC não foram alterados. Por outro lado, a concentração de amido reduziu após 32 dias sem irrigação, em contrapartida houve aumento da concentração de açúcar solúvel total e de prolina neste mesmo período. Diante do exposto, pode-se concluir que o clone estudado possui tolerância ao estresse hídrico em termos de suportar a limitação gradativa de água, mas a recuperação ao estresse é relativamente lenta.

Palavras chave: déficit hídrico, fluorescência da clorofila *a*, trocas gasosas.

ABSTRACT

Due to the different environmental conditions to which the plants are subjected in the field, the water limitation, associated to extreme events or irrigation deficits can be considered the factor that produces more significant damages in the establishment of the plantations. The present study aimed to investigate the morphophysiological and biochemical mechanisms of rubber tree seedlings in response to water deprivation followed by rehydration. For this purpose, 20 plants of the RRIM 600 clone were used, which were divided into two groups, irrigated (IR) and non-irrigated (NI). Photosynthesis and Chlorophyll *a* fluorescence were evaluated at 0;10;25;32;38;46;54 and 68 days. The water potential, chloroplastidic pigments, chlorophyll content index, carbohydrates and proline contents were analyzed only in the acclimatized condition (time 0 days), after 32 days (when photosynthesis approached 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and after 54 days (when the photosynthetic parameters were retrieved). It was possible to observe that there was no significant change in leaf area even under water deficiency, and specific leaf area showed a significant change only at 32 days (when photosynthesis approached 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). The water potential was lower for the two periods evaluated for non-irrigated treatments. The photosynthesis in the NI treatment was reduced up to 32 days, when the values got close to 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, and the photosynthetic parameters were recovered after 22 days in comparison to the IR treatment. Conductance and transpiration have also been reduced whilst photosynthesis were getting limited. Respiration, F_v / F_m ratio, performance index, chloroplastidic pigments and ICC were not altered. On the other hand, the starch content were reduced after 32 days without irrigation and, in contrast, total soluble sugar and proline content increased by the same period. In view of the above, it can be concluded that the clone studied has tolerance to water stress in terms of supporting the gradual limitation of water, but the recovery to stress is relatively slow.

Keywords: water deficit, chlorophyll *a* fluorescence, gas exchanges.

INTRODUÇÃO

Os produtos não madeireiros são responsáveis por contribuir na produção primária florestal no Brasil com cerca de R\$ 1,3 bilhões (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística-IBGE, 2013). Dentre estes produtos destaca-se a borracha natural oriunda do látex de *Hevea spp.* (Furtado *et al.*, 2008; Gasparotto e Pereira, 2012). O gênero *Hevea* é considerado uma das principais culturas florestais nas regiões tropicais, em decorrência da grande quantidade de látex produzido e da alta procura pelo mercado nacional e internacional (Furtado *et al.*, 2008). Onze espécies do gênero *Hevea* são relatadas: *Hevea benthamiana* Müll.Arg., *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A.Juss.) Müll.Arg., *Hevea camargoana* Pires, *Hevea camporum* Ducke, *Hevea guianensis* Aubl., *Hevea microphylla* Ule, *Hevea nitida* Mart. ex Müll.Arg., *Hevea paludosa* Ule, *Hevea pauciflora* (Spruce ex Benth.) Müll.Arg., *Hevea rigidifolia* (Spruce ex Benth.) Müll.Arg., *Hevea spruceana* (Benth.) Müll.Arg. (Gonçalves *et al.*, 1990; Priyadarshan, 2011; Cordeiro e Secco, 2015). Porém, a espécie que produz em maior quantidade e qualidade o latex é a *Hevea brasiliensis* (Furtado *et al.*, 2008; Gasparotto e Pereira, 2012).

A seringueira (*Hevea brasiliensis*) é uma planta originária das florestas tropicais Amazônicas, mas os maiores produtores de borracha no mundo atualmente são os países orientais e asiáticos como a Tailândia, Indonésia, Malásia, Vietnã, Filipinas, Mianmar e Camboja (FAO 2011; Li e Fox 2012). A seleção de clones facilitou a sua expansão em locais com climas distintos ao da floresta amazônica (Priyadarshan, 2003; Priyadarshan *et al.*, 2005) como exemplo, climas mais frios e secos e também em áreas não tradicionais ou não produtivas (Qiu, 2009; Luke *et al.*, 2015). Além da melhor adaptabilidade em locais distintos, grande parte dos estudos do melhoramento genético é feito com intuito que a espécie seja resistente a doenças foliares como o “mal das folhas” (Rivano *et al.*, 2013; Cardoso *et al.*, 2014). Sendo o clone RRIM 600 (Rubber Research Institute of Malaysia – RRIM) o mais plantado no mundo (Lau *et al.*, 2016), e também altamente produtivo (Mesquita *et al.*, 2006).

Em geral, a produtividade é garantida pela capacidade de desempenho da espécie e pelas condições do meio. Porém, essa produtividade pode ser comprometida por fatores estressores. As alterações nos fatores abióticos afetam sobremaneira a atividade fisiológica das plantas em suas diferentes fases de crescimento (Anjum *et al.*, 2011). Fatores como alta irradiância e baixa disponibilidade hídrica tornam mais difíceis o sucesso no estabelecimento das plantas na fase juvenil (Santos Junior *et al.*, 2006).

A sobrevivência das plantas em condições ambientais extremas provém das alterações no fenótipo originário de respostas fisiológicas, bioquímicas e morfológicas produzidas em função das necessidades de se adaptar ao ambiente, sendo descritas como plasticidade fenotípica (Jong e Leyser, 2012). A plasticidade fenotípica é considerada um dos principais meios pelos quais as plantas podem sobreviver a estresses ambientais, tais como deficiência hídrica (Gratani, 2014).

Estudos relacionados aos mecanismos fisiológicos das plantas frente à baixa disponibilidade de água, bem como a sobrevivência e o desempenho de espécies arbóreas tem recebido bastante atenção na medida em que as mudanças de uso da terra e mudanças climáticas tem sido mais intensas (Kursar et al., 2009; Blackman et al., 2009; Vilagrosa et al., 2010; Liberato et al., 2010; Quero et al., 2011). O fato é que estes cenários que implicam ocorrência de eventos extremos com maior frequência nos anos que se seguem, sendo a seca o estresse ambiental mais significativo na Amazônia podem expor as plantas a condições estressantes com maiores frequências e intensidades (Jiménez-Muñoz *et al.*, 2016). De modo, que secas extremas podem afetar as espécies tropicais alterando a sua produtividade primária, uma vez que as plantas quando submetidas a essa condição podem apresentar vários mecanismos e processos associados e como consequência tem seu crescimento afetado (Hu e Xiong, 2014).

O estresse hídrico se dá quando as plantas absorvem menores quantidades de água do ambiente por meio das suas raízes do que tem sido transpirado nas folhas. Logo o teor relativo de água, o potencial hídrico bem como a turgescência das células diminui, enquanto a concentração de solutos aumenta o que resulta em menor potencial osmótico (Cornic, 1994).

Para controlar a taxa de transpiração excessiva as plantas utilizam da regulação estomática para proteger o sistema de transporte e evitar a perda da função hidráulica (Oren et al., 1999, Cochard et al., 2002, Ewers et al., 2005, Katul et al., 2009). Estudos com a *H. brasiliensis* foi demonstrado que a regulação estomática ocorre para manter a diferença entre o potencial hídrico das folhas e o potencial do solo constante no período de seca (Kumagai et al., 2015). Em outro estudo foi relatado que a espécie apresenta regulação estomática sensível nas condições de seca e exibem o comportamento iso-hídrico, mas em locais mais úmidos, com reduzido risco de falha hidráulica, indivíduos de *H. brasiliensis* exibiram comportamento anisohídrico (Kumagai e Porporato, 2012). Esta dualidade torna esta planta mais eficiente em termos de uso de água, o que favorece sua produtividade (Kumagai et al., 2015).

Registra-se também que graus distintos de tolerância ao estresse hídrico nos diferentes clones de seringueira, sugere que o risco de falha hidráulica e a eficiência no uso da água são diversos (Sangsing et al., 2004). Quanto ao clone RRIM 600 verificou-se maior tolerância ao

estresse quando comparado a outros clones (Mesquita et al., 2006; Sittichai e Sdoodee, 2014) sendo a sua produtividade nestas condições de seca mais elevadas que outros clones (Wichitchonchai e Manmeun 1992; Chandrashekar, 1997; Jacob et al., 1999).

Para as plantas evitar o estresse inclui grande variedade de mecanismos de proteção que atrasam ou impedem o impacto negativo do fator estressante sobre os indivíduos, dentre os principais mecanismos identificados, pode-se citar a queda de folhas para reduzir a transpiração, o desenvolvimento de sistema radicular ramificado e profundo para garantir melhor absorção de água e suprir altas taxas de transpiração, e adequado funcionamento metabólico para suportar o estresse (Pinheiro e Chaves, 2011; Sevanto *et al.*, 2014). E redução da área foliar (Lopez et al., 2008).

Estudo com seringueira submetida ao estresse hídrico demonstrou que a fotossíntese é limitada, principalmente, pelo fechamento estomático, o fechamento estomático ocorre devido a sinalizações químicas e hidráulicas, sendo realizado para tentar evitar a cavitação no xilema e a falha hidráulica (Chen et al., 2010). Ademais, a condutância estomática permanece constante ou não mediante diversas condições ambientais, porém sob déficit hídrico este parâmetro reduz acentuadamente, sendo que a seringueira apresenta comportamento iso-hídrico conforme descrito anteriormente (Aytthaya et al., 2011; Kumagai e Porporato, 2012; Kumagai et al., 2015). Como consequência da falta de água sobre a produtividade ocorre à redução da produção de látex (Kunjet et al., 2013).

Além disso, na seringueira podem ocorrer alterações bioquímicas que envolvem maiores acúmulos de substâncias osmoticamente ativas que atuam para a regulação osmótica (Wang, 2014). Como também podem ocorrer alterações nos teores de pigmentos cloroplastídicos (Anjum *et al.*, 2011).

Neste contexto, é de extrema relevância uma abordagem que leve em consideração os aspectos morfofisiológicos e que influenciam a capacidade de plantas jovens de *H. brasiliensis* na adaptação/aclimação em situações de déficit hídrico e, posteriormente, sua capacidade de recuperação no pós-estresse, por meio da reidratação, visto a importância dos aspectos de plasticidade e os desdobramentos práticos que essas características podem revelar. Ademais, a compreensão das respostas morfofisiológicas e bioquímicas à seca torna-se essencial para uma percepção holística dos mecanismos de tolerância das plantas quando submetidas a condições limitadas de água.

OBJETIVOS

Geral

Investigar mecanismos morfofisiológicos de plantas jovens de seringueira (*Hevea brasiliensis*) em resposta à deficiência hídrica e a subsequente reidratação.

Específicos

- Investigar possíveis mudanças ocorridas nas características morfológicas (área foliar e área foliar específica) das folhas da seringueira em função do déficit hídrico;
- Determinar eficiência do uso da água, eficiência intrínseca do uso da água e potencial hídrico foliar (o *status* hídrico) das folhas da seringueira em função do déficit hídrico;
- Determinar os teores de pigmentos cloroplastídicos e o índice de conteúdo de clorofila (ICC) das folhas da seringueira em função do déficit hídrico;
- Determinar as trocas gasosas e a fluorescência da clorofila *a* das folhas da seringueira em função do déficit hídrico;
- Analisar os teores de carboidratos em folhas (açúcares solúveis e amido) e prolina, como osmorreguladores e suas implicações na tolerância ao estresse hídrico.

MATERIAL E MÉTODOS

Material vegetal

O experimento foi conduzido em área situada no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, localizado no Campus III (V-8) (3°05'30" S e 59°59'36" W), no período de 27 de novembro 2016 a 2 de fevereiro de 2017. As análises químicas foram realizadas no Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal (LFBV).

Para a realização do experimento foram utilizadas plantas jovens enxertadas com aproximadamente sete meses de idade, do clone RRIM 600 (*H. brasiliensis*). Estas foram adquiridas na empresa Amazônia viva, localizado no município Rio Branco – Acre. No laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal- INPA as plantas foram transferidas para vasos com capacidade para 10L, contendo solo como substrato cuja composição química pode ser verificada na tabela 1. Todas as plantas foram irrigadas até a capacidade de campo (aproximadamente 4L de água) e aclimatadas durante 30 dias, em viveiro de cobertura transparente para incidência de luz e com abrigo de chuva realizando-se irrigação diária, nos tratamentos que exigiam a manutenção (tratamento irrigado). A temperatura ficou em torno de $31 \pm 1^\circ\text{C}$.

Tabela 1- Valores de pH, macro e micronutrientes, e Al no substrato sob cultivo de plantas de *H. brasiliensis*

pH		P	K	Mn	Fe	Zn	Ca	Mg	Al	C	N
H ₂ O	KCl	mg kg ⁻¹					Cmolc kg ⁻¹			g kg ⁻¹	
4,73	3,87	338,36	27,13	18,2	76	11,6	1,09	0,41	0,22	15,38	1,73

Experimento

Após a aclimação, as plantas foram separadas em dois grupos, plantas irrigadas (IR) e não irrigadas (NI) compostos de 10 plantas cada tratamento. Onde foi realizada a primeira medição (condição aclimatada ou tempo 0). Após as medições, foram cessadas as irrigações para o tratamento NI, até que a fotossíntese se aproximasse de $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Quando isso ocorreu, este tratamento foi novamente irrigado até a capacidade de campo, e irrigado diariamente até que fosse recuperado o patamar fotossintético semelhante a do tratamento IR. Esse parâmetro (fotossíntese) foi utilizado, pois já demonstrado em outros trabalhos (Chaves et al., 2009; McDowell, 2011) que é um dos primeiros parâmetros a ser afetado sob deficiência hídrica, e o último a ser recuperado (Liberato et al., 2006; Gonçalves et al., 2009).

As avaliações de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a* foram realizadas durante todo o período experimental (0, 10, 25, 32, 48, 52 e 68 dias). Já as variáveis de área foliar, área foliar específica, potencial hídrico, pigmentos cloroplastídicos, índice de conteúdo de clorofila, açúcar solúvel, amido e prolina foram avaliados considerando três cenários, a saber: 1-condição aclimatada; 2-supressão da irrigação no tratamento não irrigado (NI) até as leituras de fotossíntese alcançar valores próximos de zero; 3- reidratação em NI até o registro de ausência de diferenças significativas entre as leituras de fotossíntese realizadas em no tratamento IR e NI (Gonçalves et al., 2009).

Área foliar e área foliar específica

Para a medição da área foliar total, foi utilizado scanner na resolução de 600 dpi, e foram processadas no software IMAGE J.

A área foliar específica (AFE) foi determinada a partir de dez discos foliares de área conhecida ($0,283 \text{ cm}^2$) retirados de cada planta, acondicionados em sacos de papel e submetidos à secagem em estufa a 65°C durante 72 horas. A AFE foi obtida pela razão entre a área foliar (cm^2) e massa foliar seca (g) (Evans e Poorter, 2001).

Potencial hídrico foliar

O potencial hídrico foliar foi mensurado em dois diferentes horários ante-manhã (Ψ_{PD}) medido entre 6:00 e 7:00 horas e meio-dia (Ψ_{MD}) com medições realizadas entre 12:00 e 13:00 horas) utilizando bomba de pressão do modelo 3005-1422 (Soil Moisture Equipment Corp, USA) (Scholander et al., 1964; Turner, 1981). As medições foram realizadas na própria casa de vegetação. As amostras foliares de cinco plantas por tratamento foram coletadas e submetidas à pressão de N_2 gasoso até ocorrer exsudação da seiva pelo pecíolo da folha.

Trocas gasosas foliares

As determinações fotossintéticas foram realizadas em cinco plantas por tratamento no folíolo central, presentes no terço-médio de cada planta, em folhas completamente expandidas e estado fitossanitário adequado. Sendo medidas as taxas de fotossíntese (A), condutância estomática (gs), transpiração (E) e respiração no escuro (Rd) realizadas com analisador de gás infravermelho portátil, de sistema aberto LI-COR 6400 (Li-Cor, Nebraska, USA).

As medições foram realizadas no período entre 8:00 e 12:00 horas. Os dados pontuais de trocas gasosas foram obtidos à densidade de fluxo de fótons saturante (PPFD) de 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. O equipamento foi ajustado para o fluxo de 400 $\mu\text{mol s}^{-1}$, concentração de CO_2 e H_2O dentro da câmara de medição em torno de $400 \pm 4 \mu\text{mol mol}^{-1}$ e $21 \pm 1 \text{ mmol mol}^{-1}$, respectivamente. A temperatura foi mantida em torno de $31^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$. A eficiência do uso da água (EUA; $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) foi calculada por meio da razão fotossíntese / transpiração (Santos Junior. et al., 2006). A eficiência intrínseca no uso da água (EIUA $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) foi calculada por meio da razão fotossíntese / condutância estomática (Ferreira *et al.*, 2012).

Fluorescência da clorofila a

A fluorescência da clorofila foi realizada no folíolo central. O monitoramento da fluorescência da clorofila *a* foi realizado em cinco plantas por tratamento, por meio de um fluorômetro portátil (Plant Efficiency Analyser – MK2 – 9600, Hansatech, Norfolk, UK) entre 8:00 e 12:00 horas, em folhas completamente expandidas. Inicialmente as folhas foram aclimatadas ao escuro durante 30 minutos e posteriormente, foram expostas a um pulso de luz saturante de 650 nm durante 1 s, numa intensidade de 3000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A partir das leituras foram obtidos o rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m), o índice de desempenho (PI_{ABS}) (Srivastava *et al.* 1999; Strasser *et al.* 2010).

Teores de pigmentos cloroplastídicos

Os teores de pigmentos cloroplastídicos foram determinados a partir de 0,1 g de material vegetal fresco de folhas de 5 plantas por tratamento em folhas em estado fitossanitário considerado adequado. Este material foi macerado com 10 mL de acetona (80%

v/v) e MgCO_3 (0,5% p/v). Posteriormente, o extrato foi filtrado em papel filtro qualitativo nº 2. Depois de filtrado, o volume do extrato foi aferido para 15 mL com a mesma solução. O extrato foi lido em espectrofotômetro. As absorvâncias das clorofilas *a* (chl*a*), clorofila *b* (chl*b*) e carotenóides (C_{x+c}), utilizadas foram $\lambda = 663, 645$ e 480 nm (Lichtenthaler e Wellburn 1983). As concentrações das clorofilas no extrato foram calculadas na base da massa foliar ($\mu\text{mol g}^{-1}$), a partir das equações descritas por Hendry e Price (1993).

$$\text{chl a } (\mu\text{mol g}^{-1}) = \frac{(12,7. A663 - 2,69. A645). 1,119. V}{1000. \text{ peso (g)}}$$

$$\text{chl b } (\mu\text{mol g}^{-1}) = \frac{(22,9. A645 - 4,68. A663). 1,102. V}{1000. \text{ peso (g)}}$$

$$c_{x+c} (\mu\text{mol g}^{-1}) = \frac{(A480 + 0,114. A663 - 0,638. A645) V. 1000}{112,5 . \text{ peso (g)}}$$

A: absorvância no comprimento de onda indicado; V: volume final do extrato clorofila-acetona (ml).

Adicionalmente foram calculadas as concentrações de clorofila total (chl *a* + chl *b*), as razões chl *a*/chl *b* e as razões clorofila total/ carotenóides (chl total/ c_{x+c}).

Também foi determinado o índice de conteúdo de clorofilas (ICC) das folhas. Quatro diferentes pontos foram amostrados, utilizando-se um clorofilômetro portátil (modelo CCM-200, Opti-Science), nas mesmas folhas utilizadas para determinação dos teores de clorofila descrita anteriormente (Richardson *et al.*, 2002).

Extração de Açúcares solúveis totais e amido foliares

Para a determinação dos carboidratos, as folhas foram coletadas durante a manhã. Foram secas em estufa a 65°C , até obtenção de massa constante, posteriormente foram moídas até a granulometria um pó fino, sendo utilizados para posterior análise. Os carboidratos solúveis foram extraídos conforme metodologia descrita por Passos (1996), 20 mg de material seco em 1mL de etanol aquoso 80% (v: v) usando micro túbulos de polietileno. A mistura foi mantida em banho- maria a 95°C durante 30 minutos, posteriormente as amostras foram centrifugadas a 3000 rpm durante 5 min a 4°C . O sobrenadante foi recolhido e o precipitado foi submetido a mais três extrações com etanol aquoso 80% (v: v). O sobrenadante foi purificado em uma solução bifásica de clorofórmio-agua (15:15), sendo recuperada a parte da solução purificada (sem lipídeos e clorofila). A solução foi colocada em estufa de circulação forçada a 60°C até evaporação total da fase aquosa. Posteriormente, foi adicionado 1 mL de água destilada para quantificação. O amido foi extraído do precipitado restante após a

extração com etanol, com 10 mL de ácido perclórico 35% (v/v) e centrifugado a 10.000 rpm durante 15 min, a 25°C, recolhendo-se o sobrenadante. Os açúcares solúveis total (AST) e amido das folhas foram determinados seguindo o método fenol-sulfúrico a leitura espectrofotométrica (Ultrospec 2100 pro) foi feita na absorvância de $\lambda = 490$ nm (Dubois et al., 1956). A estimativa de açúcares solúveis totais e amido foram feitas utilizando-se equação ajustada com curva padrão de glicose (Sigma).

Prolina

Os teores de prolina das folhas foram determinados utilizando a metodologia descrita por Bates et al., (1973). O material foi coletado pela manhã, depois o material fresco foi moído em almofariz usando nitrogênio líquido até obtenção de um pó fino. Cerca de 0,5 g da amostra foi homogeneizada com ácido sulfossalicílico 3% e o sobrenadante foi submetido a presença de ninidrina e o produto da reação lido em espectrofotômetro no comprimento de onda $\lambda = 520$ nm. A concentração de prolina livre foi calculada a partir de equação ajustada utilizando prolina (Sigma) como um padrão.

Desenho experimental e análises estatísticas

O delineamento experimental utilizado é o inteiramente casualizado (DIC), sendo dois tratamentos (IR - plantas irrigadas e NI – plantas não irrigadas) compostos de 10 plantas cada. Todos os dados foram submetidos a testes de normalidade e homogeneidade de variância para verificação do cumprimento às premissas de normalidade e homogeneidade de variâncias, respectivamente. Nos casos em que esta estratégia não foi suficiente para atendimento às premissas foram feitas transformações dos dados, quando não satisfeitas às premissas, aplicou-se o teste não paramétrico U de Mann-Whitney ($P < 0,05$). Por outro lado, quando satisfeitas às premissas, utilizou-se o teste paramétrico t de student para amostras independentes (Tratamento irrigado x Tratamento não irrigado) ($P < 0,05$). Todas as análises foram processadas a partir do programa SIGMA PLOT.

RESULTADOS

Morfologia

No presente estudo, foi possível verificar que durante o período experimental considerado, não foram observadas alterações significativas da área foliar (AF) entre os tratamentos na condição aclimatada (tempo 0), quando a fotossíntese chegou próximo de 0 (tempo 32) e após a recuperação da fotossíntese a 54 dias (Tabela 2).

Tabela 2- Área foliar (AF) e área foliar específica (AFE) de plantas jovens de *H. brasiliensis* crescendo na condição aclimatada (0); déficit hídrico (32 dias) e recuperação (54 dias) (n = 5).

Tempo (dias)	AF (cm ²)		AFE (cm ² .g ⁻¹)	
	Irrigada	Não irrigada	Irrigada	Não irrigada
0	111,33 ± 17,90 A	122,12 ± 37,45 A	237,42 ± 62,53 A	241,71 ± 64,49 A
32	132,21 ± 37,98 A	125,46 ± 28,16 A	210,96 ± 21,86 A	181,07 ± 7,48 B
54	122,83 ± 28,30 A	118,32 ± 39,39 A	193,54 ± 12,28 A	205,03 ± 35,02 A

Valores médios e respectivos desvios-padrão. Médias seguidas da mesma letra entre os tratamentos não diferem entre si pelo teste t (P<0,05).

Em contrapartida, quando avaliamos a área foliar específica (AFE), no tempo 32 (sob deficiência hídrica) para o tratamento não irrigado, verificamos que houve redução cerca de 14%. Porém, na avaliação final já houve uma recuperação da AFE a valores semelhantes ao do tratamento irrigado.

Potencial hídrico foliar

Quanto ao potencial hídrico foliar (Ψ) no período de 0 e 54 dias medido na antemanhã e ao meio dia não foram identificados diferenças significativas do experimento nos dois tratamentos (IR e NI). Diferenças expressivas foram encontradas quando se avaliou as plantas sob-restrição hídrica (NI), onde este tratamento assumiu os menores valores (mais negativo), havendo redução significativa do potencial hídrico nos dois períodos avaliados (antemanhã e meio-dia). Os valores oscilaram no tratamento IR na antemanhã -0,5 a -0,75 MPa, ao meio-dia de -0,7 a -1,25 MPa, para o tratamento NI na antemanhã oscilaram entre -1,3 a -2,0 MPa e ao meio-dia de 2,05 a 2,5 MPa (Figura 1).

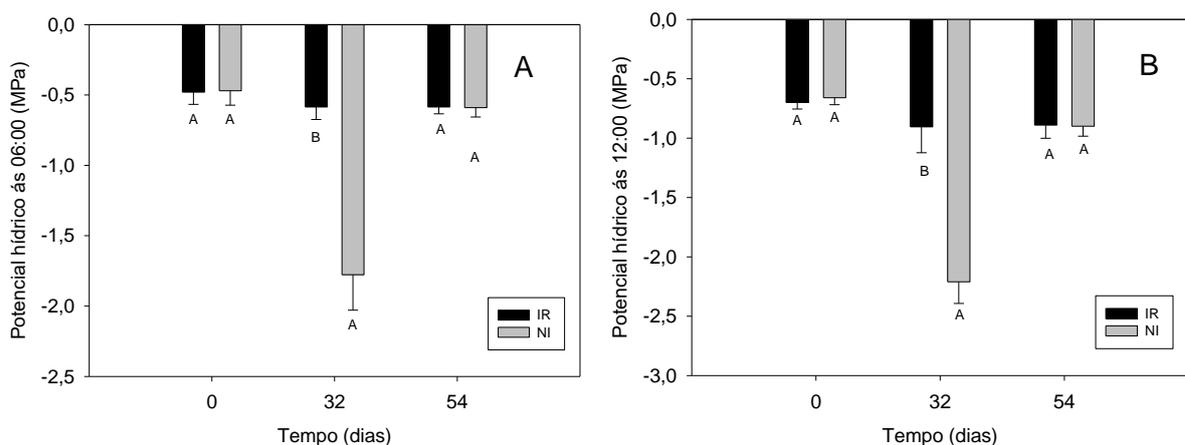


Figura 1- Potenciais hídricos foliares medidos a 6:00h (A) e 12:00h (B), na condição aclimatada (0); déficit hídrico (32 dias) e recuperação (54 dias) em plantas de *H. brasiliensis* (n = 5). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão. Letras iguais para cada período indica ausência de diferença significativa entre os tratamentos pelo teste t (P<0,05).

Trocas gasosas foliares

Os valores mínimos e máximos da fotossíntese das plantas de *H. brasiliensis* irrigadas variaram de 5,2 a 8,9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sugerindo uma média geral igual a 7,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante 54 dias de experimento (Figura 6). No tratamento não irrigado variou de 0,4 a 8,4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Pode-se observar queda acentuada no tratamento NI da fotossíntese (A) já aos 10 dias até trigésimo segundo dia sem irrigação, atingindo os menores valores, média de 0,4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Porém após ser reidratada, logo após as medições, no 32º dia sem água, verificou-se retomada crescente da fotossíntese até o 54º, onde foi possível verificar que os valores se igualaram novamente, estatisticamente, aos valores de A do tratamento irrigado (Figura 2).

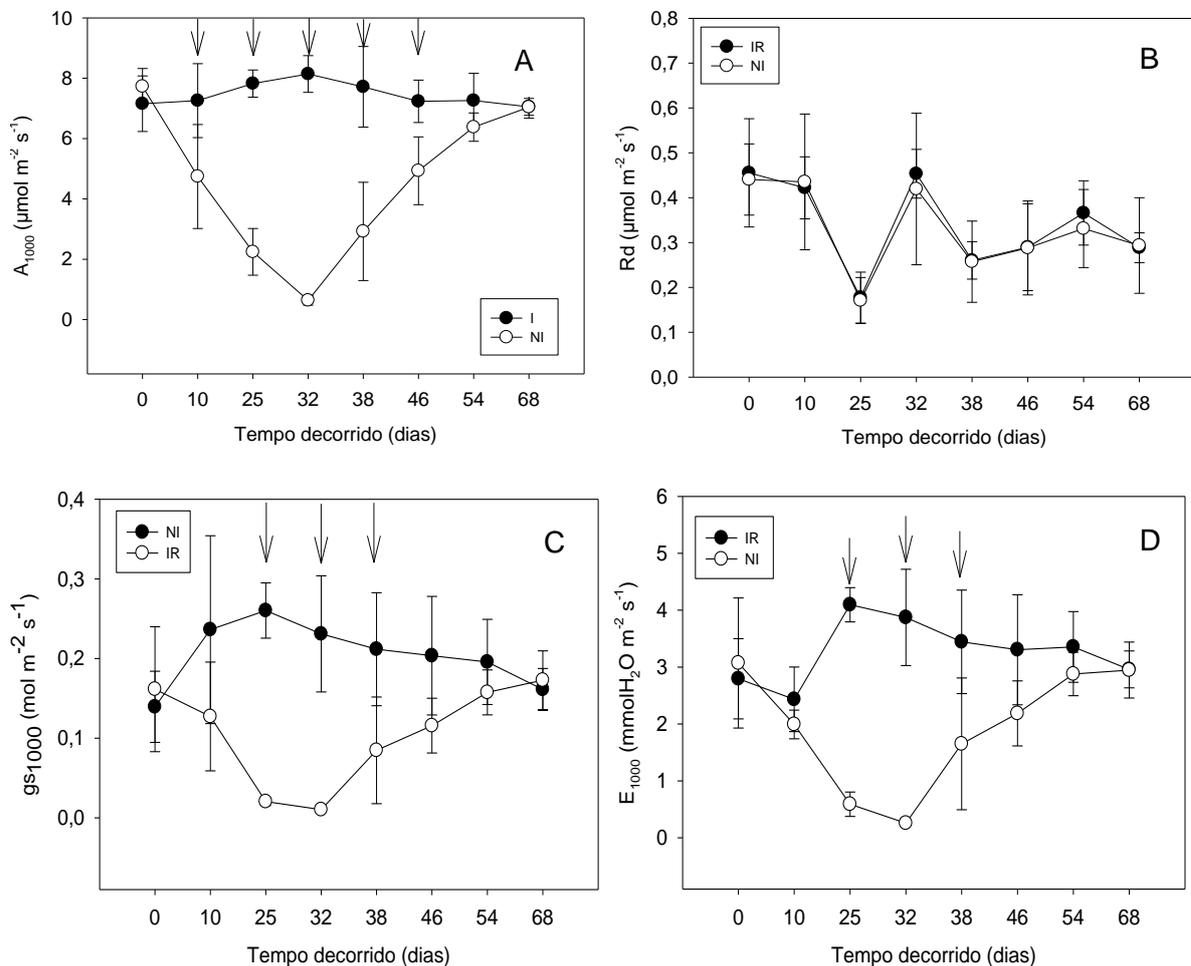


Figura 2- (A) Fotossíntese (A); (B) Respiração (R_d); (C) Condutância estomática (g_s); (D) transpiração (E) de plantas jovens de *H. brasiliensis* irrigadas (●) e não irrigadas (○) (n=5). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão. As setas indicam a diferença significativa entre os tratamentos pelo teste *t* ($P < 0,05$).

Na medida realizada no décimo dia, o tratamento NI exibiu decréscimo da g_s , se diferenciando estatisticamente partir do 28º sem irrigação, o tratamento NI exibiu uma redução da condutância estomática (g_s), concomitantemente houve diminuição da transpiração (E). Esse

decréscimo ocorreu até o 32º dia, período esse que as plantas estavam com restrição hídrica. Após a ocorrer a reidratação no 32º dia, já foi possível verificar tendência de aumento destes parâmetros (g_s e E), e no 46º dia já foram iguais, estatisticamente, ao tratamento controle (irrigado) (Figura 2).

Diferenças entre os tratamentos foram observadas para eficiência no uso da água (EUA) apenas no 25º dia e para eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) no 25º e 32º dia sem irrigação, onde foi verificado aumento de ambos os parâmetros para o tratamento NI. A partir desses dias houve o reestabelecimento dos dois parâmetros, ao tratamento irrigado (Figura 3).

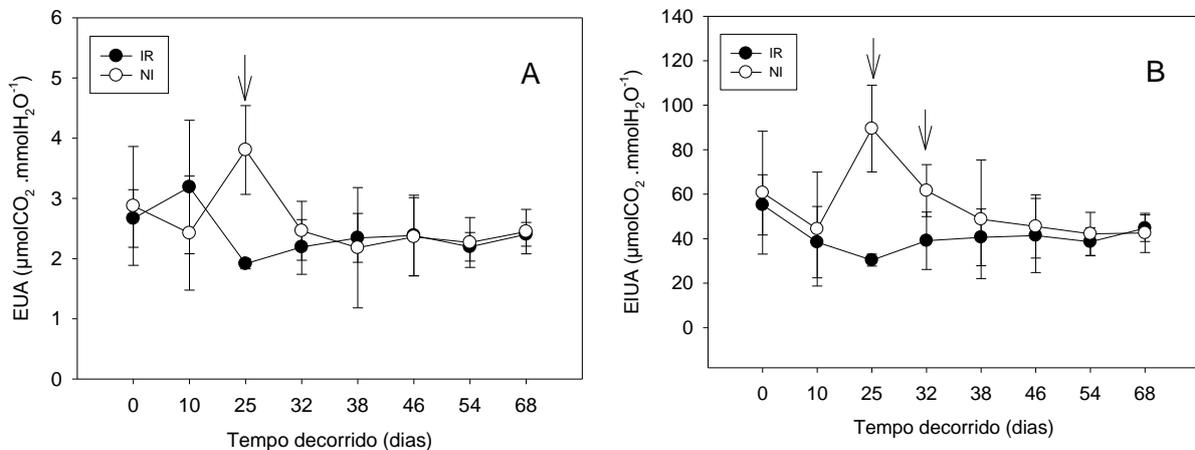


Figura 3- (A) Eficiência no uso da água (EUA) e; (B) - Eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) de plantas jovens de *H. brasiliensis* irrigadas (●) e não irrigadas (○) (n=5). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão. As setas indicam a diferença significativa entre os tratamentos pelo teste t ($P < 0,05$).

Modificações para os tratamentos parâmetros de A , g_s , e E , não foram acompanhadas para a respiração, rendimento quântico máximo do fotossistema II (F_v/F_m), bem como, o índice de desempenho (PIabs) durante todo o período experimental (Figura 2 e 4)

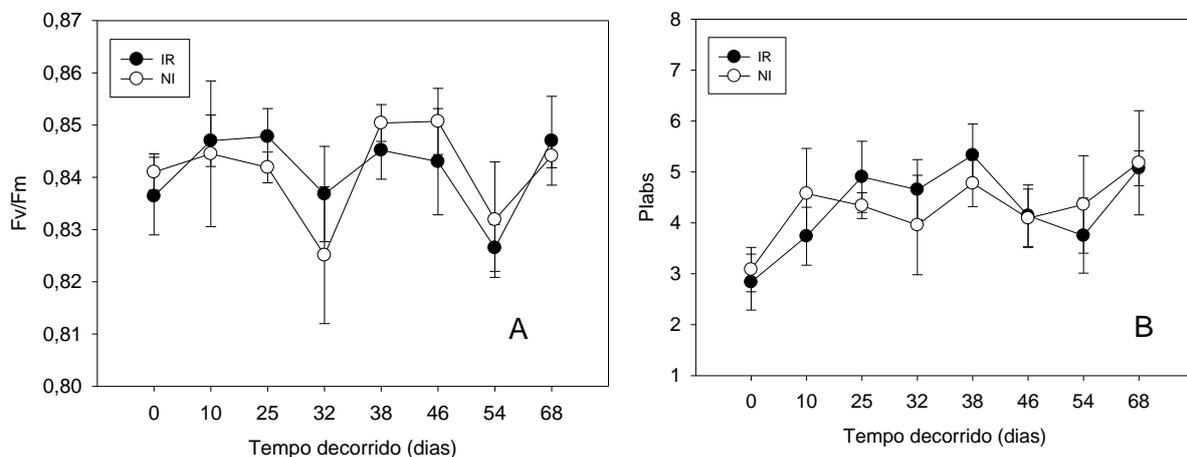


Figura 4- (A) Eficiência máxima do fotossistema II (TR0/ABS ou Fv/Fm); (B) índice de desempenho (PIabs) de plantas jovens de *H. brasiliensis* irrigadas (●) e não irrigadas (○) (n=5). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão. As setas indicam a diferença significativa entre os tratamentos pelo teste *t* ($P < 0,05$).

Pigmentos cloroplásticos

Durante todo o período experimental (0,32 e 54 dias) de análise não foram verificadas diferenças significativas entre os tratamentos para todas as variáveis analisadas clorofila a, b, carotenoides, razão clorofila a e b, clorofila total e razão clorofila total e carotenoides, inclusive para as clorofilas analisadas tanto no espectrofotometricamente e pelo método óptico não destrutivo não identificaram diferenças (Tabela 3 e Figura 5).

Tabela 3- Concentrações foliares de clorofila em base de massa fresca ($\mu\text{mol g}^{-1}$) em plantas jovens de *H. brasiliensis* submetidas a deficiência hídrica e posterior recuperação (n = 5). Onde: Clorofila a (Chla), clorofila b (Chlb), carotenóides (Cx+c), clorofila total (Chltot), razão clorofila a / clorofila b (Chl a / Chl b) e razão clorofila total / carotenóides (Chltotal / Cx+c).

Variáveis	Tratamentos	Tempo		
		0	32	54
Chl a ($\mu\text{mol/g}$)	IR	2,67 \pm 0,74 A	2,92 \pm 0,47 A	2,02 \pm 0,59 A
	NI	2,87 \pm 0,36 A	2,55 \pm 0,37 A	2,33 \pm 0,44 A
Chl b ($\mu\text{mol/g}$)	IR	1,05 \pm 0,37 A	1,18 \pm 0,23 A	0,76 \pm 0,25 A
	NI	1,14 \pm 0,20 A	0,95 \pm 0,22 A	0,96 \pm 0,19 A
Cx+c ($\mu\text{mol/g}$)	IR	1,03 \pm 0,29 A	1,10 \pm 0,21 A	0,74 \pm 0,22 A
	NI	1,10 \pm 0,14 A	0,96 \pm 0,13 A	0,84 \pm 0,17 A
Chl a / Chl b	IR	2,58 \pm 0,18 A	2,49 \pm 0,10 A	2,70 \pm 0,14 A
	NI	2,55 \pm 0,14 A	2,87 \pm 0,51 A	2,46 \pm 0,16 A
Chl total $\mu\text{mol/g}$	IR	3,72 \pm 1,10 A	4,10 \pm 0,69 A	3,17 \pm 0,72 A
	NI	4,01 \pm 0,56 A	3,50 \pm 0,58 A	3,29 \pm 0,63 A
Chl total / Cx+c	IR	3,60 \pm 0,05 A	3,73 \pm 0,11 A	3,74 \pm 0,08 A
	NI	3,63 \pm 0,19 A	3,61 \pm 0,21 A	3,9 \pm 0,16 A

Os valores são médias \pm desvio-padrão. Letras maiúsculas distintas indicam valores significativamente diferentes entre tratamentos de luminosidade no mesmo período pelo teste *t* ($P < 0,05$).

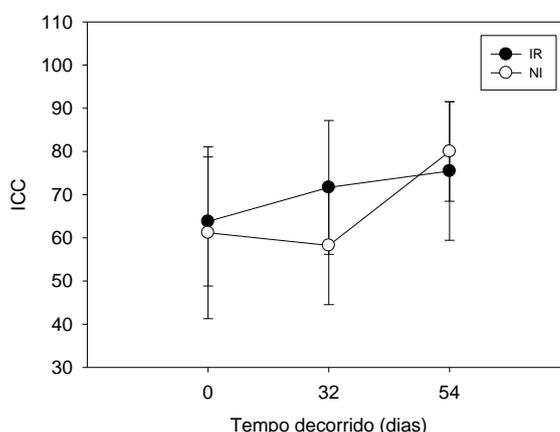


Figura 5- Índice de conteúdo de clorofila (ICC) de plantas jovens de *H. brasiliensis* irrigadas (●) e não irrigadas (○) (n=5). Os valores são médias e as linhas verticais indicam os erros-padrão. As setas indicam a diferença significativa entre os tratamentos pelo teste *t* ($P<0,05$).

Açúcares solúveis totais e amido foliares

No tempo 0 para os tratamentos IR e NI não houveram diferenças significativas para amido e açúcar solúvel total, porém quando avaliado o tratamento NI, verificou-se que houve redução para amido foliar, em contrapartida, houve aumento para AST quando comparado no mesmo período ao tratamento IR. Apesar disso, na avaliação final quando foram avaliadas plantas reidratadas do tratamento NI verificou-se que os níveis de amido e AST foram iguais, ao tratamento IR (Figura 6).

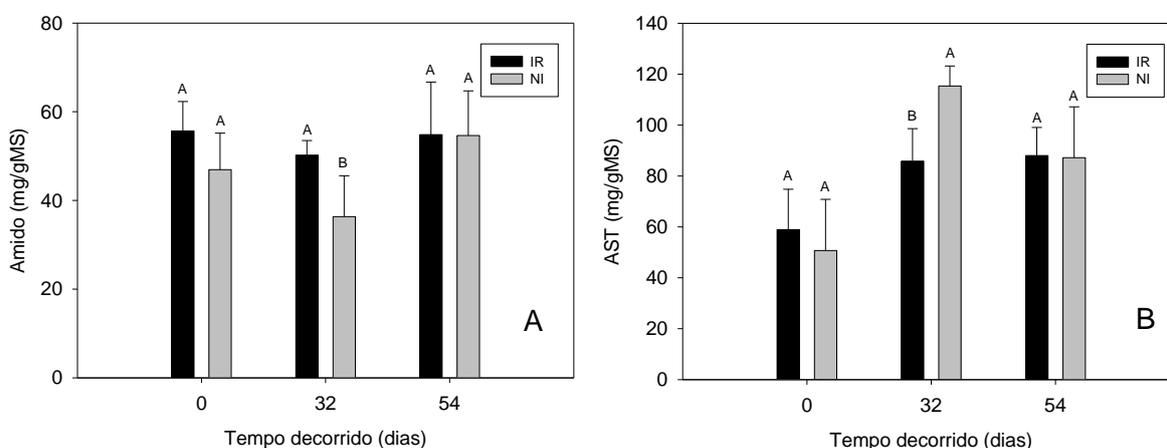


Figura 6- Teores de carboidratos totais, amido e açúcares solúveis (AST) em folhas de plantas jovens de *H. brasiliensis* (n=5). Os valores são médias. Letra iguais indicam ausência de diferença significativa entre os tratamentos pelo teste *t* ($P<0,05$).

Prolina

Na condição aclimatada (tempo 0), os tratamentos exibiram valores semelhantes da ordem de 1,0 a 1,5 mg/g MF. No entanto, no tratamento NI no tempo 32 verificou-se maiores concentrações de prolina, cerca de 5,5 vezes superior ao tratamento IR no mesmo período algo em torno de 8,5 mg/g MF. Quando quando reidratada o tratamento NI diminui as concentrações, se igualando ao tratamento IR (Figura 7).

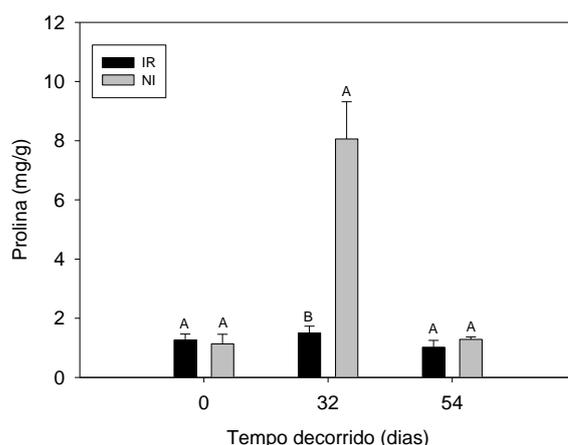


Figura 7- Concentrações foliares de prolina de plantas jovens de *H. brasiliensis* (n=5). Os valores são médias. Letra iguais indicam ausência de diferença significativa entre os tratamentos pelo teste *t* ($P < 0,05$).

DISCUSSÃO

Morfologia

Embora relatado em diversos trabalhos redução da área foliar de plantas sob estresse hídrico, com intuito da redução da transpiração, menor área receptora de luz, menor produção de biomassa foliar principalmente em plantas que apresentam deciduidade das suas folhas, como é o caso da seringueira (Chaves *et al.*, 2002; Conforto, 2008; Pinheiro e Chaves, 2011; Chen *et al.*, 2010; Scalon *et al.*, 2011), no presente estudo não foram verificadas alterações significativas na área foliar. Porém, verificou-se no tratamento NI acelerado processo de senescência e de abscisão das folhas, conforme pode ser visualizado na figura 8, e com posterior lançamento foliar. Nas folhas novas a possibilidade de implementações das mudanças foliares talvez seja mais efetivas do que nas folhas que iniciaram o experimento mesmo estas folhas exibindo diferentes estágios fenológicos.



Figura 8- Plantas jovens de *H. brasiliensis* a 32 dias sem irrigação.

Em contrapartida, quando se avaliou a AFE do tratamento NI, aos 32 dias, verificou-se considerando que, a AFE é a razão da superfície pela massa seca da folha. A superfície é a parte morfológica e a fitomassa o componente estrutural, ou seja, a composição interna, número e tamanho das células do mesofilo (Peixoto e Peixoto, 2009). Dessa forma, pode-se inferir que houve aumento do mesofilo por unidade de área foliar. Sendo o aumento da espessura do parênquima paliádico uma das respostas das plantas à deficiência hídrica (Marcelis *et al.*, 1998). Logo valores mais baixos de AFE significam folhas mais espessas,

que podem estar associadas a mecanismos para aumentar a eficiência no uso da água e, pode estar associada a um alto teor de nitrogênio, bem como elevado número de células do mesófilo (Wright et al., 1994; Craufurd et al., 1999).

Potencial hídrico foliar

Nesse estudo quando determinado o potencial hídrico no tratamento NI aos 32 dias, observou-se redução no Ψ_w foliar às seis da manhã, sendo mais acentuado ao meio-dia. A redução do Ψ_w foliar no decorrer do dia está ligada com o aumento da taxa de transpiração, que ocorre devido à alta demanda atmosférica entre as 12 e às 14 horas (Medina *et al.*, 1999).

Alguns autores pesquisando outras espécies arbóreas tropicais sob diferentes regimes de irrigação verificaram valores de potencial hídrico superiores aos do presente trabalho. Plantas jovens de acariquara (*Minuartia guianensis*) após 31 dias sem irrigação, atingiu -3,2 MPa (Liberato et al., 2006). Com andiroba (*Carapa guianensis*) neste mesmo regime atingiu -3,4 MPa, após 21 dias (Gonçalves et al., 2009). Em mogno (*Swietenia macrophylla*), após 20 dias de deficiência hídrica atingiram valores de -3,5 MPa (Cordeiro et al., 2009). Com castanheira (*Bertholletia excelsa*), após 58 dias sem irrigação, atingiu cerca de -4,0 MPa (Schimpl et al., 2011 *dados não publicados*). Em seringueira sob restrição hídrica após 11 dias, atingiu -3,0 MPa (Chen et al., 2010). Entretanto, no presente estudo, o potencial hídrico foi de -2,5 MPa, aos 32 dias sem irrigação. Por outro lado, estudo com vários clones de seringueira sob déficit hídrico, foram encontrados valores similares ao encontrados no presente estudo (Jinagool et al., 2015). Daí depreende-se que a espécie *H. brasiliensis* apresenta uma faixa relativamente ampla de clones com respostas funcionais ao estresse hídrico bastante diverso tanto em torno de exposição quanto os valores de Ψ_w .

Quanto à reidratação, é possível averiguar que após 22 dias, o tratamento NI já exibiu valores iguais, estatisticamente, de potencial hídrico nos dois horários avaliados quando comparado ao tratamento IR. Outro estudo com seringueira demonstrou recuperação foi mais rápida, com período de 3 a 5 dias as plantas já apresentam valores similares ao controle (Chen et al., 2010). Essa diferença pode ter ocorrido por diversos motivos, dentre eles pode-se citar, as condições do experimento e locais foram diferentes, as idades dos indivíduos (no presente estado as plantas estavam com 7 meses e no trabalho de Chen e colaboradores de 2010, 2 anos).

Desempenho fotossintético

Nesse estudo os valores da fotossíntese variaram de $0,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sob déficit hídrico a $8,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ quando hidratada, estes valores representam um aumento da fotossíntese em quase 2000% logo, sugere-se que a quantidade de água disponível influenciou

significativamente a fotossíntese, visto que, este parâmetro foi o primeiro (10 dias após a supressão da irrigação), a se diferenciar do controle, seguido da g_s e E . Diversos estudos relatam que a redução da A esta intimamente relacionada ao fechamento estomático (Flexas et al., 2004; Flexas et al., 2006; Costa e Marengo, 2007; Gonçalves et al., 2009). Ademais, essa redução da A , sob déficit hídrico, pode estar associada a danos no aparato fotossintético, redução na síntese de ATP, diminuição da atividade Ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase ou mesmo na taxa de regeneração da mesma e por conta da limitação estomática ao influxo de CO_2 (Flexas e Medrano, 2002).

Na medida em que o solo se torna seco, ocorre o aumento da força de retenção de água, dificultando a absorção pelas plantas, e ainda ocorre uma redução da disponibilidade de água no solo para as plantas. Somado a isso, quanto maior for à demanda evaporativa da atmosfera, maior será demanda de fluxo de água no sistema solo-planta-atmosfera (Santos e Carlesso, 1998). Por meio do potencial de água das folhas, ao qual indica seu estado energético, é possível explicar os fluxos de água nesse sistema (Bergonci et al., 2000). Sendo este um dos fatores que mais afetam o funcionamento dos estômatos (Costa e Marengo, 2007).

A seringueira apresenta o comportamento iso-hídrico (Ayutthaya et al., 2011), logo esta espécie parece apresentar eficiente controle estomático. Isso se evidencia quando avaliamos decréscimo deste parâmetro (g_s) até que a fotossíntese chegue a valores próximo a $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, acompanhada da redução do potencial hídrico, mais negativo (32 dias). É importante salientar que aos 25 dias com a condutância assumindo valores próximo a $0 \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a fotossíntese estava ainda com valores próximos a $2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 3). Além disso, a limitação estomática pode ser considerada uma estratégia da própria planta para evitar um aumento da transpiração (Sevanto *et al.*, 2014), e também para evitar o embolismo e cavitação no xilema (Brodribb et al., 2003; Chen et al., 2010).

Quanto à recuperação, pode-se verificar quando comparados a outros trabalhos que a seringueira apresentou recuperação intermediária, visto que ao ser reidratada os parâmetros de g_s e E foram aumentando e após 14 dias já retornaram ao patamar do tratamento IR. Uma vez que a fotossíntese retornou após 22 dias a condições similares ao tratamento IR. Com a castanheira verificou-se uma recuperação após 16 dias (Schimpl et al., 2011 *dados não publicados*). Mas por outro lado, plantas jovens de *M. guianensis* verificou-se uma recuperação após 4 a 6 dias (Liberato et al., 2006) e com *C. guianensis* exibiu uma recuperação em torno de 4 a 8 dias (Gonçalves et al., 2009).

Essa diferença de recuperação pode estar associada à redução do conteúdo de lipídeos (nas membranas celulares) ocasionada pelo estresse hídrico, sendo necessária a síntese de novo e a completa restauração das membranas celulares, o que pode ter levado um tempo maior para esse novo reestabelecimento e como consequência o retorno de um melhor desempenho fisiológico e metabólico (Pham Thi et al., 1990). Em relação à resposta mais rápida de recuperação da g_s , confirma a hipótese que o g_s atua de forma eficiente no controle de entrada de CO_2 , com o intuito de manter elevada a concentração interna de CO_2 (Lawlor, 2002).

Ao contrário do que se é relatado na literatura de que sob estresse hídrico ocorrem danos no aparato fotossintético (Flexas e Medrano, 2002) não foram verificados danos nas folhas de *H. brasiliensis*, pelos parâmetros determinados neste trabalho (F_v/F_m e PI_{abs}). Sendo este comportamento já relatado na literatura, onde sob estresse hídrico moderado não foram detectados decréscimo na atividade potencial do PSII (Baker, 1993; Sánchez-Rodríguez et al., 1999). Este comportamento também já foi relatado para duas espécies florestais amazônicas, onde não foram detectadas diferenças no período chuvoso e seco em relação à fotoquímica do fotossistema II (F_v/F_m) (Morais et al., 2007). Ou seja, se os parâmetros da eficiência quântica máxima do fotossistema (PS) II (F_v/F_m) estão em torno de 0,83 conforme relatado por Björkman e Demmig (1987), para folhas sálias, quer dizer que a energia absorvida pelas moléculas de clorofila, dos complexos coletores de luz esta sendo direcionado para as etapas fotoquímicas e/ou o excesso está sendo dissipado na forma de calor ou remetido na forma de fluorescência (Govindjee, 2004). Já o índice de desempenho ou índice de vitalidade (PI_{abs}) é considerado o parâmetro mais completo para avaliação do fotossistema II em situações de estresse. Ele considera a absorção de energia, captura de energia de excitação bem como a conversão de energia dessa excitação para o transporte de elétrons (Srivastava et al., 1999; Christen et al., 2007). Logo, é possível verificar que não houve alterações significativas, visto que este parâmetro foi semelhante durante todo o período de avaliação quando comparado o tratamento NI com o tratamento IR, estes valores foram na ordem de 0,84 e também de 0,84 (média geral da razão F_v/F_m) respectivamente, quanto PI_{abs} de 4,2 e 4,4, respectivamente.

Quanto a EUA, foi verificado aumento a 25° dias sem irrigação no tratamento NI e também na EIUA a partir de 25 e 32° dias. Resultados semelhantes já foram relatados na literatura e podem ser explicados pela redução mais evidente em g_s e de E , do que na A (Prado et al., 1994; Rocha e Moraes, 1997; Liberato et al., 2006).

Pigmentos cloroplastídicos

Diversos trabalho relatam o ajustamento dos pigmentos cloroplastídicos nas plantas sob deficiência hídrica (Manivannan et al., 2007; Jalleel et al., 2009; Anjum et al., 2011; Rivas et al., 2013, Medeiros et al., 2015; De Moura et al., 2016). Isso normalmente acontece devido a danos oxidativos, porém as plantas sintetizam antioxidantes, como exemplo os carotenoides, que favorece a produção de enzimas como a peroxidase (Egert e Tevini, 2002; Jalleel et al., 2009). Em seringueira (clone GT1) sob deficiência hídrica, ocorreram modificações nos teores de pigmentos e carotenoides, sendo essas alterações consideradas um indicativo de que a integridade do cloroplasto tinha sido quebrada (Wang, 2014). Entretanto, no presente trabalho no tratamento NI aos 32 sem irrigação, não foram identificadas alterações significativas no conteúdo de clorofila medida pelo SPAD, bem como nos teores de clorofila a, b, carotenoides, clorofila total, razão clorofila a / clorofila b e razão clorofila total / carotenoides. Isto pode ser indicativo de estabilidade do processo fotossintética, mesmo sob estresse hídrico severo, não desestruturou de forma significativa os valores de Fv/Fm e Φ PSII, bem como as concentrações de pigmentos para o clone estudado (RRIM 600) (Galle et al., 2009).

Açúcares solúveis totais, amido foliares e prolina

Com a intensificação do déficit hídrico diversos eventos fisiológicos são induzidos, além dos já citados como fechamento estomático, redução da transpiração e menor fotossíntese (Bonal et al., 2000; Miranda et al., 2005; Sevanto et al., 2014), ocorre também o ajustamento osmótico, que são ajustes necessários para manter o potencial hídrico bem como a turgescência celular em níveis adequados. Esses processos são possíveis quando ocorre o acúmulo de solutos orgânicos de baixo peso molecular no citosol, dentre eles destacam-se os açúcares solúveis, prolina e aminoácidos livres (Nepomuceno et al., 2001; Anjun et al., 2011).

Normalmente, sob deficiência hídrica ocorre à diminuição na concentração de amido para formar açúcar solúvel (Kramer e Boyer, 1995). Os resultados do presente trabalho corroboram com esta afirmação, visto que o tratamento NI aos 32 dias sem irrigação foi acompanhado de diminuição de amido em contrapartida, houve aumento na concentração de açúcar solúvel (sacarose, glicose, frutose, como exemplo). O consumo de amido (rafinose e sorbitol, como exemplo) e acúmulo ou manutenção de açúcar solúvel são importantes para fornecer carbono para a manutenção dos processos celulares e sobrevivência (Mitchell et al., 2013), bem como para a proteger o aparato fotossintético de acúmulo espécies reativas de oxigênio (Krasensky e Jonak, 2012; Jiménez et al., 2013). Resultado esse já observado para seringueira sob déficit hídrico, onde além do aumento na concentração de açúcar solúvel foi

verificado o aumento de prolina (Chen et al., 2010; Sanier et al., 2013). O aumento de prolina também foi observado no presente estudo.

O aumento da concentração da prolina esta relacionada à capacidade das de diminuir ao máximo seu Ψ_w e no caso das células das raízes conseguir extrair água do solo sob deficiência hídrica (Boyer, 1996), essa estratégia metabólica é considerada a primeira resposta das plantas para tentar reduzir as alterações hídricas nas células (Anjum et al., 2011). Uma inibição na síntese e maior degradação de proteínas levam o acúmulo de aminoácidos e aminas livres (Larcher, 2000). A prolina é um aminoácido que pertence à classe de pequenas moléculas soluto-compatíveis, que tem alta capacidade de ajustamento osmótico celular, porém não apresenta efeito prejudicial sobre enzimas ou outras moléculas no citoplasma, mesmo em altas concentrações (Lambers *et al.* 1998). Além disso, atua na regulação osmótica e contra os efeitos danosos produzidos por espécies reativas de oxigênio (Verbruggen; Hermans, 2008; Hartmann et al., 2013).

CONCLUSÕES

O clone RRIM 600 (*Hevea brasiliensis*) que é considerado altamente produtivo e os nossos resultados indicaram boa tolerância ao déficit hídrico, visto que as taxas fotossintéticas suportaram mais de 30 dias para se aproximarem do nível basal de assimilação de carbono quando a irrigação foi suspensa e não foram identificadas fotoinibição, bem como alterações nos teores de pigmentos cloroplastídicos, sugerindo que o clone apresenta eficiente proteção da maquinaria fotossintética. Ressalta-se também o eficiente controle estomático e diminuição AFE. Quanto às alterações metabólicas, foi possível observar queda nos teores de amido, e aumento nos teores de AST e de prolina que são muito importantes para a regulação osmótica. Quanto à reidratação, a seringueira exibiu recuperação intermediária levando mais de 20 dias para se recompor diante do estresse hídrico e a condutância estomática e a transpiração foram as variáveis a exibirem as respostas mais rápidas. Diante do exposto, pode-se concluir que o clone estudado possui tolerância ao estresse hídrico em termos de suportar a limitação gradativa de água, mas a recuperação ao estresse é relativamente lenta.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Anjum, S. A., Xie, X. Y., Wang, L. C., Saleem, M. F., Man, C., & Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6(9), 2026-2032

- Ayutthaya, S. I. N., Do, F. C., Pannangpetch, K., Junjittakarn, J., Maeght, J. L., Rocheteau, A., & Cochard, H. (2011). Water loss regulation in mature *Hevea brasiliensis*: effects of intermittent drought in the rainy season and hydraulic regulation. *Tree physiology*, 31(7), 751-762.
- Baker, N. R. (1993). Light-use efficiency and photoinhibition of photosynthesis in plants under environmental stress. *Smith JAC*, 8, 221-236.
- Bates, L. S., Waldren, R. P., & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil*, 39(1), 205-207.
- Bergonci, J. I., Bergamaschi, H., Berlato, M. A.; Santos, A. O. (2000). Potencial da água na folha como um indicador de déficit hídrico em milho. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 35(8), 1531-1540.
- Blackman, C.J., Brodribb, T.J., Jordan, G.J. (2009) Leaf hydraulics and drought stress: response, recovery and survivorship in four woody temperate plant species. *Plant, Cell & Environment*, 32, 1584–95.
- Bohnert, H. J., Nelson, D. E., & Jensen, R. G. (1995). Adaptations to environmental stresses. *The plant cell*, 7(7), 1099.
- Bonal, D., Barigah, T. S., Granier, A., & Guehl, J. M. (2000). Late-stage canopy tree species with extremely low $\delta^{13}\text{C}$ and high stomatal sensitivity to seasonal soil drought in the tropical rainforest of French Guiana. *Plant, Cell & Environment*, 23(5), 445-459.
- Boyer, J. S. (1996). Advances in drought tolerance in plants. *Advances in agronomy*, 56, 187-219.
- Cardoso, S. E., Freitas, T. A., Silva, D. D. C., Gouvêa, L. R., Gonçalves, P. D. S., Mattos, C. R., & Garcia, D. (2014). Comparison of growth, yield and related traits of resistant *Hevea* genotypes under high South American leaf blight pressure. *Industrial Crops and Products*, 53, 337-349.
- Chandrashekar TR (1997) Stomatal response of *Hevea* to atmospheric and soil moisture stress under dry subhumid climatic condition. *J Plant Crops* 25:146–151.
- Chaves, M. M., Flexas, J., & Pinheiro, C. (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of botany*, 103(4), 551-560.
- Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osório, M. L., & Pinheiro, C. (2002). How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of botany*, 89(7), 907-916.

- Chen, J. W., Zhang, Q., Li, X. S., & Cao, K. F. (2010). Gas exchange and hydraulics in seedlings of *Hevea brasiliensis* during water stress and recovery. *Tree Physiol*, 30(7), 876-885.
- Christen, D., Schönmann, S., Jermini, M., Strasser, R. J., & Défago, G. (2007). 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*, 60(3), 504-514.
- Cochard, H., Coll, L., Le Roux, X., & Améglio, T. (2002). Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut. *Plant physiology*, 128(1), 282-290.
- Conforto, E. C. (2008). Respostas fisiológicas ao déficit hídrico em duas cultivares enxertadas de seringueira ("RRIM 600" e "GT 1") crescidas em campo. *Ciência Rural*, 38(3), 679-684.
- Cordeiro, I.; Secco, R. *Hevea* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB22703>). Acesso em 28/10/2015.
- Cornic, G. (1994). Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. *Photoinhibition of photosynthesis*, 17, 297-313.
- Costa, G. D.; Marengo, R. A. (2007). Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). *Acta Amazonica*, 37(2), 229-234.
- Craufurd, P. Q., Wheeler, T. R., Ellis, R. H., Summerfield, R. J., & Williams, J. H. (1999). Effect of temperature and water deficit on water-use efficiency, carbon isotope discrimination, and specific leaf area in peanut. *Crop Science*, 39(1), 136-142.
- De Moura, A. R., Nogueira, R. J. M. C., da Silva, J. A. A., & de Lima, T. V. (2016). Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas jovens de *Jatropha curcas* L. sob diferentes regimes hídricos. *Ciência Florestal*, 26(2), 345-354.
- de Moura, A. R., Nogueira, R. J. M. C., da Silva, J. A. A., & de Lima, T. V. (2016). Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas jovens de *Jatropha curcas* L. sob diferentes regimes hídricos. *Ciência Florestal*, 26(2), 345-354.
- DuBois, M. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal chem*, 28, 350-356.
- Egert, M.; Tevini, M. (2002). Influence of drought on some physiological parameters symptomatic for oxidative stress in leaves of chives (*Allium schoenoprasum*). *Environmental and Experimental Botany*, 48(1), 43-49.

- Evans, J., & Poorter, H. (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, 24(8), 755-767.
- Ewers, B. E., Gower, S. T., Bond-Lamberty, B., & Wang, C. K. (2005). Effects of stand age and tree species on canopy transpiration and average stomatal conductance of boreal forests. *Plant, Cell & Environment*, 28(5), 660-678.
- FAO (2010) FAOSTAT. <http://www.faostat.fao.org/>
- FAO.Food And Agriculture Organization of the United Nations regional office for Asia and the Pacific (2011). Protection against South American leaf blight of rubber in Asia and the Pacific region. Bangkok.
- Ferreira, M. J.; Gonçalves, J. F.; Ferraz, J. B. 2012. Crescimento e eficiência do uso da água de plantas jovens de castanheira-da-amazônia em área degradada e submetida à adubação. *Ciência Florestal*, v. 22, n. 2, p. 393-401.
- Flexas, J., Bota, J., Galmes, J., Medrano, H., & Ribas-Carbó, M. (2006). Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum*, 127(3), 343-352.
- Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., & Sharkey, T. D. (2004). Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biology*, 6(03), 269-279.
- Flexas, J; Medrano, H. (2002). Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of botany*, 89(2), 183-189.
- Furtado, E. L., Menten, J. O., & Passos, J. R. (2008). South American leaf blight intensity evaluated in six clones of young and adult rubber trees in the Vale do Ribeira region, São Paulo state, Brazil. *Tropical Plant Pathology*, 33(2), 130-137.
- Galle, A., Florez-Sarasa, I., Tomas, M., Pou, A., Medrano, H., Ribas-Carbo, M.,; Flexas, J. (2009). The role of mesophyll conductance during water stress and recovery in tobacco (*Nicotiana sylvestris*): acclimation or limitation?. *Journal of Experimental Botany*, 60(8), 2379-2390.
- Gasparotto, L., Pereira, J.C.R. (2012). Doenças da seringueira no Brasil 2. ed. rev. e atual. – Brasília, DF : Embrapa, 255 p.
- Gonçalves, J. F.C., Silva, C. E. M., & Guimarães, D. G. (2009). Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. *Pesquisa agropecuária brasileira*, 44(1), 8-14.

- Gonçalves, P. S.; Cardoso, M.; Ortolani, A.A. (1990). Origem, variabilidade e domesticação da Hevea; uma revisão. *Pesq. agropec.bras., Brasftia*, 25(2):135-156.
- Govindjee, G. (2004). Chlorophyll a fluorescence: a bit of basics and history. *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*. Springer, Dordrecht, 1-42.
- Gratani, L. (2014). Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in botany*, p.1-17.
- Hartmann, H., Ziegler, W., & Trumbore, S. (2013). Lethal drought leads to reduction in nonstructural carbohydrates in Norway spruce tree roots but not in the canopy. *Functional Ecology*, 27(2), 413-427.
- Hendry, G. A. F.; Price, A. H. 1993. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: Hendry, G. A. F.; Grime, J. P. (Eds). *Methods in Comparative Plant Ecology*, Chapman & Hall, London, p. 148-152.
- Hu, H., & Xiong, L. (2014). Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops. *Annual review of plant biology*, 65, 715-741.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE. *Produção da Extração Vegetal e da Silvicultura*, v. 28, 2013.
- Jacob J, Annamalianathan K, Alam B, Sathik MBM, Thapliyal AP, Denvakumar AS (1999) Physiological constrains for cultivation of *Hevea brasiliensis* in certain unfavorable agroclimatic regions of India. *Indian J Nat Rubber Res* 12:1–16.
- Jaleel, C. A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, H. J., Somasundaram, R. A. & Panneerselvam, R. (2009). Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *Int J Agric Biol*, 11(1), 100-105.
- Jaleel, C.A., Manivannan, P.; Wahid, A.; Farooq, M.; Somasundaram, R.; Panneerselvam, R. (2009). Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *Int. J. Agric. Biol.*, 11: 100–105 .
- Jiménez, S., Dridi, J., Gutiérrez, D., Moret, D., Irigoyen, J. J., Moreno, M. A., & Gogorcena, Y. (2013). Physiological, biochemical and molecular responses in four *Prunus* rootstocks submitted to drought stress. *Tree Physiol*, 33, 1061-1075.
- Jiménez-Muñoz, J. C., Mattar, C., Barichivich, J., Santamaría-Artigas, A., Takahashi, K., Malhi, Y. & Van der Schrier, G. (2016). Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015–2016. *Scientific Reports*, 6
- Jiménez-Muñoz, J. C., Mattar, C., Barichivich, J., Santamaría-Artigas, A., Takahashi, K., Malhi, Y. & Van der Schrier, G. (2016). Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015–2016. *Scientific Reports*, 6

- Jinagool, W., Rattanawong, R., Sangsing, K., Barigah, T. S., Gay, F., Cochard, H., ... & Stéphane, H. (2015). Clonal variability for vulnerability to cavitation and other drought-related traits in *Hevea brasiliensis* Müll. Arg. *Journal of Plant Hydraulics*, 2, 001.
- Jong, M.; Leyser, O. (2012). Developmental plasticity in plants. In: Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology. Cold Spring Harbor Laboratory Press, p. 63-73.
- Katul, G. G., Palmroth, S., & Oren, R. A. M. (2009). Leaf stomatal responses to vapour pressure deficit under current and CO₂-enriched atmosphere explained by the economics of gas exchange. *Plant, cell & environment*, 32(8), 968-979.
- Kramer, P. J., & Boyer, J. S. (1995). *Water relations of plants and soils*. Academic press.
- Krasensky, J., & Jonak, C. (2012). Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *Journal of experimental botany*, 63(4), 1593-1608.
- Kumagai, T. O., & Porporato, A. (2012). Strategies of a Bornean tropical rainforest water use as a function of rainfall regime: isohydric or anisohydric?. *Plant, cell & environment*, 35(1), 61-71.
- Kumagai, T. O., Mudd, R. G., Giambelluca, T. W., Kobayashi, N., Miyazawa, Y., Lim, T. K Liu, W., Huang, M., Fox, J. M., Ziegler, A.D., Yin, S., Mak, S.V., Kasemsap, P. (2015). How do rubber (*Hevea brasiliensis*) plantations behave under seasonal water stress in northeastern Thailand and central Cambodia?. *Agricultural and Forest Meteorology*, 213, 10-22.
- Kunjet, S., Thaler, P., Gay, F., Chuntuma, P., Sangkhasila, K., & Kasemsap, P. (2013). Effects of drought and tapping for latex production on water relations of *Hevea brasiliensis* trees. *Kasetsart Journal: Natural Science, Bangkok*, 47(4), 506-515.
- Kursar, T. a., Engelbrecht, B.M.J., Burke, A., Tyree, M.T., El Omari, B., Giraldo, J.P. (2009) Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Functional Ecology*, 23, 93–102.
- Lambers, H., Chapin III, F. S., & Pons, T. L. (1998). Photosynthesis, respiration, and long-distance transport. In *Plant physiological ecology* (pp. 10-153). Springer New York.
- Larcher, W. *Ecofisiologia Vegetal*. São Carlos. Ed. Rima, 2006. 531 p.
- Lau, N. S., Makita, Y., Kawashima, M., Taylor, T. D., Kondo, S., Othman, A. S., Shu-Chien, A.C., & Matsui, M. (2016). The rubber tree genome shows expansion of gene family associated with rubber biosynthesis. *Scientific Reports*, 6.
- Lawlor, D. W. (2002). Limitation to Photosynthesis in Water-stressed Leaves: Stomata vs. Metabolism and the Role of ATP. *Annals of botany*, 89(7), 871-885.
- Li, Z., & Fox, J. M. (2012). Mapping rubber tree growth in mainland Southeast Asia using time-series MODIS 250 m NDVI and statistical data. *Applied Geography*, 32(2), 420-432.

- Liberato, A.L.; Brito, J.I.B. de. Influência de mudanças climáticas no balanço hídrico da Amazônia ocidental. *Revista Brasileira de Geografia Física*. v. 03, p. 170-180. 2010.
- Lichtenthaler, H.K.; Wellburn, A.R. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophyll a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, 591-603.
- Lopez, F. B.; Chauhan, Y.S.; Johansen, C. Effects of timing of drought stress on leaf area development and canopy light interception of short-duration pigeonpea. *Journal of Agronomy and Crop Science, California*, v. 178, n. 1, p. 1-7, 2008.
- Luke, L. P., Sathik, M. M., Thomas, M., Kuruvilla, L., Sumesh, K. V., & Annamalainathan, K. (2015). Quantitative expression analysis of drought responsive genes in clones of *Hevea* with varying levels of drought tolerance. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 21(2), 179-186.
- Manivannan P, Jaleel CA, Sankar B, Kishorekumar A, Somasundaram R, Alagu Lakshmanan GM, Panneerselvam R (2007). Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. *Colloids Surf. B: Biointerf.*, 59: 141-149.
- Marcelis, L. F. M., Heuvelink, E., & Goudriaan, J. (1998). Modelling biomass production and yield of horticultural crops: a review. *Scientia Horticulturae*, 74(1), 83-111.
- Marshall, J. D.; Monserud, R. A. (2003). Foliage height influences specific leaf area of three conifer species. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(1), 164-170.
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of experimental botany*, 51(345), 659-668.
- McDowell, N. G. (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant physiology*, 155(3), 1051-1059.
- Medeiros, M. J., Oliveira, D. S., Oliveira, M. T., Willadino, L., Houllou, L., & Santos, M. G. (2015). Ecophysiological, anatomical and biochemical aspects of in vitro culture of zygotic *Syagrus coronata*. *Trees*, 29(4), 1219-1233.
- Medina, C. L., Machado, E. C., & GOMES, M. D. M. D. A. (1999). Condutância estomática, transpiração e fotossíntese em laranjeira 'Valência' sob deficiência hídrica. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 11(1), 29-34..
- Mesquita, A. C., Oliveira, L. E. M., Cairo, P. A. R., & Viana, A. A. M. (2006). Sazonalidade da produção e características do látex de clones de seringueira em lavras, MG. *Bragantia*, 65(4), 633-639.
- Miranda, E. J., Vourlitis, G. L., Priante Filho, N., Priante, P. C., Campelo, J. H., Suli, G. S., & Shiraiwa, S. (2005). Seasonal variation in the leaf gas exchange of tropical forest trees in the

- rain forest–savanna transition of the southern Amazon Basin. *Journal of Tropical Ecology*, 21(04), 451-460.
- Mitchell, P. J., O'Grady, A. P., Tissue, D. T., White, D. A., Ottenschlaeger, M. L., & Pinkard, E. A. (2013). Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist*, 197(3), 862-872.
- Morais, R. R. D., Gonçalves, J. F. D. C., Júnior, S., Dünisch, O., & Santos, A. L. W. D. (2007). Chloroplastid pigment contents and chlorophyll a fluorescence in amazonian tropical three species. *Revista árvore*, 31(5), 959-966.
- Nepomuceno, A. L., Neumaier, N., Farias, J. R. B., & Oya, T. (2001). Tolerância à seca em plantas. *Bioteecnologia Ciência e Desenvolvimento*, 23, 12-8.
- Oren, R., Sperry, J. S., Katul, G. G., Pataki, D. E., Ewers, B. E., Phillips, N., & Schäfer, K. V. R. (1999). Survey and synthesis of intra-and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell & Environment*, 22(12), 1515-1526.
- Pandey, R., & Agarwal, R. M. (1998). Water stress-induced changes in proline contents and nitrate reductase activity in rice under light and dark conditions. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 4, 53-57.
- Passos, L. P. (1996). *Métodos analíticos e laboratoriais em fisiologia vegetal*. EMBRAPA-CNPGL. Coronel Pacheco, MG. 223 p.
- Peixoto, C. P.; Peixoto, M. F. S. P. (2009). Dinâmica do crescimento vegetal: princípios básicos. *Tópicos em Ciências Agrárias*, 38
- Pham Thi, A. T., Vieira Da Silva, J., & Mazliak, P. (1990). The role of membrane lipids in drought resistance of plants. *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques*, 137(1), 99-114.
- Pinheiro, C., & Chaves, M. M. (2011). Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data?. *Journal of experimental botany*, 62(3), 869-882.
- Pinheiro, C.; Chaves, M.M. 2011. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data?. *Journal of Experimental Botany*. v. 62, n. 3, p. 869-882.
- Prado, C. H. B. A., De Moraes, J. A. P. V.; De Mattos, E. A. (1994). Gas exchange and leaf water status in potted plants of *Copaifera langsdorffii*, 1: Responses to water stress. *Photosynthetica (Czech Republic)*.
- Priyadarshan, P. M. (2003). Contributions of weather variables for specific adaptation of rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell.-Arg) clones. *Genetics and molecular biology*, 26(4), 435-440.

- Priyadarshan, P. M., Hoa, T. T. T., Huasun, H., & De Gonçalves, P. (2005). Yielding potential of rubber (*Hevea brasiliensis*) in sub-optimal environments. *Journal of crop improvement*, 14(1-2), 221-247.
- Priyadarshan, P.M. 2011. Biology of Hevea rubber. Rubber Research Institute of India, Kottayam, Kerala, India. (<http://www.cabi.org/cabebooks/ebook/20113282803>). Acesso em 01/08/2015.
- Qiu, J. (2009). Where the rubber meets the garden: China's leading conservation centre is facing down an onslaught of rubber plantations. *Nature*, 457(7227), 246-248.
- Quero, J.L., Sterck, F.J., Martínez-Vilalta, J., Villar, R. (2011) Water-use strategies of six co-existing Mediterranean woody species during a summer drought. *Oecologia*, 166, 45–57
- Richardson, A.D.; Duigan, S.P.; Berlyn, G.P. 2002. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytologist*, 153: 185-194.
- Rivano, F., Mattos, C. R., Cardoso, S. E., Martinez, M., Cevallos, V., Le Guen, V., & Garcia, D. (2013). Breeding *Hevea brasiliensis* for yield, growth and SALB resistance for high disease environments. *Industrial Crops and Products*, 44, 659-670.
- Rivas, R., Oliveira, M. T., & Santos, M. G. (2013). Three cycles of water deficit from seed to young plants of *Moringa oleifera* woody species improves stress tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 63, 200-208.
- Rocha, A. D. S., & Moraes, J. A. P. V. (1997). Influência do estresse hídrico sobre as trocas gasosas em plantas jovens envasadas de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 9(1), 43-48.
- Sánchez-Rodríguez, J., Pérez, P.; Martínez-Carrasco, R. (1999). Photosynthesis, carbohydrate levels and chlorophyll fluorescence-estimated intercellular CO₂ in water-stressed *Casuarina equisetifolia* Forst. & Forst. *Plant, Cell & Environment*, 22(7), 867-873.
- Sangsing, K., Kasemsap, P., Thanisawanyangkura, S., Sangkhasila, K., Gohet, E., Thaler, P., & Cochard, H. (2004). Xylem embolism and stomatal regulation in two rubber clones (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). *Trees*, 18(2), 109-114.
- Sanier, C., Oliver, G., Clément-Vidal, A., Fabre, D., Lardet, L., & Montoro, P. (2013). Influence of Water Deficit on the Physiological and Biochemical Parameters of in vitro Plants from *Hevea brasiliensis* Clone PB 260. *Journal of Rubber Research*, 16(1), 61-74.
- Santos, R. F.; Carlesso, R. (1998). Water deficit and morphologic and physiologic behavior of the plants. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 2(3), 287-294.

- Santos Junior, U. M.; Gonçalves, J. F. C.; Feldpausch, T. R. (2006). Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 226(1), 299-309.
- Scalon, S. D. P. Q., Mussury, R. M., de Mello Euzébio, V. L., Kodama, F. M., & Kissmann, C. (2011). Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). *Ciência Florestal*, 21(4), 655-662.
- Schimpl, F. C.; Ferreira, M. J. Gonçalves, J. F. de C. 2011. Características biométricas, morfofisiológicas e bioquímicas de plantas jovens de castanha-da-amazônia (*Bertholletia excelsa* H. & B.) submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. Dados não publicados.
- Scholander, P. F., Hammel, H. T., Hemmingsen, E. A., & Bradstreet, E. D. (1964). Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 52(1), 119-125.
- Sevanto, S., McDowell, N. G., Dickman, L. T., Pangle, R., & Pockman, W. T. (2014). How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell & Environment*, 37(1), 153-161.
- Sittichai, S., & Sdoodee, S. (2014). Difference in physiological responses to water stress between two rubbers (*Hevea brasiliensis*) clones of RRIM 600 and RRIT. *Journal of Agricultural Technology*, 10(3), 743-754.
- Srivastava ,A., Strasser, R.J., Govindjee, 1999. Greening of peas: parallel measurements of 77 K emission spectra, OJIP chlorophyll a fluorescence transient, period four oscillation of the initial fluorescence level, delayed light emission, and P700. *Photosynthetica* 37,365- 92.
- Strasser, R. J., Tsimilli-Michael, M., Qiang, S., & Goltsev, V. (2010). 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 (BBA)-Bioenergetics*, 1797(6), 1313-1326.
- Turner, N. C. (1981). Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and soil*, 58(1), 339-366.
- Verbruggen, N., & Hermans, C. (2008). Proline accumulation in plants: a review. *Amino acids*, 35(4), 753-759.
- Vilagrosa, a., Morales, F., Abadía, A., Bellot, J., Cochard, H., Gil-Pelegrin, E. (2010) Are symplast tolerance to intense drought conditions and xylem vulnerability to cavitation coordinated? Na integrated analysis of photosynthetic, hydraulic and leaf level processes in two Mediterranean drought-resistant species. *Environmental and Experimental Botany*, 69, 233–242

Wang, L. F. (2014). Physiological and molecular responses to drought stress in rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). *Plant Physiology and Biochemistry*, 83, 243-249.

Wichitchonchai N, Manmuen S (1992) Yield of rubber in the North Eastern provinces. *Para Rubber Bull Thailand*. 12:81–101.

Wright, G. C., Rao, R. C., & Farquhar, G. D. (1994). Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in peanut under water deficit conditions. *Crop Science*, 34(1), 92-97.

CONCLUSÕES GERAIS

As plantas jovens de *Hevea brasiliensis* demonstraram ser uma espécie responsiva aos diferentes condições que foram submetidas. E que apresenta respostas distintas quanto à área foliar, respiração, concentração de pigmentos, fluorescência da clorofila *a*, visto que esses parâmetros foram alterados apenas sob estresse luminico. Quanto a não alteração da área foliar sob déficit hídrico pode estar associado a não avaliação de folhas novas. Ademais se verificou que inicialmente as plantas jovens de seringueira devem estar sob sombreamento moderado, visto no tratamento MI, houve 100% de sobrevivência, taxas fotossintéticas elevadas, bem como maior acúmulo de biomassa e crescimento. Quanto às repostas mais plásticas verificou-se que as variáveis fisiológicas são as mais responsivas e mais plásticas sob estresse luminico. Os indivíduos do clone RRIM 600 suportou 32 dias sem irrigação conseguindo se recuperar após 22 dias, com 100% de sobrevivência, e com eficiente controle osmótico. Logo se conclui que a espécie apresenta relativa plasticidade frente ao estresse luminico e hídrico.