



JOANA MESSIAS PEREIRA NOGUEIRA

**ANÁLISE SISTÊMICA DAS RESPOSTAS
FISIOLÓGICAS FOLIARES DE ESPÉCIES
SEMPRE-VERDES E DECÍDUAS À
DISPONIBILIDADE HÍDRICA**

LAVRAS - MG

2013

JOANA MESSIAS PEREIRA NOGUEIRA

**ANÁLISE SISTÊMICA DAS RESPOSTAS FISIOLÓGICAS FOLIARES
DE ESPÉCIES SEMPRE-VERDES E DECÍDUAS À DISPONIBILIDADE
HÍDRICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Fisiologia Vegetal, área de concentração em Ecofisiologia Vegetal, para a obtenção do título de Mestre.

Orientador

Dr. João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa

Coorientador

Dr. Gustavo Maia Souza

LAVRAS - MG

2013

**Ficha Catalográfica Elaborada pela Coordenadoria de Produtos e
Serviços da Biblioteca Universitária da UFLA**

Nogueira, Joana Messias Pereira.

Análise sistêmica das respostas fisiológicas foliares de espécies sempre-verdes e decíduas à disponibilidade hídrica / Joana Messias Pereira Nogueira. – Lavras : UFLA, 2013.

96 p. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2013.

Orientador: João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa.

Bibliografia.

1. Redes de conectância. 2. Índices de reflectância. 3. Trocas gasosas. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 581.10427

JOANA MESSIAS PEREIRA NOGUEIRA

**ANÁLISE SISTÊMICA DAS RESPOSTAS FISIOLÓGICAS FOLIARES
DE ESPÉCIES SEMPRE-VERDES E DECÍDUAS À DISPONIBILIDADE
HÍDRICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Fisiologia Vegetal, área de concentração em Ecofisiologia Vegetal, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 25 de Julho de 2013

Dra. Adriana Tiemi Nakamura UFLA

Dr. José Donizeti Alves UFLA

Dr. João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa
Orientador

LAVRAS - MG

2013

*Aos meus pais João Carlos e Maria Lucia e à minha irmã Alana pelo amor
incondicional e exemplos de vida, sem os quais eu nada seria*

DEDICO

AGRADECIMENTOS

“O caminho de cada um é feito pelos próprios passos, mas a beleza da caminhada depende dos que vão conosco” (Autor desconhecido). Por terem suavizado os obstáculos e contribuído com uma caminhada mais bela, sou eternamente grata:

A Deus por me permitir desfrutar desta vida maravilhosa com muito otimismo, determinação e coragem.

Aos meus pais João Carlos Pereira Nogueira e Maria Lucia Messias Nogueira pelo amor incondicional, preciosos conselhos e ensinamentos, total compreensão, apoio e incentivo, pelo companheirismo, carinho e presença constante em todas as etapas. Meus exemplos de vida, caráter, honestidade e determinação, sem os quais eu não teria lutado pelos meus sonhos.

À minha irmã Alana Messias Pereira Nogueira por sempre acreditar na realização dos meus sonhos, dando-me incentivo, torcida, apoio e coragem para prosseguir.

Ao meu professor-orientador Dr. João Paulo Rodrigues Delfino Barbosa por toda ajuda, paciência, atenção, incentivo, acessibilidade, importantes aprendizagens e valiosos conselhos nestes quatro anos de convívio, nos quais ganhei não só conhecimentos, crescimento pessoal e formação, mas também um grande amigo a quem devo grande parte da minha carreira acadêmica. E por ser exemplo de pessoa e profissional, cujos princípios seguirei por toda a vida.

Ao meu co-orientador prof^o Dr. Gustavo Maia Souza da Universidade do Oeste Paulista (UNOESTE) pela inquestionável dedicação, acompanhamento e atenção com as análises dos resultados deste trabalho, permitindo-me a “visão sistêmica” no caminho da fisiologia vegetal.

À Universidade Federal de Lavras pelas condições e infra-estrutura necessárias à minha formação profissional e a realização do experimento.

A todos os mestres, funcionários e colegas do Departamento de Biologia, principalmente aos do Setor de Fisiologia Vegetal que foram fundamentais para elevar meus conhecimentos científicos e por contribuírem para a realização deste projeto. Em especial, aos integrantes do Laboratório de Ecofisiologia Vegetal e Funcionamento de Ecossistemas (LEFE): Marcelo, Ane Marcela, Kamilla, Caio, Vanessa, Dani e João Paulo que me ajudaram nas fases experimentais, sem os quais seria muito mais difícil a viabilidade deste trabalho e que aliados ao Neto, Hugo, Alexis e Nayara formaram “a” equipe, com a qual compartilhei muita união, força de vontade e otimismo no trabalho, que levarei para o resto da vida.

A todos do laboratório de Ecofisiologia Vegetal da UNOESTE por terem sido tão prestativos e receptivos comigo.

Aos integrantes da banca Dr. José Donizeti Alves e Dr^a Adriana Tiemi Nakamura por terem aceitado meu convite e me apoiarem nesta “nova” forma de ver a área da pesquisa.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Científico (CNPq) pela concessão de minha bolsa de estudos e à Fundação de Amparo e Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo financiamento deste projeto.

“O que seria de nossa vida se não fossem os amigos [...] pessoas que entram em nossa vida para completar o que nos falta...” (Autor desconhecido):

Ao Alexis Matute, Danilo Pires, Luiz Renato Madeira, Iolanda Arantes, Raisia Bragança e Rafaela Ambrósio pela amizade verdadeira, apoio e torcida de longas datas. À Lívia Fonseca, Ruanny Correa e Luana Ruiz pelas conversas e desabafos diários que deixaram minha vida de mestrado mais leve. À Mariana Silva, Marcela Mendonça e Ana Cristina Silva pelos incríveis momentos e pelas melhores risadas. Enfim, aos familiares que acreditaram em mim e me apoiaram em mais uma concretização de um sonho.

RESUMO

As plantas em seu ambiente natural estão sujeitas a variações periódicas na disponibilidade hídrica, um dos principais estresses abióticos que afeta espécies dos neotrópicos, as quais apresentam processos complexos e distintos de respostas à seca, como a deciduidade. Objetivou-se compreender a estabilidade fisiológica de características foliares em espécies lenhosas sempre-verdes e decíduas frente à periodicidade da disponibilidade hídrica, através de uma análise sistêmica e por índices de reflectância espectral. Em casa de vegetação, foram realizados dois ciclos de deficiência hídrica (D) e dois de reirrigação na capacidade de campo (R) em indivíduos jovens de sempre-verdes (*Coffea arabica* e *Hymenaea courbaril*) e decíduas (*Tabebuia aurea* e *Eucalyptus urograndis*). Utilizou-se trinta indivíduos para cada tratamento: disponibilidade hídrica (Estresse-Recuperação) e sob capacidade de campo (Controle), realizando-se avaliações após 1, 5 e 12 dias do 1º D; 3, 8 e 13 dias da 1ª R; 3, 8 e 11 dias do 2º D e 3, 6 e 9 dias após a 2ª R, sendo avaliadas cinco amostras de cada tratamento por espécie. Monitorou-se características ambientais e se quantificou aspectos foliares de trocas gasosas, relações hídricas, pigmentos cloroplastídicos, fósforo e nitrogênio foliar, fluorescência e índices de reflectância foliar. Em cada tempo de avaliação, aplicou-se análise multivariada e foram calculados os valores de conectância global (Cg) de trocas gasosas e de relações hídricas. Aos doze dias do 1º D ocorreu perda da CgTotal com intensa queda foliar nas decíduas, enquanto que as sempre-verdes mantiveram maior homeostase. Nos ciclos de R, o Cafeeiro apresentou maior resiliência que o Jatobá. Com a progressão do déficit hídrico, as sempre-verdes estudadas apresentaram manutenção da estabilidade fisiológica, indicando a existência de processos de memória de resposta à seca. Esta estabilidade nas redes foi detectada pelo Índice de Diferença Normalizada (NDI) ($r = 0,926$, $p = 0,0239$) e Índice de Reflectância Fotoquímico (PRI) ($r = -0,881$, $p = 0,0421$) em Cafeeiro após cinco dias do 1º D e pelo PRI em Jatobá ($r = 1,00$, $p = 0,0167$) aos 11 dias do 2º D. Este estudo permitiu uma análise ampla de alguns aspectos fisiológicas relacionados com a deciduidade foliar em espécies nativas e cultivadas que passam pela sazonalidade na disponibilidade hídrica imposta pelo clima do Cerrado, fornecendo evidências científicas importantes para ampliar o conhecimento sobre os mecanismos ecológicos e respostas fisiológicas a eventos recorrentes de seca.

Palavras-chave: Redes de conectância. Índices de reflectância. Trocas Gasosas.

ABSTRACT

In their natural environment plants are subject to changes in water availability, a major abiotic stress affecting species of the neotropics, which have complex and distinct responses to drought as the deciduousness. This study aimed to understand the physiological stability of leaf traits of woody evergreen and deciduous species facing water availability through time, using systemic analysis and spectral reflectance indices. In the greenhouse, we performed two cycles of water deficit induction (D) followed by two rewatering at field capacity (R) in evergreens (*Coffea arabica* and *Hymenaea courbaril*) and deciduous (*Tabebuia aurea* and *Eucalyptus urograndis*) plantlets. Thirty plants were used per treatment: water availability (Stress in and Stress out), and under field capacity (Control), performing evaluations after 1, 5 and 12 days for the 1st D; 3, 8 and 13 days from the 1st R; 3, 8 and 11 days for the 2nd D and 3, 6 and 9 days after the 2nd R in five samples. The environmental characteristics of the greenhouse were monitored along the experimental period and we quantified aspects of leaf gas exchange, water relations, leaf pigments, phosphorus and nitrogen, chlorophyll fluorescence and leaf reflectance indices. For each evaluation period, the data was analyzed by a principal component analysis and we calculated the total connectance (Cg) of the gas exchange and water relations networks. At the 12th day of the 1st D we observed the total loss of the CgTotal with intense leaf fall in deciduous species, while evergreen maintained higher homeostasis. In the R cycles, the Coffee plants showed greater resilience than Jatoba individuals. With the progression of drought, the studied evergreens showed processes of physiological stability, indicating that memory processes may be present in response to drought. This stability in the network was detected by the Normalized Difference Index (NDI) ($r = 0,926$, $p = 0,0239$) and Photochemical Reflectance Index (PRI) ($r = -0,881$, $p = 0,0421$) after five days in Coffee 1st D and the PRI in Jatoba ($r = 1,00$, $p = 0,0167$) at 11 days of the 2nd D. This study allowed a broad analysis of some physiological aspects linked with leaf deciduousness in native and cultivated species facing the seasonality of water availability of the Cerrado, providing scientific evidences to expand the knowledge about the ecological mechanisms and physiological response to recurring drought events.

Keywords: Network connectance. Reflectance indices. Gas Exchange.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1	Porcentagem da variância total explicada pela primeira componente principal (PC1) obtida por análises de componentes principais (PCAs).....	41
Figura 2	Módulo e sentido dos autovetores do eixo da primeira componente principal (PC1) obtidos por análises de componentes principais (PCAs).....	43
Figura 3	Representação esquemática das redes de conectância global de trocas gasosas (TG), relações hídricas (RH) e da total.....	54
Figura 4	Valores de conectância global das redes de trocas gasosas (A), de relações hídricas (B) e total (C) dos indivíduos de espécies sempre-verdes e decíduas submetidos a dois ciclos de suspensão da rega e dois de reirrigação.....	55

APÊNDICE A

Figura 1	Valores de temperatura do substrato (°C) ao longo de 45 dias de experimento nos meses de julho a agosto de 2012.....	75
Figura 2	Valores de umidade volumétrica do substrato ($m^3.m^{-3}$) de Cafeeiro (A) e Jatobá (C) ao longo de 45 dias de experimento e de Ipê (B) e Eucalipto (D) nos cinco primeiros dias de experimento nos meses de julho a agosto de 2012.....	76
Figura 3	Curva de retenção da água ($kg.kg^{-1}$) do substrato composto por mistura de latossolo vermelho e areia na proporção 3:2.....	77

Figura 4	Valores de temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$) ao longo de 45 dias de experimento nos meses de julho a agosto de 2012. As linhas contínuas indicam valores de desvio-padrão (2σ) máximos (linha superior) e mínimos (linha inferior), enquanto que a linha tracejada são valores de mediana78	78
Figura 5	Valores de umidade relativa do ar (%) ao longo de 45 dias de experimento nos meses de julho a agosto de 2012. As linhas contínuas indicam valores de desvio-padrão (2σ) máximos (linha superior) e mínimos (linha inferior), enquanto que a linha tracejada são valores de mediana79	79
Figura 6	Valores médios de déficit de pressão de vapor (kPa) ao longo de 45 dias de experimento nos meses de julho a agosto de 2012. As linhas contínuas indicam valores de desvio-padrão (2σ) máximos (linha superior) e mínimos (linha inferior), enquanto que a linha tracejada são valores de mediana80	80
Figura 7	Valores de irradiância global (W.m^{-2}) ao longo de 45 dias de experimento nos meses de julho a agosto de 2012. As linhas contínuas indicam valores de desvio-padrão (2σ) máximos (linha superior) e mínimos (linha inferior), enquanto que a linha tracejada são valores de mediana81	81

APÊNDICE B

- Figura 1 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) em todas as espécies estudadas após um dia de suspensão hídrica. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos de Jatobá..... 82
- Figura 2 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) em todas as espécies estudadas após um dia de suspensão hídrica. Os losangos representam as amostras de Ipê e os quadrados de Eucalipto 83
- Figura 3 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) em todas as espécies estudadas após cinco dias de suspensão hídrica. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos de Jatobá..... 84

- Figura 4 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) em todas as espécies estudadas após cinco dias de suspensão hídrica. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro, os triângulos de Jatobá, os losangos de Ipê e os quadrados de Eucalipto 85
- Figura 5 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após doze dias de suspensão hídrica. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá..... 86
- Figura 6 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após três dias de reirrigação. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá..... 87

- Figura 7 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após oito dias de reirrigação. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá.....88
- Figura 8 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após treze dias de reirrigação. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá.....89
- Figura 9 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após três dias de suspensão hídrica. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá.....90
- Figura 10 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após oito dias de suspensão hídrica. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá.....91

- Figura 11 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após onze dias de suspensão hídrica. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá.....92
- Figura 12 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após três dias de reirrigação. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá.....93
- Figura 13 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após seis dias de reirrigação. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá.....94
- Figura 14 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após nove dias de reirrigação. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá.....95

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Autovalores mais importantes (método de <i>Broken-Stick</i>) do eixo da primeira componente principal realizada para as características fisiológicas medidas nos tratamentos de Controle e sob um dia de déficit hídrico nas espécies de Ipê e Eucalipto	43
Tabela 2	Autovalores mais importantes (método de <i>Broken-Stick</i>) do eixo da primeira componente principal realizada para as características fisiológicas medidas nos tratamentos de Controle e sob cinco dias de déficit hídrico nas espécies de Ipê e Eucalipto.....	45
Tabela 3	Quantificação da frequência dos autovalores com maior nível de importância das variáveis fisiológicas medidas nos ciclos de D e R.....	52
Tabela 4	Valores dos coeficientes de correlação de redes de conectância de trocas (TG), relações hídricas (RH) e a taxa de fotossíntese líquida (A) com os índices de reflectância de Diferença Normalizada (NDI) e Fotoquímico (PRI) dos indivíduos de Cafeeiro, Jatobá, Ipê e Jatobá, submetidos a duas suspensões hídricas (1° e 2° D)	60

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	18
2	REFERENCIAL TEÓRICO	20
2.1	Plantas sob déficit hídrico	20
2.2	Paisagens do Domínio Cerrado	22
2.3	Plantas como sistemas complexos	24
2.4	Estudo de redes fisiológicas	26
2.5	Detecção da estabilidade fisiológica por índices de reflectância	27
3	MATERIAL E MÉTODOS	29
3.1	Material vegetal	29
3.2	Esquema experimental	30
3.3	Caracterização ambiental	31
3.3.1	Monitoramento de características do substrato	31
3.3.2	Monitoramento de características da atmosfera	32
3.4	Avaliação de características foliares	33
3.4.1	Trocas gasosas	34
3.4.2	Relações hídricas e quantificação da área foliar específica	35
3.4.3	Pigmentos cloroplásticos e nutrientes foliares	36
3.4.4	Fluorescência e reflectância	37
3.5	Análise de dados	38
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	40
4.1	Identificação de variáveis mais importantes na definição das respostas foliares à disponibilidade hídrica	40
4.2	Modulações temporais da rede de respostas foliares à disponibilidade hídrica	53
4.3	Monitoramento da estabilidade do sistema de respostas foliares à disponibilidade hídrica através de índices de reflectância	58
5	CONCLUSÕES	62
	REFERÊNCIAS	64
	APÊNDICES	75

1 INTRODUÇÃO

As plantas estão continuamente sujeitas às variações físicas, químicas e bióticas em seu ambiente natural, as quais impõem diferentes formas de estresse que afetam o seu funcionamento e produção. Contudo, estes organismos podem ajustar, de forma dinâmica, as suas redes de respostas às variações ambientais em diferentes níveis organizacionais e escalas de tempo, garantindo a capacidade adaptativa e sobrevivência mesmo sob condições adversas.

Entender como ocorrem as modulações das redes fisiológicas frente às variações temporais de fatores abióticos, de forma a manter o sistema vegetal estável, tem sido um desafio. Primeiramente, além de permitir a sobrevivência da espécie, a manutenção da estabilidade fisiológica frente a variações do meio no tempo, é fundamental ao incremento da produção vegetal e à conservação de recursos naturais em cenários atuais de mudanças climáticas e ambientais. Assim, esse conhecimento pode trazer inovações significativas para as práticas de manejo de sistemas agrícolas e naturais, bem como definir direções de programas de melhoramento vegetal e transformação de plantas. Em segundo lugar, o desafio é analisar e quantificar, no tempo, as respostas em rede, considerando a sua complexidade e dinâmica de reorganização interna e tolerância a fatores de estresse, que proporcionam a estabilidade fisiológica do sistema vegetal. Finalmente, devem-se desenvolver formas de monitoramento da estabilidade das redes fisiológicas em tempo real, que sejam de baixo custo e não destrutivas.

Para atingir estas metas, é necessário adotar abordagens que focam na complexidade dos diferentes mecanismos de respostas da vegetação e sua interação com o ambiente. Dessa maneira, estudos que associam variações nos índices de reflectância foliar a informações das redes de respostas de crescimento vegetal, relações hídricas e trocas gasosas, podem permitir a correta

identificação dos mecanismos capazes de conferir estabilidade funcional ao sistema vegetal ao longo do tempo em condições recorrentes de estresse.

Dentre as condições abióticas que periodicamente impõem desafios a espécies tropicais, os eventos de seca merecem destaque, pois interferem diretamente na produtividade e funcionamento do vegetal. Nestas condições, os ecossistemas terrestres naturais ou cultivados no Cerrado, por exemplo, estão sujeitos anualmente aos efeitos da deficiência hídrica imposta pela sazonalidade da precipitação, trazendo importantes consequências econômicas e ecológicas. Apesar de ser um domínio bastante estudado quanto à sua formação florestal, pouco se conhece sobre os diferentes mecanismos de respostas que conferem a estabilidade das redes fisiológicas de sua vegetação frente à restrição hídrica sazonal.

Diante disso, objetivou-se identificar a dinâmica temporal das respostas foliares que conferem a estabilidade dos processos fisiológicos de espécies lenhosas sempre-verdes e decíduas típicas ou cultivadas no domínio Cerrado frente à disponibilidade hídrica, através de uma análise sistêmica. Além disso, verificar se os índices de reflectância espectral são capazes de detectar a estabilidade fisiológica destes tipos funcionais, podendo ser utilizados como alternativa eficiente para monitoramento temporal da homeostase da vegetação.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Plantas sob déficit hídrico

Em seu ambiente natural, as plantas estão sujeitas a variações bióticas e abióticas, responsáveis por muitas formas de estresse que afetam o funcionamento e a dinâmica do sistema vegetal em diferentes níveis organizacionais e de escalas de tempo.

O termo “estresse” em fisiologia vegetal, apesar de controvérsias, pode ser definido por qualquer condição adversa do ambiente que afeta o metabolismo, crescimento ou desenvolvimento das plantas e que compromete a sobrevivência da espécie a longo prazo (LICHTENTHALER, 1996; SOUZA; CARDOSO, 2003). A influência dos estresses sobre a fisiologia da planta depende de sua duração, intensidade e frequência de ocorrência, características que estão relacionadas diretamente ao aspecto temporal das variações do meio.

Dentre os estresses abióticos que acometem as plantas, o déficit hídrico é um dos mais estudados, sendo reconhecidamente responsável pela redução na produção vegetal por afetar processos na planta em diferentes níveis, desde a expressão de genes a efeitos na fotossíntese e nos padrões de alocação de biomassa (JALEEL et al., 2009; PASSIOURA, 1994; PINHEIRO; CHAVES, 2011; SATO et al., 2010).

As primeiras respostas fisiológicas ao déficit hídrico envolvem a perda de turgor celular e conseqüentemente redução no crescimento vegetal, fazendo com que haja uma diminuição no teor relativo de água e no potencial hídrico da planta. Estas alterações de estado hídrico vegetal limitam o metabolismo do carbono e nitrogênio através do fechamento estomático (YORDANOV; VELIKOVA; TSONEV, 2003). Este controle estomático é induzido pela ação do fitohormônio ácido abscísico (ABA) e diminui a perda de água e a entrada de

carbono atmosférico na célula vegetal, além de promover o controle térmico interno (BHARGAVA; SAWANT; 2012).

Dependendo do tempo de exposição e da intensidade do estresse, ocorre uma limitação metabólica pela baixa produção de energia na forma de ATP, inibição das enzimas do ciclo de Calvin e redução da regeneração de ribulose 1-5 bisfosfato (RuBP), podendo provocar estresse oxidativo pela produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) (BERTOLLI; RAPCHAN; SOUZA, 2012; LAWLOR; TEZARA; 2009; PARRY et al., 2002; BHARGAVA; SAWANT; 2012). Para contrapor este efeito oxidativo, as plantas possuem as clorofilas e os carotenóides como mecanismos antioxidantes não-enzimáticos de proteção do aparato fotossintético (BHARGAVA; SAWANT; 2012), além de antocianinas que auxiliam na fotoproteção foliar. Desta maneira, variações nos teores destes pigmentos foliares ao longo do tempo resultam em alterações na resposta espectral determinada pela absorvância, transmitância e reflectância da vegetação a diferentes comprimentos de onda (SIMS; GAMON, 2002; RYU et al. 2010), podendo indicar o estado fisiológico das plantas em um dado momento (WU et al., 2009).

Além disso, uma seca severa pode deixar a vegetação mais suscetível a outros estresses e ao ataque de patógenos e pragas, comprometendo desta maneira a produção vegetal.

Apesar do dano potencial gerado pelo déficit hídrico e outros estresses, as plantas apresentam alta capacidade de responderem às variações do meio por diferentes estratégias, dentre os quais a deciduidade foliar se destaca como sendo o somatório de diversos processos fisiológicos foliares. Os mecanismos presentes em plantas decíduas resultam na perda das folhas quando as condições climáticas se tornam desfavoráveis, evitando assim os custos de manutenção e contraposição ao estresse (GIVNISH, 2002; KLOEKE et al., 2012). Enquanto que as espécies sempre-verdes modulam seus mecanismos internos de maneira a

manter a funcionalidade da parte aérea frente a condições adversas, amortizando os custos de manutenção e mantendo ganhos líquidos de carbono (HARRISON et al., 2010; KLOEKE et al., 2012; REICH et al., 1995).

Essas diferentes estratégias de respostas das plantas a fatores de estresse se devem a uma complexidade de processos integrados no tempo e espaço de diferentes níveis de organização para manutenção da estabilidade do funcionamento das plantas em condições adversas (BLUM, 1996; BARBOSA et al., 2012; UNITED NATIONS ENVIRONMENT PROGRAMME, UNEP, 2009).

2.2 Paisagens do Domínio Cerrado

O domínio vegetacional do Cerrado brasileiro, um dos hotspots mundiais de biodiversidade (MYERS et al., 2000; SILVA; BATES, 2002) é um mosaico de formações vegetais (COUTINHO, 1990), cujo papel como fixador de carbono vem sendo discutido pelos cientistas (UNEP, 2009).

As espécies nativas e cultivadas no domínio Cerrado, que integra parte significativa da paisagem de Minas Gerais, estão sujeitas anualmente ao efeito da deficiência hídrica imposta pela sazonalidade da precipitação nos meses de maio a setembro (KLINK; MACHADO, 2005; MARENGO, 2008) e à ocorrência de eventos de *El Niño* que causam invernos mais quentes e secos na região a nível interanual (MARENGO; VALVERDE, 2007).

Dentre as espécies típicas, a *Hymenaea courbaril* L. e a *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore são de grande interesse econômico-cultural e abundantes em fragmentos do sul de Minas Gerais, sendo a primeira uma espécie sempre-verde e a segunda uma espécie decídua (CARVALHO FILHO et al., 2003; OLIVEIRA; SCHLEDER; FAVERO, 2006). A espécie *Hymenaea courbaril* L. é pertencente à subfamília Caesalpinioidea da

família Fabaceae, sendo conhecida principalmente pelo nome Jatobá, apresentando porte arbóreo que pode atingir de 10 a 20 m de altura. É uma espécie característica de Floresta Estacional Semidecídua, presente em muitos domínios vegetacionais como Matas de galerias, Florestas tropicais e principalmente no Cerrado (CARVALHO; OLIVEIRA-FILHO; VILELA, 1999; LORENZI, 2002). Suas folhas são compostas, pecioladas, bifoliadas e com disposição alterna (COSTA; SOUZA; SOUZA, 2011). Por se tratar de uma espécie de fácil multiplicação, é amplamente utilizada em reflorestamentos heterogêneos. Seu produto mais comercializado é a madeira para a produção de móveis e construções externas, bem como suas sementes e frutos potencialmente importantes para uso comercial e medicinal (FRANCIS, 1990; LORENZI, 2002).

Já a espécie *Tabebuia aurea* é pertencente à família Bignoniaceae e conhecida por Ipê-amarelo-do-cerrado. Sua ocorrência se estende desde o Cerrado e Floresta Pluvial Atlântica a áreas de Pantanal, Caatinga, e Amazônia, onde são menos frequentes (LORENZI, 2002). É uma espécie de porte arbóreo que pode atingir de 12 a 20 m de altura, com característica de planta heliófila e decídua, com presença de folhas compostas e pecioladas (CABRAL; BARBOSA; SIMABUKURO, 2004). Esta espécie possui múltiplas utilidades na construção civil, na medicina popular e ornamentação, sendo indicada para trabalhos de reflorestamentos, arborização e paisagismo (CABRAL; BARBOSA; SIMABUKURO, 2004; LORENZI, 2002).

Outras espécies amplamente cultivadas de Minas Gerais em áreas de abrangência do domínio Cerrado são a *Coffea arabica* L. e a *Eucalyptus* sp., as quais apresentam alto valor econômico aos agrossistemas da paisagem e grande interesse ecológico em sistemas agroflorestais. A espécie *Coffea arabica* L. ou simplesmente Café arábica é do tipo perene e de porte arbustivo, pertencente à família Rubiaceae (DaMATTA, 2004). Apresenta folhas simples, pareadas,

ovais e com disposição oposta. O Brasil é o maior produtor mundial de café com cerca de 30 % da produção mundial, sendo *Coffea arabica* a principal espécie produtora, responsável por 79,5% da produção nacional no ano de 2007 (COMPANHIA NACIONAL DO ABASTECIMENTO, CONAB, 2008; FIALHO et al., 2010). A produção em Minas Gerais responde por 50,7 % com 40 % desta produção realizada no domínio do Cerrado (CONAB, 2011).

O gênero *Eucalyptus* sp. possuindo mais de 700 espécies adaptadas a diversas condições de clima e solo (LIMA, 1996), é conhecido por Eucalipto. Pertencente à família Myrtaceae, o gênero engloba indivíduos de porte arbóreo que podem atingir de 45 a 55 m de altura. São importantes economicamente, sendo a espécie *E. grandis* uma das mais utilizadas para a produção de madeira e a *E. urophylla* na produção de celulose visando a fabricação de papel (INSTITUTO DE PESQUISAS E ESTUDOS FLORESTAIS, 2013).

2.3 Plantas como sistemas complexos

Um sistema, de acordo com a definição clássica, consiste de “um todo indefinido com componentes independentes, regularmente interagindo” (BEGON, TOWNSEND; HARPER, 2006; ODUM, 1996). As plantas como sistemas biológicos expostos a múltiplas perturbações ambientais são considerados sistemas complexos abertos, ou seja, compostos de muitos elementos e/ou subsistemas diferentes que se relacionam de forma não-linear no tempo e no espaço e estão continuamente interagindo com o ambiente (SOUZA; BUCKERIDGE, 2004). Destas interações podem emergir uma complexa rede de respostas com capacidade potencial de modulação dos processos regulatórios, os quais garantem o funcionamento e sobrevivência do sistema vegetal (SOUZA; MANZATTO, 2000; SOUZA; BUCKERIDGE, 2004; SOUZA; PINCUS; MONTEIRO, 2005).

Nesta perspectiva, Amzallag (2001) descreve que as abordagens clássicas de avaliação dos processos biológicos, através de análises dos valores médios de uma variável, consideram as respostas da vegetação frente às variações do meio de forma pontual e unidimensional, não explicando de forma realista o efeito do tratamento imposto sobre as mudanças nos padrões morfofisiológicos das plantas.

De forma geral, uma perturbação ambiental imposta a um sistema vegetal pode resultar em pequenas variações sobre os processos fisiológicos, sem alterar o seu estado original (DAMINELLI; SOUZA, 2008). Desta maneira, os sistemas vegetais podem modular suas redes de respostas fisiológicas para manter a dinâmica dos processos responsáveis pelo funcionamento e sobrevivência à variabilidade ambiental, ou seja, manter sua estabilidade interna em função dos fatores externos. Portanto, a estabilidade fisiológica está envolvida tanto com a manutenção da homeostase quanto à resistência e resiliência deste sistema em condições adversas (CAMARGO-BORTOLIN et al., 2008; SOUZA; BUCKERIDGE, 2004).

O termo homeostase é dado aos mecanismos envolvidos no processo regulatório interno de manutenção do equilíbrio estacionário do sistema vegetal (ODUM, 1996; SOUZA; BUCKERIDGE, 2004; SOUZA et al., 2009), essencial à sobrevivência. Enquanto que a resistência é tratada pela capacidade que o sistema vegetal tem de suportar as condições de perturbação ambiental, mantendo seu padrão de organização frente a fatores extremos (CUMMING; COLLIER, 2005).

Já o conceito de resiliência tem sido usado com várias definições (HOLLING, 1973; 2001; CARPENTER et al., 2001), mas de modo geral, é a capacidade de reorganização do sistema vegetal diante de condições adversas, refletindo a capacidade de retornar às condições próximas ao seu estado inicial após a retirada do estresse (CAMARGO-BORTOLIN et al., 2008; SOUZA;

OLIVEIRA; CARDOSO, 2004) e o grau em que o sistema pode construir e aumentar a sua capacidade de aprendizagem e de adaptação (CARPENTER et al., 2001).

2.4 Estudo de redes fisiológicas

Recentemente, alguns estudos com enfoque na resposta de plantas ao estresse têm abordado o tema através de análises multivariadas e de rede, a fim de verificar como as respostas fisiológicas são moduladas pelas variações do ambiente (DAMINELLI; SOUZA, 2008; BERTOLLI; RAPCHAN; SOUZA, 2012; SATO et al., 2010; SOUZA; OLIVEIRA; CARDOSO, 2004; SOUZA; AIDAR; OLIVEIRA, 2004; SOUZA; RIBEIRO; PINCUS, 2004; SOUZA et al., 2005; SOUZA; PINCUS; MONTEIRO, 2005; SOUZA et al., 2005; 2009; VITOLO; SOUZA; SILVEIRA, 2012). Esses estudos têm trazido novas possibilidades de observação e interpretação de dados biológicos, permitindo uma maior aproximação da realidade complexa e dinâmica do sistema vegetal em condições adversas.

A interação entre as variáveis fisiológicas em uma rede é chamada conectância global do sistema (C_g) e pode ser avaliada através da normalização dos valores de coeficiente de correlação entre variáveis respostas, indicando o grau de interatividade dos componentes fisiológicos da rede (AMZALLAG, 2001; SOUZA et al., 2005). Altos valores de conectância indicam maior controle dos componentes na rede em estudo, já que uma maior interação das variáveis promove ajustes mais rápidos e precisos para fornecer uma resposta às variações ambientais (SOUZA; AIDAR; OLIVEIRA, 2004). Porém, esta maior integração pode desencadear maior propagação de oscilações na rede, reduzindo a homeostase (CSERMELY, 2006; THELLIER; LUTTGE, 2013).

Geralmente, o sistema biológico possui certa estabilidade em relação a perturbações ambientais, já que suas interações com o meio são tipicamente não-lineares e devido à plasticidade dos indivíduos que formam a comunidade, ou seja, uma modulação dos seus processos funcionais para manter a estabilidade dos sistemas até que fatores externos sejam capazes de superar este equilíbrio. Esta modulação é chave para a aclimação em curto prazo e à adaptação em maior escala de tempo, permitindo que um sistema seja mais ou menos vulnerável às variações do meio, o que garante o seu sucesso. Por isso, todo sistema biológico precisa ser capaz de manter seus processos funcionando coordenadamente de forma a conferir-lhes estabilidade, e assim possibilitar a manutenção da integridade ou identidade do sistema (SCHULTZ, 1996; SOUZA; AIDAR; OLIVEIRA, 2004).

2.5 Detecção da estabilidade fisiológica por índices de reflectância

As técnicas de espectrometria relacionadas à absorvância, transmitância e principalmente à reflectância espectral permitem a obtenção de índices que podem ser utilizados como indicadores do estado fisiológico das plantas, em diferentes níveis organizacionais (SERRANO; GONZÁLEZ-FLOR; GORCHS, 2010).

Alguns tipos de índices baseados nas características espectrais das folhas têm sido utilizados para estimativa dos teores de clorofilas [razão específica para a clorofila *a* (PSSRa) e diferença normalizada (NDI)] (SIMS; GAMON, 2002; WU et al., 2009) e na avaliação fotoquímica da fotossíntese (PRI) (IDE; NAKAJI; OGUMA, 2010; WU et al., 2009) de forma rápida, não destrutiva e a baixo custo. Estes índices associados aos dados de trocas gasosas, características bioquímicas e da estrutura da folha tem sido estudados com plantas de regiões temperadas em condições de estresse, em campo ou em casa de vegetação. E

ainda se discute quanto às limitações de uso em outras condições, como as estratégias de espécies de diferentes grupos funcionais em situação de estresse de regiões tropicais (FILELLA; PEÑUELAS, 1999; RICHARDSON; BERLYN, 2002).

Apesar das possíveis limitações do uso destes índices em condições tropicais, há uma possibilidade potencial de aplicação e monitoramento em tempo real do estado fisiológico de uma folha, de uma planta ou até comunidade vegetal (GRIFFITH; ALPERT; LOIK, 2010; HILKER et al., 2010). Contudo, poucos estudos foram conduzidos até o momento com espécies nativas de formações tropicais, como as do Cerrado ou espécies cultivadas.

A partir das informações obtidas através destes índices, associados aos dados das redes de respostas de crescimento vegetal e trocas gasosas, pode ser possível o monitoramento das influências do ambiente na fisiologia da planta, possibilitando identificar com maior precisão os mecanismos capazes de conferir estabilidade funcional ao sistema vegetal em condições de estresse.

3 MATERIAL E MÉTODOS

As atividades foram conduzidas em casa de vegetação na área experimental do Setor de Fisiologia Vegetal do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA), localizada no município de Lavras (21°13'40''S e 44°57'50''W GRW) da região sul do estado de Minas Gerais.

3.1 Material vegetal

O estudo foi realizado com espécies típicas do Cerrado do tipo funcional sempre-verde: Jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) e decídua: Ipê (*Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore), obtidas a partir de sementes coletadas de plantas matrizes de fragmentos de vegetação do domínio Cerrado na região sul de Minas Gerais. Estas sementes foram colocadas para germinar em bandejas contendo vermiculita e areia lavada na proporção de 1:1. A dormência tegumentar das sementes de Jatobá foi quebrada através de escarificação física, utilizando-se lixa.

Ao atingirem o estágio de um par de folhas primárias não-cotiledonares, as plantas de Jatobá e Ipê foram transplantadas para colunas de policloreto de vinila (PVC) com 40,0 cm de altura e 19,5 cm de diâmetro (12 L) e de 21x14,6 cm (3,5 L), respectivamente, sendo mantidas em condições de viveiro até a idade de 90 dias. O tamanho das colunas foi determinado por testes preliminares.

Foram também utilizadas mudas com oito pares de folhas e resistente à ferrugem da cultivar Catuaí 134 da espécie sempre-verde Cafeeiro (*Coffea arabica* L.), adquiridas junto à Unidade Regional da Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais (EPAMIG), no campus da UFLA. Essas mudas foram transplantadas para tubos de 3,5 L, semelhante ao que foi realizado com

as plantas de Ipê. E clones da espécie decídua Eucalipto (*Eucalyptus urograndis* clone I144) com 90 dias obtidos de viveiro certificado e transplantados para tubos de 12 L, semelhante ao que foi realizado com as plantas de Jatobá.

Todos os indivíduos das quatro espécies foram transplantados para o mesmo tipo de substrato composto por mistura de latossolo vermelho e areia na proporção 3:2, enriquecidos inicialmente com formulado N-P-K (4-14-8), na proporção de 7 kg.m⁻³. Após adubação de plantio, doses suplementares dos macronutrientes N, P e K foram aplicadas através do formulado 20-5-20, em cobertura, na proporção de 0,8 kg.m⁻³, parcelado em três aplicações. A suplementação nutricional seguiu análise de solo e recomendações para cultivo de mudas de espécies lenhosas em condições de viveiro (WENDING; DUTRA; GROSSI, 2006).

3.2 Esquema experimental

Os indivíduos jovens que apresentaram padrões homogêneos de crescimento foram transferidos da condição de viveiro para casa de vegetação. Sessenta indivíduos de cada espécie foram distribuídos de forma aleatória em duas linhas paralelas de 30 indivíduos, sendo uma para cada tratamento: Estresse - indivíduos submetidos à deficiência hídrica e posterior recuperação e o Controle- com irrigação contínua de forma a manter o substrato na capacidade de campo.

O experimento foi realizado ao longo de 45 dias no período de julho a agosto de 2012, em que foram realizados dois ciclos de suspensão de rega para indução ao déficit hídrico (D) e dois de suspensão do déficit por reirrigação na capacidade de campo (R). Em cada ciclo foram realizadas três avaliações, totalizando 12 avaliações no período experimental.

As avaliações referentes ao primeiro ciclo de indução do déficit hídrico (1º D) foram realizadas após um, cinco e doze dias da suspensão da rega, sendo interrompido com a ocorrência de murcha foliar aparente em mais de 50 % dos indivíduos sob tratamento. No mesmo dia da última avaliação do 1º D, o fornecimento de água foi repostado à capacidade de campo do substrato e foram realizadas avaliações após três, oito e treze dias do primeiro ciclo de suspensão do déficit hídrico por reirrigação à capacidade de campo (1ª R).

Após a última avaliação da 1ª R, os indivíduos das espécies sempre-verdes foram submetidos a um novo ciclo de deficiência hídrica (2º D), composto por avaliações após três, oito e onze dias de déficit hídrico. E no mesmo dia da última avaliação do 2º D, os indivíduos foram reidratados novamente, compondo o segundo ciclo de reirrigação (2ª R), avaliado após três, seis e nove dias da reirrigação.

3.3 Caracterização ambiental

Ao longo do período experimental, as condições atmosféricas e do substrato foram monitoradas por sensores específicos, como segue:

3.3.1 Monitoramento de características do substrato

Monitorou-se a temperatura do substrato (T_s -°C) e a umidade volumétrica do substrato (θ - $m^3.m^{-3}$). A T_s foi obtida por termistores acoplados ao datalogger Li-1400 LiCor e instalados na camada de 0-20 cm de profundidade em cada tipo de coluna de PVC (FIGURA 1, APÊNDICE A).

A quantidade de água no substrato (FIGURA 2, APÊNDICE A) foi monitorada através de sensores de umidade ML2x *ThetaProbe* (*Delta-t divices*)

acoplados a um datalogger GP1 (*Delta-t divices*), os quais foram calibrados para o tipo de substrato utilizado. A θ foi mantida na capacidade de campo através de irrigação no tratamento Controle, sendo suspensa durante os ciclos de deficiência hídrica e reposta nos ciclos de recuperação no tratamento Estresse. O monitoramento e a reposição de água no solo foram realizados na parte da manhã a cada dois dias, ao longo do período experimental.

Para a manutenção da disponibilidade hídrica na capacidade de campo do substrato, realizou-se a curva de retenção da água no substrato (kg.kg^{-1}) (FIGURA 3, APÊNDICE A) pelo Laboratório de Física do Solo da Universidade Federal de Viçosa. A curva de retenção foi obtida a partir de duas amostras indeformadas da camada superficial (0-20 cm) do substrato de cada tipo de recipiente de cultivo. A partir de uma análise de regressão desta curva e por comparação com dados da literatura para latossolos (ANDRADE; STONE, 2011), verificou-se que o potencial de -6 kPa (equivalente a 0,27 kg de água. kg^{-1} substrato) corresponde à tensão da água na capacidade de campo, sendo este valor utilizado para todas os indivíduos.

3.3.2 Monitoramento de características da atmosfera

A temperatura (T_a - °C) (FIGURA 4, APÊNDICE A) e a umidade relativa do ar (UR - %) (FIGURA 5, APÊNDICE A) foram monitoradas a cada 30 minutos durante o período experimental, utilizando um termohigrômetro RHT10 (EXTECH *Instruments*) instalado no centro da área de estudo.

A partir destes dados, calculou-se o déficit de pressão de vapor do ar (DPV- kPa) (FIGURA 6, APÊNDICE A) (EQUAÇÕES 1 e 2), conforme método proposto por Jones (1992):

$$DPV = es - ea \quad (1)$$

em que es é a pressão de saturação de vapor e ea , a pressão parcial de vapor, calculados por:

$$es = 0,61078 e^{\frac{17,269 Ta}{Ta+237,3}} \quad (2)$$

$$ea = \frac{UR * es}{100} \quad (3)$$

Sendo Ta a temperatura média do ar (°C) e UR a umidade relativa do ar (%).

Além da Ta e UR , quantificou-se a irradiância global (R_g - $W.m^{-2}$) (FIGURA 7, APÊNDICE A) através de dois piranômetros instalados em extremidades opostas da área de estudo e acoplados ao datalogger Li-1400 LiCor. Os valores médios de R_g se referem às medidas realizadas no período 07:00 até às 17:30h.

3.4 Avaliação de características foliares

As avaliações das características foliares foram realizadas em cinco indivíduos por tratamento, de cada espécie, de maneira que nenhum indivíduo foi analisado duas vezes dentro de um mesmo ciclo de indução do déficit hídrico ou recuperação. Todas as avaliações foram realizadas em folhas maduras, completamente expandidas, expostas ao sol no momento da medida e sem vestígios de injúrias por pragas ou fitopatógenos. Padronizou-se as medidas foliares sempre na mesma posição do terço superior do caule de Eucalipto,

Jatobá e Ipê, e nas folhas centrais em Cafeeiro. Foi definida a posição central do folíolo das folhas compostas de Ipê e o mesmo lado do folíolo de coleta para folhas compostas de Jatobá, em todas as avaliações.

Em cada avaliação, foram utilizadas quatro folhas por indivíduo para as medições, sendo uma folha para a quantificação do potencial hídrico máximo, reflectância e pigmentos foliares; uma para o potencial hídrico mínimo e quantificação de nutrientes; outra para as medições de trocas gasosas e fluorescência, e a última para as medidas de matéria fresca, túrgida e seca, totalizando 20 folhas por tratamento em cada avaliação.

Portanto, avaliou-se características relacionadas às trocas gasosas e relações hídricas, quantificação de pigmentos cloroplastídicos, composição nutricional, fluorescência e reflectância foliar.

3.4.1 Trocas gasosas

As características de trocas gasosas das plantas foram obtidas com o auxílio de um analisador portátil de gases a infravermelho IRGA- (LCA4 ADC *Instruments*), entre 9:00 e 11:00h. Foram realizadas as medidas de fotossíntese líquida (A - $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiração (E - $\text{mmol H}_2\text{O. m}^{-2}\text{s}^{-1}$), os conteúdos de carbono interno (C_i - ppm) e carbono atmosférico (C_a - ppm), condutância estomática (g_s - $\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA- $\mu\text{mol.m}^2\text{s}^{-1}$)

A partir destes dados, calculou-se a eficiência de carboxilação pela razão entre C_i e C_a ($C_i.C_a^{-1}$ - adimensional); a eficiência do uso do carbono por ($A.C_i^{-1}$ - $\mu\text{mol CO}_2\text{.m}^{-2}\text{s}^{-1}\text{.ppm}^{-1}$); a eficiência do uso da água pela relação entre A e E (EUA- $\mu\text{molCO}_2\text{. mmol}^{-1}\text{ H}_2\text{O}$) e a eficiência do uso da luz pela razão entre A e DFFFA (EUL- $\mu\text{mol CO}_2\text{. } \mu\text{mol}^{-1}\text{ fótons}$).

3.4.2 Relações hídricas e quantificação da área foliar específica

As características relacionadas ao estado hídrico das plantas foram potenciais hídricos foliares (Ψ_w - MPa) máximo e mínimo, teor relativo instantâneo de água na folha (TRA- adimensional) e condutividade hidráulica foliar (K_c - $\text{mmol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$). A quantificação do potencial hídrico foliar máximo ou *predawn* (Ψ_{pd}) ocorreu antes do amanhecer e o mínimo ou *midday* (Ψ_{md}) por volta do meio-dia, com o auxílio de uma bomba de pressão (PMS *Instruments - Plant Moisture - Modelo 1000*).

Para obtenção do TRA, as folhas foram coletadas na parte da manhã e mantidas em sacos plásticos dentro de caixas de isopor com gelo até serem levadas no Laboratório de Bioquímica e Metabolismo Vegetal da UFLA, onde foram perfurados cinco discos foliares, por amostra foliar, através de um perfurador de 1,5 cm de diâmetro. Os discos foram pesados em balança de precisão para a quantificação da matéria fresca (MF- g) e posteriormente, imersos em água destilada e armazenados no escuro sob refrigeração (10 °C) por 24 horas. Transcorrido este intervalo, cada disco foliar foi seco com auxílio de papel absorvente para a retirada do excesso de água na superfície do disco e pesados para obtenção da massa fresca saturada (MFS- g). Na sequência, os discos foliares de cada amostra foram submetidos à secagem em estufa de circulação forçada a 60 °C até a verificação de peso constante, para obtenção da massa seca (MS- g).

A partir desses dados, calculou-se o valor de TRA conforme equação 4:

$$TRA = \frac{(MF - MS)}{(MFS - MS)} \quad (4)$$

A Kc foi obtida pela razão entre E e a diferença entre o potencial hídrico máximo e mínimo ($\Delta\Psi_w$) ($\text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$) (EQUAÇÃO 5), segundo metodologia descrita em Zhang et al. (2013).

$$Kc = \frac{E}{\Delta\Psi_w} \quad (5)$$

sendo

$$\Delta\Psi_w = \Psi_{pd} - \Psi_{md}$$

E a área foliar específica foi obtida pela razão entre a área dos discos foliares e MS ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) (EQUAÇÃO 6):

$$AFE = \frac{(\pi R^2)n}{MS} \quad (6)$$

Sendo n = número de discos foliares utilizados equivalente a 3

3.4.3 Pigmentos cloroplastídicos e nutrientes foliares

Para extração de pigmentos cloroplastídicos: clorofila *a* (Chla), clorofila *b* (Chlb), carotenos (c) e xantofilas (x), seguiu-se a metodologia proposta por Lichtenthaler e Buschmann (2001). Realizou-se a maceração de 100 mg de folhas frescas em 10 ml de acetona 80 %, sendo esta solução depositada em funil de separação com lã de vidro e completada com 15 ml para facilitar a diluição, possibilitando a leitura da absorbância (A_λ). Esta A_λ foi realizada em espectrofotômetro DU 640 *Beckman* nos valores de $\lambda = 663,2, 646,8$ e 470 nm

para a absorvância de Chla, Chlb e Car+x, respectivamente. A clorofila total (Chlt) foi obtida pela soma de Chla e Chlb.

A partir dos valores de absorvância, foram feitos os cálculos de Chla, Chlb e Car+x (EQUAÇÕES 8, 9 e 10, respectivamente) para a quantificação dos pigmentos, considerando o fator de diluição em cada amostra para a obtenção da quantidade de pigmentos em massa por matéria fresca (g. g^{-1}):

$$Chla (\mu\text{g. ml}^{-1}) = 12,25 A_{663,2} + 2,79 A_{646,8} \quad (8)$$

$$Chlb (\mu\text{g. ml}^{-1}) = 21,50 A_{646,8} - 5,10 A_{663,2} \quad (9)$$

$$Car+x (\mu\text{g. ml}^{-1}) = ((1000 A_{470,0} - 1,82 Chla - 85,02 Chlb))/198 \quad (10)$$

em que A_{λ} indica absorvância nos respectivos comprimentos de onda (λ) de 663,2 , 646,8 e 470,0 nm.

3.4.4 Fluorescência e reflectância

A eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II (Φ PSII) foi avaliada com o auxílio do fluorômetro de pulso modulado Mini-PAM (Walz Inc.) em folhas adaptadas ao escuro por pelo menos 30 minutos. Já o espectro de reflectância foliar foi obtido com o auxílio de um espectroradiômetro portátil USB-650 RED TIDE, acoplado a uma sonda de reflectância R400-7-VIS-NIR

(US *BioSolutions OceanOptics*) inclinada a 45° e em ambiente com fonte de radiação eletromagnética constante. Após a obtenção do espectro de reflectância, com resolução espectral de 1 nm e tempo de integração de cinco segundos, foram calculados os índices (EQUAÇÕES 11, 12 e 13):

Índice de diferença normalizada (NDI) (GITELSON; MERZLYAK, 1994):

$$NDI = \frac{(R750 - R705)}{(R705 + R750)} \quad (11)$$

Razão específica para a clorofila *a* (PSSRa) (BLACKBURN, 1998):

$$PSSRa = \frac{R800}{R675} \quad (12)$$

Índice de reflectância fotoquímico (PRI) (GAMON; PEÑUELAS; FIELD, 1992):

$$PRI = \frac{(R531 - R570)}{(R531 + R570)} \quad (13)$$

Em que R indica a reflectância em um dado comprimento de onda do espectro compreendido entre o ultra-violeta (200 nm) ao infra-vermelho próximo (850 nm).

Além disso, foram determinados os teores percentuais de matéria seca de nitrogênio (N) e fósforo (P) em amostras secas de folhas, pelo Laboratório de Análises Foliaves do Departamento de Química da UFLA.

3.5 Análise de dados

Em todas as avaliações dos dois ciclos de D e R foram realizadas análises de componentes principais (PCA), a fim de identificar as variáveis fisiológicas mais importantes na definição das respostas das plantas à deficiência hídrica ao longo dos ciclos de indução e suspensão do estresse.

Em cada avaliação, foram analisados os valores das componentes principais (PC), a proporção da variância do conjunto de dados e os autovetores. O nível de importância de cada eixo da PC foi determinado pelo método de *Broken-Stick* e o de cada variável analisado em ordem decrescente dos autovetores acima de 0,25 (McGARIGAL; CUSHMAN; STAFFORD, 2000; MANLY, 2008).

A partir dos resultados das PCA's, buscou-se elaborar duas redes de respostas da vegetação ao déficit hídrico e estimar a conectância global (Cg) entre as variáveis constituintes destas redes. Para os cálculos de Cg, utilizou-se o programa Ecograph 1.0.0, o qual estima a Cg pela média dos valores normalizados dos coeficientes de correlação de Pearson (r) entre as variáveis fisiológicas em cada rede (EQUAÇÃO 14) segundo Amzallag (2001). A conectância global total (CgTotal) foi obtida pela média entre as conectâncias das redes TG (CgTG) e RH (CgRH).

$$z = 0,5 \ln \left[\frac{1 + |r|}{1 - |r|} \right] \quad (14)$$

Por fim, foram obtidos valores dos coeficientes de correlação entre conectância das redes e os índices de reflectância na tentativa de verificar a aplicabilidade destes índices no monitoramento da estabilidade funcional das plantas ao déficit hídrico.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Identificação de variáveis mais importantes na definição das respostas foliares à disponibilidade hídrica

Para se quantificar a importância das variáveis estudadas na definição das respostas foliares à disponibilidade hídrica, foram utilizados os módulos e os sentidos dos autovetores obtidos nas PCAs para espécies sempre-verdes e decíduas. Para selecionar os autovetores a serem utilizados, verificou-se a variância acumulada nas duas primeiras componentes principais das PCAs.

De maneira geral, os eixos da primeira componente principal (PC1) e da segunda componente principal (PC2) foram os que mais explicaram a variação entre as respostas fisiológicas foliares observadas em função da disponibilidade hídrica para as espécies dos dois tipos funcionais. Para as espécies sempre-verdes, o valor médio de variância acumulada entre os eixos PC1 e PC2 foi de 49,93% ao longo do período experimental. Deste valor médio da variância acumulada, o eixo PC1 explicou em média 30,13% das variações entre as respostas fisiológicas foliares observadas nos tratamentos Controle e Estresse (FIGURA 1).

Já nas espécies decíduas, as PCAs foram realizadas apenas nas avaliações após um e cinco dias do 1º D, devido à impossibilidade de mais avaliações pela queda das folhas após esse período. Nessas avaliações os eixos PC1 e PC2 apresentaram valor médio de variância acumulada de 50,58%. Assim

como nas espécies sempre-verdes, o eixo PC1 foi o que mais explicou as variações entre as respostas fisiológicas observadas nos tratamentos Controle e Estresse das espécies decíduas, responsável por 29,81% desta variação.

Portanto, o eixo PC1 foi utilizado para a identificação das variáveis mais importantes na definição das respostas foliares das plantas sempre-verdes e das decíduas à disponibilidade hídrica por ter explicado a maior parte das variações para os dois tipos funcionais ao longo do período experimental.

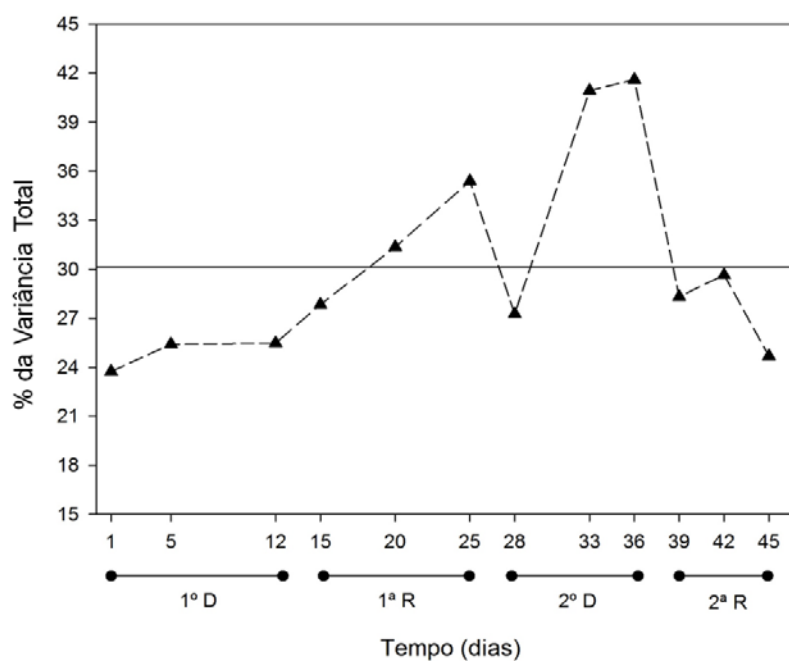


Figura 1 Porcentagem da variância total explicada pela primeira componente principal (PC1) obtida por análises de componentes principais (PCAs)

Nota: As PCAs foram realizadas para os tratamentos Controle e Estresse das espécies de Cafeeiro e Jatobá em cada dia de avaliação nos ciclos de suspensão hídrica (1º e 2º D) e de reirrigação (1ª e 2ª R). Os símbolos representam os valores médios do eixo da PC1 em cada dia de avaliação. A linha contínua representa o valor médio total de 30,13% no eixo PC1.

A PCA realizada para as espécies sempre-verdes após um dia no 1º D não apresentou diferenças entre os tratamentos de disponibilidade hídrica (FIGURA 1, APÊNDICE B), indicando que este período não representou uma condição de deficiência hídrica para o Jatobá ou para o Cafeeiro. As variáveis mais importantes na definição das respostas foliares dessas espécies neste período foram relacionadas aos processos carboxilativos da fotossíntese e demonstraram que os indivíduos sob deficiência hídrica não apresentaram limitações estomáticas e não-estomáticas (BHARGAVA; SAWANT; 2012) de seus processos fotossintéticos, pois apresentaram alta eficiência de uso do carbono e da água (FIGURA 2). Esses resultados eram esperados, já que as condições de disponibilidade hídrica nos dois tratamentos foram semelhantes nas duas espécies (FIGURA 2 A e C, APÊNDICE A).

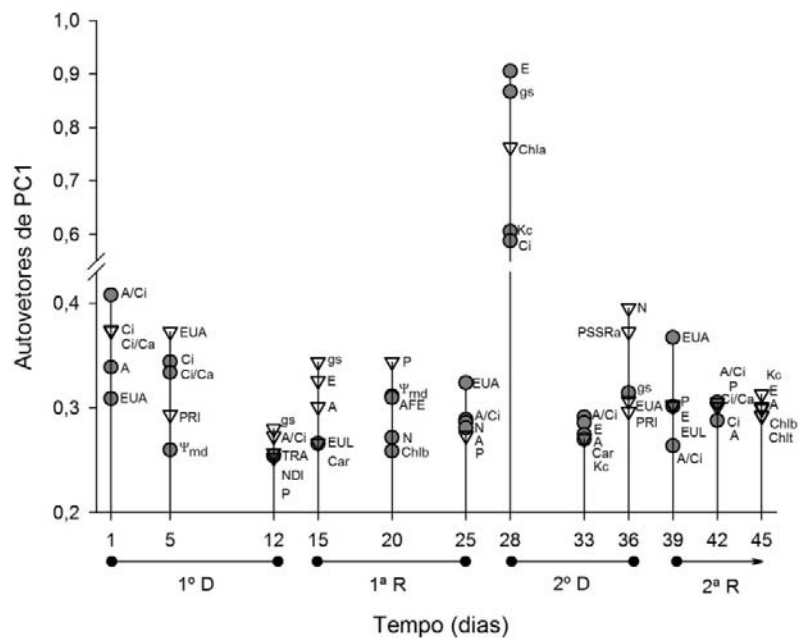


Figura 2 Módulo e sentido dos autovetores do eixo da primeira componente principal (PC1) obtidos por análises de componentes principais (PCAs)

Nota: As PCAs foram realizadas para os tratamentos Controle e Estresse das espécies Cafeeiro e Jatobá em cada dia de avaliação nos ciclos de suspensão hídrica (1° e 2° D) e de reirrigação (1ª e 2ª R). Os círculos cinza representam autovalores no sentido positivo e os triângulos abertos representam os autovalores no sentido negativo ao longo da PC1.

Neste período (1°D), a PCA realizada para as espécies decíduas demonstrou maior diferenciação entre os tratamentos que as sempre-verdes (FIGURA 2, APÊNDICE B), apesar das condições de θ entre os tratamentos das duas espécies serem semelhantes (FIGURA 2 B e D, APÊNDICE A). Esse resultado pode indicar que o aproveitamento da água disponível no substrato foi diferente entre os dois tipos funcionais sob mesmas condições experimentais, o que foi evidenciado pela importância da transpiração, condutância estomática e potencial hídrico mínimo para esse tipo funcional (TABELA 1). A importância elevada nos conteúdos de P neste momento podem estar relacionados ao maior investimento energético para a manutenção de taxas fotossintéticas que as sempre-verdes, como apontado por GALLE et al. (2011). Além disso, essas diferenciações de tratamentos mais acentuadas nas espécies decíduas podem indicar uma maior sensibilidade e menor resistência destas em relação às sempre-verdes quando submetidas às mesmas condições de deficiência hídrica.

Tabela 1 Autovalores mais importantes (método de *Broken-Stick*) do eixo da primeira componente principal realizada para as características fisiológicas medidas nos tratamentos de Controle e sob um dia de déficit hídrico nas espécies de Ipê e Eucalipto

Variáveis	Autovetores	
	Sentido	Módulo
P	+	0,3252
gs	+	0,3217

Ψ_{pd}	+	0,3129
A	+	0,3070
E	+	0,2753

Após cinco dias no 1º D, foram observadas as primeiras diferenças entre os tratamentos nas espécies sempre-verdes, principalmente para os indivíduos de Jatobá (FIGURA 3, APÊNDICE B). Esse menor contraste entre os tratamentos no Cafeeiro pode ser explicada pela semelhança entre as condições de disponibilidade hídrica estudada (FIGURA 2 A, APÊNDICE A).

Nesse período, as variáveis que mais direcionaram as respostas das sempre-verdes à restrição hídrica, conforme apresentado na figura 11, indicam que com a elevação da duração e intensidade do déficit hídrico, iniciam-se processos fisiológicos para elevar a eficiência de uso da água e a manutenção do processo fotoquímico, aumentando conseqüentemente a difusão de dióxido de carbono. Resultados semelhantes foram observados por Ashraf e Harris (2013) que discutem que essa resposta está relacionada a manutenção da fotossíntese em condições adversas.

Na PCA realizada para as decíduas aos cinco dias no 1º D foram observadas diferenças entre os tratamentos (FIGURA 4, APÊNDICE B) devido a mudanças na θ para as duas espécies. Nesse período, os autovetores mais importantes para definição das respostas à disponibilidade hídrica observada podem ser relacionados a limitações estomáticas e não-estomáticas da fotossíntese (TABELA 2). O controle estomático reflete no consumo interno de água (Ψ_{pd}) e pode levar a desidratação das membranas dos tilacóides, limitando a assimilação de carbono. Esta limitação leva ao acúmulo de compostos redutores da cadeia transportadora de elétrons e ao bloqueio da fase bioquímica pela baixa $A.Ci^{-1}$ (KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013).

Tabela 2 Autovalores mais importantes (método de *Broken-Stick*) do eixo da primeira componente principal realizada para as características fisiológicas medidas nos tratamentos de Controle e sob cinco dias de déficit hídrico nas espécies de Ipê e Eucalipto

Variáveis	Autovetores	
	Sentido	Módulo
A	-	0,3102
E	-	0,3039
gs	+	0,2960
Ψ_{pd}	+	0,2946
A.Ci ⁻¹	-	0,2643

Estas limitações não-estomáticas diminuem a produção de fotoassimilados, aumentando os riscos de um estresse oxidativo e comprometendo o suprimento de carbono para a respiração de manutenção dos tecidos foliares, e até pode alterar o particionamento de carbono entre tecidos fonte-dreno no sistema vegetal (BHARGAVA; SAWANT; 2012). Bertolli, Rapchan e Souza (2012) em estudos com soja (*Glycine max* L.) e feijão-de-corda (*Vigna unguilata* L.) submetidos a duas induções distintas de déficit hídrico também verificaram que as reduções na A foram influenciadas tanto por fatores estomáticos quanto não-estomáticos, como alterações na fase fotoquímica.

Porém, tais resultados foram observados sob baixas Ta e Rg e altos valores de DPV no período experimental (FIGURAS 4, 5 e 6, APÊNDICE A), indicando que estas condições ambientais podem ter aumentado os efeitos do déficit hídrico sobre as plantas. Assim, as respostas da vegetação ao déficit hídrico provavelmente foram sobrepostas à condição atípica do ambiente (BARBOSA et al., 2012). Mesmo sob essas condições ambientais, os resultados

demonstram uma sensibilidade imediata da A e dos Ψ à baixa umidade tanto do substrato quanto do ar, indicando que estas características podem ser chaves nas vias de respostas biológicas das plantas ao déficit hídrico (SOUZA; PINCUS; MONTEIRO, 2005), independente do tipo funcional.

Aos 12 dias do 1º D, a disponibilidade de água no substrato de Cafeeiros e Jatobá reduziu 5,1 e 8%, respectivamente, em relação ao Controle (FIGURA 2 A e C, APÊNDICE A). Enquanto que no substrato de Ipê e Eucalipto, a redução de θ em relação ao Controle foi de 3 e 6,7%, respectivamente (FIGURA 2 B e D, APÊNDICE A). Nestas condições, as espécies decíduas apresentaram processos de murcha, sequidão e senescência foliares, impossibilitando a avaliação das respostas foliares a partir deste intervalo de restrição hídrica.

Para as espécies sempre-verdes, houve diferença entre os tratamentos das duas espécies (FIGURA 5, APÊNDICE B). As variáveis com maior peso na definição das respostas foliares observadas (FIGURA 2) demonstraram que as espécies deste tipo funcional investem nos processos de regulação estomática das trocas gasosas, manutenção do turgor das células dos tecidos foliares e produção de energia quando em condições de estresse hídrico, na tentativa de manter a homeostase do sistema e assim a estabilidade fisiológica frente às condições adversas (GALLE et al., 2011).

Ao contrário, as alterações morfofisiológicas das decíduas com o incremento do déficit hídrico em duração e intensidade indicaram que as espécies estudadas não foram capazes de manter a homeostase, não investindo recursos energéticos para a manutenção de estabilidade das redes de respostas fisiológicas. Essa é uma evidência de que essas espécies apresentam a estratégia de escape ao estresse hídrico com a queda de folhas, ao invés da estratégia de tolerância (GALLE et al., 2011; KLOEKE et al., 2012). A partir deste período de avaliação, os valores médios de T_a foram mais altos, porém, constantes até o final do período experimental (FIGURA 4, APÊNDICE A). Esta condição pode

ter intensificado os processos de senescência foliar nas decíduas, pois sob temperaturas elevadas, os efeitos fisiológicos do déficit hídrico são acentuados.

Neste período do 1º D, observou-se também elevada importância do índice NDI na definição de repostas ao déficit hídrico (FIGURA 2). Segundo Wu et al. (2009), alterações nos índices de reflectância devido às variações nos teores de pigmentos foliares podem indicar o estado fisiológico vegetal frente a condições adversas. Neste caso, o índice NDI pode ter uma aplicação potencial no monitoramento do déficit hídrico ou na perda da estabilidade em espécies sempre-verdes em condições de maiores intensidade e duração da deficiência hídrica.

Após a última avaliação do 1º D, vale ressaltar que os substratos de todas as espécies foram reirrigados na capacidade de campo. Porém, somente as plantas sempre-verdes foram avaliadas nos ciclos de R, pois a velocidade de refolha das decíduas é lenta, sendo observadas folhas maduras nessas plantas apenas 13 dias após recuperação da maioria dos indivíduos em tratamento Estresse.

Aos três dias da 1ª R, as duas espécies sempre-verdes apresentaram diferenças entre os tratamentos (FIGURA 6, APÊNDICE B). Desta maneira, as sempre-verdes apresentaram maior sensibilidade na gs após a retirada do D, promovendo a abertura estomática para o restabelecimento das taxas de A e E (FIGURA 2). Além disso, o aumento dos Car indica a ação fotoprotetora e de manutenção da EUL (FIGURA 2), bem como mecanismo antioxidante para a recuperação dos compostos e estruturas oxidados durante o déficit hídrico (BHARGAVA; SAWANT; 2012; KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV; 2013).

Porém, as espécies sempre-verdes apresentaram recuperação do estado hídrico de maneira diferenciada, sendo observada uma resiliência mais homogênea em indivíduos jovens de Cafeeiro em comparação aos indivíduos de

Jatobá. Esta diferenciação intraespecífica, independente de estratégia do grupo funcional, observada nesse estudo pode estar relacionada ao fato do Cafeeiro ser uma espécie melhorada geneticamente e a variedade estudada reconhecida como resistente à seca, enquanto que Jatobá apresenta maior variabilidade genética.

Com oito dias da 1ª R, os indivíduos de Cafeeiro apresentaram total recuperação do estado hídrico, enquanto que os indivíduos de Jatobá ainda se encontravam em processo de recuperação (FIGURA 7, APÊNDICE B). Nesse período, as respostas foliares das sempre-verdes à disponibilidade hídrica foram definidas pelas variáveis AFE, Chlb, N, P e Ψ_{md} , (FIGURA 2), indicando a recuperação do transporte de nutrientes do solo para a planta, a síntese “de novo” de clorofila como pigmento acessório no processo fotoquímico e recuperação dos conteúdos de massa seca foliares.

Neste momento, os processos que requerem altas quantidades de energia na forma de ATP, como a produção de prolinas para ajustes osmóticos em situações de déficit hídrico (KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV; 2013), parecem ser bem atuantes especialmente nos indivíduos de Jatobá. Estas observações permitem verificar processos de recuperação dos indivíduos jovens de sempre-verdes frente a uma primeira exposição à restrição hídrica, sendo o Cafeeiro mais resistente e resiliente à seca que o Jatobá nas condições experimentais deste estudo.

As características observadas no Cafeeiro podem estar relacionadas a uma modulação mais eficiente de suas redes tanto com a imposição do déficit hídrico quanto com a retirada deste fator de estresse. Isto faz com que haja manutenção da homeostase no Cafeeiro ao longo de um ciclo de D e R quando comparada ao Jatobá. Desta maneira, um estudo em rede das relações entre as variáveis fisiológicas, em que o número e a força das ligações entre os elementos de uma rede estão fortemente relacionados com a estabilidade do sistema pode

confirmar estas afirmações (EDELMAN; GALLY; 2001; SOUZA et al., 2005; SOUZA; PINCUS; MONTEIRO, 2005).

Através da PCA realizada aos 13 dias da 1ª R (FIGURA 8, APÊNDICE B) não foi possível verificar uma resiliência completa dos indivíduos de Jatobá, indicando que esta espécie requer maior tempo para uma recuperação total do estado hídrico após uma indução de doze dias de restrição de água. Esta recuperação mais lenta diminuiu o uso da água e do carbono (EUA e $A.Ci^{-1}$). Além disso, os indivíduos de Cafeeiro do tratamento Estresse podem apresentar uma aclimatação (FLEXAS et al., 2006), já que as respostas fisiológicas parecem responder mais às condições ambientais a partir deste período de R, mantendo a capacidade fotossintética e a taxa de crescimento quando submetidos ao déficit hídrico a partir deste intervalo de tempo.

Após um ciclo de D e de R, é importante ressaltar que as mesmas plantas sempre-verdes submetidas a tratamento Estresse após o 1º D foram sujeitas a um 2º D.

Aos três dias do 2º D, não foram observadas diferenças entre os tratamentos das espécies sempre-verdes (FIGURA 9, APÊNDICE B), assim como observado em um dia do 1º D. Além disso, os autovetores positivos (FIGURA 2) indicam que estas espécies apresentam um maior grau do fechamento estomático que conduz a uma redução da E, Kc e Ci, os quais inibem a fase bioquímica da fotossíntese por ausência de substrato e água para as reações de regeneração da ribulose 1,6 bisfosfato (BHARGAVA; SAWANT; 2012).

Na PCA realizada aos oito dias do 2º D houve uma distinção dos tratamentos (FIGURA 10, APÊNDICE B), a qual só foi observada em 12 dias do 1º D. Neste período do 2º D, as plantas aumentaram a EUA para compensar uma baixa disponibilidade hídrica às células, o que afeta negativamente Kc das raízes às folhas (FIGURA 2). Porém, esta baixa Kc evita embolia no xilema e

reduz o fluxo transpiratório com a intensificação do déficit hídrico (BHARGAVA; SWANTAN, 2012; KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013). Neste intervalo, os efeitos do déficit hídrico podem ter sido atenuados pelos baixos valores médios de DPV e Rg (FIGURA 6 e 7, APÊNDICE A). Além disso, o fechamento prolongado dos estômatos conduz a uma limitação de dióxido de carbono em face da continuação das reações fotoquímicas. Isto faz com que a geração de ATP e a fotofosforilação sejam reduzidas, o que inibe a atividade de Rubisco e promove o acúmulo dos compostos redutores da cadeia transportadora de elétrons, já que a fase bioquímica é bloqueada. Este acúmulo pode levar a um estresse oxidativo pela produção de espécies reativas de oxigênio (ROS), causando assim danos irreversíveis ao aparato fotossintético com a intensificação do estresse (LAWLOR; CORNIC, 2002; KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013). Esses danos ao aparelho fotossintético causados pela seca podem ser reduzidos por processos de dissipação térmica da energia luminosa através da fotodestruição de proteína D1 do PSII, o ciclo de xantofila (FIGURA 2) e uma dissociação dos complexos de antena a partir de centros de reação fotossintética (BHARGAVA; SWANTAN; 2012).

Estas observações indicam que as sempre-verdes são mais sensíveis ao déficit hídrico após uma segunda exposição ao fator de estresse, o que pode estar relacionado a processos de memória vegetal (THELLIER; LUTTGE, 2013). Neste caso, os processos de memória nas plantas sempre-verdes parecem envolver modulações nas redes fisiológicas de trocas gasosas em menor intervalo de tempo.

Com a intensificação do déficit hídrico, observou-se total distinção entre os tratamentos nas duas espécies de sempre-verdes aos 11 dias do 2º D (FIGURA 11, APÊNDICE B), refletindo em maiores restrições estomáticas (FIGURA 11) para suprir as perdas de água por E e aumentar a EUA

(KUDOYAROVA; KHOLODOVA; VESELOV, 2013). Neste momento, as sempre-verdes podem apresentar um investimento energético na biossíntese de prolinas e outros derivados de N (FIGURA 2) que atuam como osmólitos para prevenir a perda de água nas células e assim, manter o turgor celular (BHARGAVA; SWANTAN, 2012).

Além disso, variações nos teores de pigmentos foliares, principalmente de Chla, bem como na fase fotoquímica da fotossíntese alteraram a reflectância da superfície foliar, detectada pelos índices PSSRa e PRI, respectivamente (FIGURA 2). Assim como foi observado para os índices PRI e NDI aos cinco e 12 dias de déficit hídrico, respectivamente, o PSSRa também pode ser usado no monitoramento do estado hídrico e/ou estabilidade funcional em plantas sempre-verdes.

Após o segundo ciclo de D, todos os substratos dos indivíduos sempre-verdes sob déficit hídrico foram submetidos à reirrigação na capacidade campo.

Aos três dias da 2ª R, o restabelecimento de água no solo não foi capaz de promover a recuperação total das respostas foliares dos indivíduos sob estresse (FIGURA 12, APÊNDICE B), assim como foi observado no mesmo período da 1ª R. A abertura estomática aumenta a E, a qual diminui as taxas de EUL e a EUA (FIGURA 2), já que há disponibilidade hídrica em condições ambientais estáveis em relação ao período experimental. Neste momento, as plantas ainda apresentaram baixas taxas de $A.C_i^{-1}$, que somente foram aumentadas após seis dias da 2ª R pelo aumento das taxas fotossintéticas, que reduziram as concentrações de dióxido de carbono interno (FIGURA 2). Nesse período de avaliação, os tratamentos não se diferenciaram (FIGURA 13, APÊNDICE B).

Aos nove dias da 2ª R, os indivíduos de Jatobá apresentaram diferenciação entre os tratamentos, enquanto que os Cafeeiros tiveram comportamentos mais semelhantes entre os tratamentos (FIGURA 14,

APÊNDICE B). Estas observações podem estar relacionadas a uma maior restrição nos processos de trocas gasosas devido a menor Kc e a um tempo mais longo de produção dos pigmentos clorofilianos no Jatobá em relação ao Cafeeiro (FIGURA 2).

De maneira geral, o processo de resiliência das espécies sempre-verdes após a 2ª R é atingida em um maior intervalo de tempo (seis dias) em relação à 1ª R (três dias) para espécie de Cafeeiro. Já para os indivíduos de Jatobá, a resiliência não estabelecida em 12 dias da 1ª R, é atingida em três dias da 2ª R. Isto indica, mais uma vez, processos de memória em resposta ao estresse dos mecanismos sempre-verdes (THILLER; LUTTGE, 2013).

Após uma análise das variáveis fisiológicas a cada dia de avaliação, verificou-se que a A, $A.Ci^{-1}$, EUL, gs, E e Ψ_{pd} foram as mais frequentes na definição das respostas foliares das espécies estudadas aos ciclos de D e R. Como $A.Ci^{-1}$ e EUL são medidas dependentes de A, tem-se como variáveis mais responsivas ao déficit hídrico a A, gs, E e Ψ_{pd} (TABELA 3). Porém, como os processos metabólicos do vegetal são dinâmicos e organizados em rede (SOUZA et al., 2005), as principais relações com as variáveis independentes Ci , Ψ_{md} , TRA e Kc podem ser consideradas igualmente importantes.

Tabela 3 Quantificação da frequência dos autovalores com maior nível de importância das variáveis fisiológicas medidas nos ciclos de D e R

Variáveis	Frequência
A	7
$A.Ci^{-1}$	7
EUL	5
gs	5
E	5
Ψ_{pd}	2

Em que A= taxa de fotossíntese líquida ($\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), gs= condutância estomática ($\text{mmol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), $A.Ci^{-1}$ = eficiência do uso do carbono ($\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{ppm}^{-1}$), E= taxa de transpiração foliar ($\mu\text{molH}_2\text{O}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e Ψ_{pd} = potencial hídrico *predawn* (MPa).

4.2 Modulações temporais da rede de respostas foliares à disponibilidade hídrica

A partir dos resultados anteriormente descritos, foi possível elaborar redes de estudo generalistas das respostas fisiológicas foliares à disponibilidade hídrica, comum para espécies decíduas e sempre-verdes. Foram elaboradas duas redes: uma rede de trocas gasosas (TG) e outra de relações hídricas (RH). A TG é uma representação das relações existentes entre A , g_s , E e C_i , enquanto que a RH representa as relações constituídas por Ψ_{pd} , Ψ_{md} , TRA e K_c (FIGURA 3). A , g_s e o Ψ_{pd} são variáveis de ligação entre as duas redes, de forma a manter uma rede fisiológica total.

As redes foram avaliadas pela conectância global (C_g) interna, isto é: a C_g existente entre as variáveis de TG (C_{gTG}) e de RH (C_{gRH}), sendo a C_{gTotal} a média entre os valores de C_{gTG} e C_{gRH} . A modulação das redes foi avaliada pela variação da C_g de cada rede ao longo do período experimental.

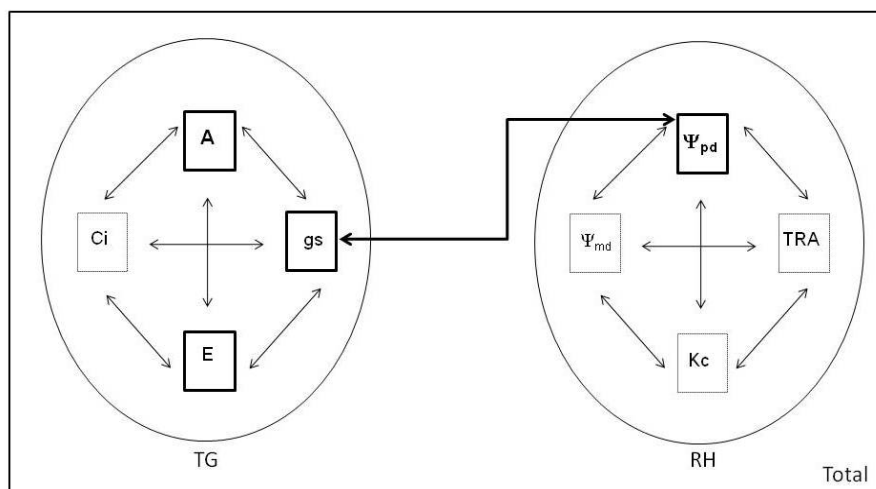


Figura 3 Representação esquemática das redes de conectância global de trocas gasosas (TG), relações hídricas (RH) e da total

Nota: A TG representa as relações constituídas por A (fotossíntese líquida), E (transpiração foliar), gs (condutância estomática) e Ci (conteúdo de carbono interno). A RH é constituída pelas relações entre Ψ_{pd} (potencial hídrico *predawn*), Ψ_{md} (potencial hídrico *midday*), teor relativo de água (TRA) e condutividade hidráulica (K_c). A rede total é a média das redes TG e RH. As variáveis em destaque indicam as mais responsivas ao déficit hídrico neste estudo. As setas mais claras indicam as relações mútuas entre as variáveis fisiológicas e a seta mais escura as variáveis de ligação entre as duas redes

Após um dia do 1º D, as espécies decíduas e o Cafeeiro apresentaram maior C_gTG em relação à de C_gRH (FIGURA 4 A, B) devido ao controle estomático responsável pela plasticidade do sistema vegetal frente às variações diárias de umidade do ambiente e que mantém o estado hídrico. Sob condições ambientais normais neste intervalo do experimento, as espécies decíduas apresentaram maior homeostase nas redes de TG e RH (C_gTotal) que as plantas sempre-verdes (FIGURA 4 C), já que alta C_g está relacionada à maior estabilidade do sistema (AMZALLAG, 2001; SOUZA et al., 2005; SOUZA et al., 2009; SOUZA; PINCUS; MONTEIRO, 2005). Outros resultados

experimentais também demonstraram a forte relação da conectância com a capacidade da planta em responder ao ambiente (CAMARGO-BORTOLIN et al., 2008; PRADO et al., 2004; SATO et al., 2010; SOUZA et al., 2005; SOUZA; PINCUS; MONTEIRO, 2005; SOUZA et al., 2009).

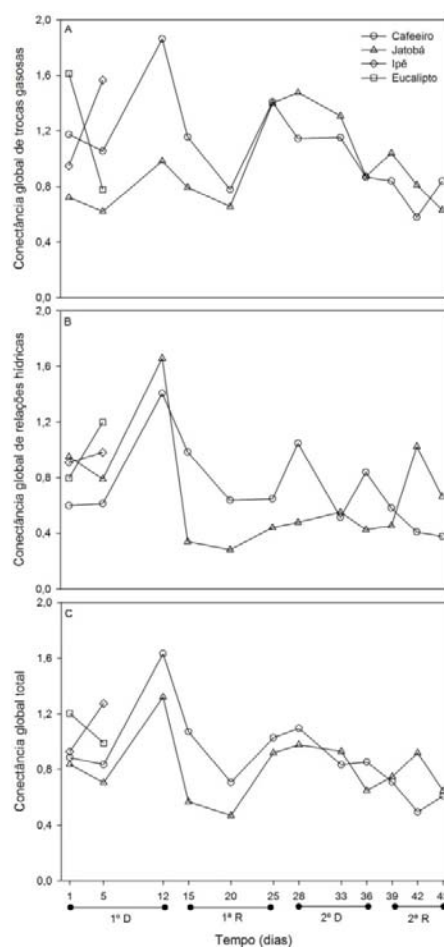


Figura 4 Valores de conectância global das redes de trocas gasosas (A), de relações hídricas (B) e total (C) dos indivíduos de espécies sempre-verdes e decíduas submetidos a dois ciclos de suspensão da rega e dois de reirrigação

Nota: Os símbolos representam valores médios de conectância entre as variáveis fisiológicas de cada rede.

Aos cinco dias da 1ª D, observou-se que as sempre-verdes reduziram CgTG e CgRH enquanto que as decíduas só aumentaram a CgRH (FIGURA 4 A, B). E em relação à TG, as decíduas apresentaram comportamentos inversos: aumento da CgTG no Ipê e redução da mesma no Eucalipto. Estas observações demonstram que as respostas da vegetação frente a condições adversas do ambiente podem ser relacionadas ao tipo funcional e são espécie-específicas. Souza et al. (2005) também verificaram comportamentos distintos de conectância dos processos fotossintéticos em dois grupos sucessionais de plantas lenhosas em diferentes condições de luminosidade.

Neste intervalo, a maior CgTotal nas espécies decíduas (FIGURA 4 C), indicou ajustes mais rápidos e objetivos nas redes de TG e RH em relação às sempre-verdes. Estas modulações rápidas podem ser em função da rápida propagação de sinais nas redes com maiores valores de Cg (SOUZA; BUCKERIDGE, 2004; SOUZA et al., 2005; SOUZA; PINCUS; MONTEIRO, 2005), causando as perdas foliares já observadas aos 12 dias de D, pois mesmo pequenas mudanças nestas variáveis altamente conectadas, repercutem em alterações nas relações com as outras (CSERMERLY, 2006; SOUZA; BUCKERIDGE, 2004).

Além disso, as diminuições da Cg nas redes de TG e RH de Jatobá (FIGURA 26A, B) demonstraram relações fracas entre as variáveis fisiológicas, as quais podem ter comprometido a estabilidade do sistema (CSERMELY, 2006), o que seria responsável pela baixa resistência desta espécie em relação ao Cafeeiro, como discutido anteriormente.

Em 12 dias da 1ª D, as espécies sempre-verdes apresentaram uma alta CgTotal (FIGURA 4 C), indicando maior controle das redes de TG e RH na manutenção da homeostase frente à restrição hídrica (SOUZA et al., 2005; SOUZA; PINCUS; MONTEIRO, 2005). Esta estabilidade nos processos

fisiológicos das sempre-verdes conferiu uma maior resistência destas espécies em relação às decíduas, as quais perdem homeostase com a interrupção de Cg nas redes de TG e RH.

Com a 1ª R, os valores de CgTotal diminuíram em relação aos 12 dias da 1ª D. Souza, Aidar e Oliveira (2004), também verificaram o aumento e a redução de Cg de trocas gasosas dentro de estresse hídrico e recuperação, respectivamente, para dois genótipos de feijão submetidos à deficiência hídrica e recuperação.

A diminuição de CgTotal foi observada até oito dias de recuperação, indicando uma resiliência lenta das espécies sempre-verdes para evitar mudanças bruscas nas redes com a disponibilidade hídrica (CSERMERLY, 2006). Porém, aos 12 dias da 1ª R, os maiores valores de CgTotal conferiram controle ao sistema vegetal, restabelecendo completamente os processos de TG e RH em Cafeeiro e a maior resiliência ao déficit hídrico desta espécie comparada com Jatobá.

Com três dias após o 2º D, observou-se um aumento de CgTG e CgRH em relação aos 12 dias da 1ª R para as sempre-verdes (FIGURA 4 A, B), indicando uma maior sensibilidade estomática ao segundo D. Porém, estes valores de CgTG e CgRH foram menores que os observados aos cinco dias da 1ª D, indicando que as fortes relações entre as variáveis fisiológicas foram capazes de estabilizar o sistema no 1º D. Portanto, no 2º D as interações mais fracas permitiram maior flexibilidade do sistema às alterações do ambiente por processos de “memória vegetal” (THILLER; LUTTGE, 2013).

Assim, fortes interações entre as variáveis fisiológicas podem melhorar a estabilidade do sistema, em que alto controle interno é necessário, como uma primeira exposição a uma perturbação do ambiente. Enquanto que interações fracas promovem a estabilidade quando se tem baixo controle e flutuações ambientais de maiores magnitudes (SOUZA et al., 2009), como nos oito dias do

2º D em que os valores de Ta, DPV e Rg foram os mais baixos ao longo de todo período experimental (FIGURA 4, 6 e 7, APÊNDICE A).

Neste intervalo de oito dias do 2º D, a CgRH em Jatobá apresentou maiores valores que podem estar relacionados à baixa Cg ao final de 12 dias de R, pois os indivíduos de Jatobá não apresentaram recuperação total do estado hídrico.

Aos onze dias do 2º D, os valores de CgTG e CgRH foram menores que os observados em 12 dias do 1º D, em condições ambientais estáveis dentro do período experimental (APÊNDICE A). Quando o acoplamento com a rede de conectância e o ambiente é baixo, as fracas interações entre as variáveis fisiológicas podem evitar propagação de mudanças bruscas na rede, as quais poderiam comprometer a estabilidade do sistema (CSERMERLY, 2006).

Os valores de CgTotal ao longo de seis dias da 2ª R (FIGURA 4 C) nas duas espécies sempre-verdes foram mais baixos que os encontrados em oito dias do 1º D, demonstrando que a estabilidade do sistema foi atingida no primeiro ciclo de R. Além disso, baixos valores de CgTG e CgRH em Cafeeiros (FIGURA 4 A, B) indicaram uma resiliência mais rápida desta espécie em relação aos indivíduos de Jatobá. Estas observações corroboram a possibilidade de Cafeeiros terem sofrido o processo de aclimação (SOUZA; PINCUS; MONTEIRO, 2005; SATO et al., 2010).

4.3 Monitoramento da estabilidade do sistema de respostas foliares à disponibilidade hídrica através de índices de reflectância

Pelas análises de PCA e da conectância das redes de TG e RH, verificou-se que os índices de reflectância NDI, PRI e PSSRa foram importantes nas definições das respostas das espécies sempre-verdes ao déficit hídrico nos

intervalos de 12 dias após o 1º D; cinco dias do 1º D e de 11 dias do 2º D; e 11 dias do 2º D, respectivamente.

Desta maneira, foram calculadas as correlações de CgTG, CgRH e A com os índices para estes intervalos, a fim de verificar a capacidade dos índices de reflectância na detecção da estabilidade fisiológica destes sistemas vegetais frente ao déficit hídrico. Para a identificação da estabilidade fisiológica de plantas decíduas, utilizou-se o período de cinco dias do 1º D, já que, após este período, ocorre perda da homeostase nestas plantas.

Com a indução do déficit hídrico, foram observadas correlações positivas e significativas de A com NDI ($p = 0,0239$) e negativas de CgRH com PRI para os indivíduos de Cafeeiro ($p = 0,0484$) (TABELA 4). Estas altas correlações correspondem, respectivamente, ao aumento e redução nas redes de TG e RH, demonstrando que estes índices podem ser empregados para monitorar a dinâmica nas redes fotossintéticas através de sensores remotos (EVAIN; FLEXAS; MOYA; 2004; MIELKE; SCHAFFER; SCHILLING; 2012).

Esses índices também indicaram a perda de estabilidade nas trocas gasosas nos indivíduos de Eucalipto através das correlações negativas de A com NDI ($p = 0,0432$) e de CgTG com PRI ($p = 0,0282$) (TABELA 4). O índice PRI também representou o aumento da CgTG nos indivíduos de Ipê ($r = 0,962$, $p = 0,0087$).

Tabela 4 Valores dos coeficientes de correlação de redes de conectância de trocas (TG), relações hídricas (RH) e a taxa de fotossíntese líquida (A) com os índices de reflectância de Diferença Normalizada (NDI) e Fotoquímico (PRI) dos indivíduos de Cafeeiro, Jatobá, Ipê e Jatobá, submetidos a duas suspensões hídricas (1º e 2º D)

Correlações	Ciclo de D	
	5 dias do 1º D	11 dias do 2º D
CgTG e PRI	0,962*	-
	-0,917**	-
CgRH e PRI	-0,881 [#]	-
A e PRI	-	1,00 ^{##}
A e NDI	0,926 [#]	-
	-0,890**	-

Os símbolos representam os indivíduos submetidos às suspensões hídricas conforme segue: [#]Cafeeiro; ^{##} Jatobá; *Ipê; **Eucalipto. Os valores de correlações foram obtidos em $p < 0,05$

Tais resultados apresentam uma aplicação potencial dos índices de reflectância no monitoramento do estado fisiológico de plantas tropicais em face a variações ambientais. Observações semelhantes também foram encontradas por Sarlikioti, Driever e Marcelis (2010), os quais verificaram altas correlações de PRI com variáveis de trocas gasosas em plantas de *Solanum lycopersicum* submetidos à suspensão total de rega, em casa de vegetação e condições de baixa luminosidade ($\sim 700 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), como as encontradas neste trabalho.

Apesar do aumento da CgTG em plantas de Jatobá somente ter sido detectada pela correlação de A com PRI após 11 dias do 2º D ($p = 0,0167$), os índices PRI e NDI são potencialmente importantes na detecção da estabilidade dos processos de TG e RH em plantas sempre-verdes e decíduas com a progressão do déficit hídrico, de forma não destrutiva, rápida e com resultados

mais precisos se calibrados por espécie (CARTER; SPIERING 2002; RICHARDSON; BERLYN, 2002), o que exigirá a produção de mais estudos.

É importante considerar que estas respostas foram observadas para espécies lenhosas e jovens de cada tipo funcional estudado em casa de vegetação durante o inverno austral, o que pode ser necessário ajustes experimentais para estudos em outras situações. E que o conhecimento mais detalhado do comportamento das redes de trocas gasosas e relações hídricas na perda de estabilidade fisiológica em plantas decíduas deve ser realizado em estudos com escalas de tempo menores que as deste trabalho.

5 CONCLUSÕES

Este estudo permitiu uma análise ampla de alguns aspectos fisiológicos relacionados com a deciduidade foliar em espécies nativas e cultivadas que passam pela sazonalidade na disponibilidade hídrica imposta pelo clima do Cerrado, fornecendo evidências científicas importantes para ampliar o conhecimento sobre os mecanismos ecológicos e respostas fisiológicas a eventos recorrentes de seca. Dentre essas evidências, destacam-se:

- a) As espécies do tipo funcional sempre-verde estudadas podem apresentar maior resistência ao déficit hídrico que as decíduas em mesmas condições experimentais e ambientais, pois as decíduas perdem a homeostase das redes de trocas gasosas e relações hídricas com a intensidade dos efeitos da seca;
- b) De forma geral, as espécies sempre-verdes estudadas apresentaram comportamentos semelhantes de ajuste fisiológico em resposta à disponibilidade hídrica, que levaram as plantas a manterem suas folhas em condições de estresse. Por outro lado, as espécies decíduas estudadas, apesar de terem em comum a deciduidade das folhas em condições de maior duração ou intensidade do déficit hídrico, parecem ter mecanismos fisiológicos distintos para responder a essa condição;
- c) Com uma segunda indução à deficiência hídrica, as espécies sempre-verdes podem apresentar processos de memorização da condição de estresse, já que mantêm sua estabilidade fisiológica com a progressão do déficit hídrico. Estes processos de memorização podem ser intraespecíficos, pois há diferenças quanto à resistência e

resiliência entre espécie cultivada e não-cultivada para a manutenção da estabilidade fisiológica a nível foliar nos dois ciclos de estresse.

- d) Os índices de reflectância podem ser uma ferramenta confiável para obtenção de respostas foliares rápidas e não destrutivas, que associadas aos dados fisiológicos de trocas gasosas e relações hídricas, permitem detectar a estabilidade fisiológica da vegetação sempre-verde e decídua a condições de estresse hídrico.

REFERÊNCIAS

- AMZALLAG, G. N. Data analysis in plant physiology: are we missing the reality? **Plant Cell Environmental**, v. 24, n. 9, p. 881-890, Sept. 2001.
- ANDRADE, R. S.; STONE, L. F. Estimativa da umidade na capacidade de campo em solos sob Cerrado. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 15, n. 2, p. 111-116, 2011.
- ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Photosynthesis under stressful environments: an overview. **Photosynthetica**, v. 51, n. 2, p. 163-190, 2013.
- BARBOSA, J. P. R. A. D. et al. Plant physiological ecology and the global changes. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 36, n. 3, p. 253-269, jun. 2012.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology**: from individuals to ecosystems. Oxford: Blackwell, 2006. 1068 p.
- BERTOLLI, S.C.; RAPCHAN, G. L.; SOUZA, G. M. Photosynthetic limitations caused by different rates of water-deficit induction in *Glycine max* and *Vigna unguiculata*. **Photosynthetica**, v. 50, n. 3, p. 329-336, Sept. 2012.
- BHARGAVA, S.; SWANTAN, K. Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. **Plant Breeding**, v. 132, n.1, p. 21-32, 2012.
- BLACKBURN, G. A. Spectral indices for estimating photosynthetic concentrations: a test using senescent tree leaves. **International Journal of Remote Sensing**, Basingstoke, v. 19, n. 1, p. 657-675, Nov. 1998.
- BLUM, A. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. **Plant Growth Regulation**, Dordrecht, v. 20, n. 2, p. 135-148, Nov.1996.

CABRAL, E. L.; BARBOSA, D. C. A.; SIMABUKURO, E. A. Crescimento de plantas jovens de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore submetidas a estresse hídrico. **Acta Botânica Brasileira**, São Paulo, v. 18, n. 2, p. 241-251, abr./jun. 2004.

CAMARGO-BORTOLIN, L. H. G. et al. Autonomy and network modulation of photosynthesis and water relations of *Coffea arabica* in the field. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 20, n. 2, p. 141-151, Apr./June 2008.
CARPENTER, S. R. et al. From metaphor to measurement: resilience of what to what. **Ecosystems**, New York, v. 4, p. 765-781, June 2001.

CARTER, G. A.; SPIERING, B. A. Optical properties of intact leaves for estimating chlorophyll concentration. **Journal Environmental Quality**, v. 31, n. 5, p. 1424-1432, Sept. 2002.

CARVALHO, D. A. de; OLIVEIRA-FILHO, A. T. de; VILELA, E. de A. Florística e fitossociologia da vegetação arbóreo-arbustiva de floresta ripária decídua do baixo Paranaíba (Santa Vitória, Minas Gerais). **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 23, n. 3, p. 311-320, set. 1999.

CARVALHO FILHO, J. L. S. et al. Produção de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) em diferentes ambientes, recipientes e composições de substratos. **Cerne**, Lavras, v. 9, n. 1, p. 109-118, set. 2003.

COMPANHIA NACIONAL DO ABASTECIMENTO. **Acompanhamento da safra brasileira: café, safra 2008**. Primeira estimativa. jan. 2008. Brasília, 2008. 10 p.

COMPANHIA NACIONAL DO ABASTECIMENTO. **Acompanhamento da safra brasileira: café, safra 2011**. Primeira estimativa. jan. 2011. Brasília, 2011. 22 p.

COSTA, W da S.; SOUZA, A. L. de; SOUZA, P. B. de. **Ecologia, manejo, silvicultura e tecnologia de espécies nativas da Mata Atlântica: jatobá hymenaea courbaril L.** Convênio de Cooperação Técnica. Viçosa, MG: Fapemig/Funarbe/Polo de Excelência em Florestas, 2011. (Espécies Nativas da Mata Atlântica, 2).

COUTINHO, L. M. Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. In: GOLDAMMER, J. G. (Ed.). **Fire in the Tropical Biota**. Berlin: Springer-Verlag, 1990. p. 82-105.

CSERMELY, P. **Weak links: stabilizers of complex systems from proteins to social networks**. Berlin: Springer-Verlag, 2006.

CUMMING, G. S.; COLLIER, J. Change and identity in complex systems. **Ecology and Society**, v. 10, n. 1, p. 29, 2005. Disponível em: <<http://www.ecologyandsociety.org/vol10/iss1/art29/>>. Acesso em: 10 mar. 2013.

DaMATTA, F. M. Ecophysiological constrains on the production of shaded and unshaded coffee: a review. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 86, n. 2, p. 99-114, 2004.

DAMINELI, D. S. C.; SOUZA, G. M. **A cognição como um processo auto-organizado e auto-referente em sistemas complexos adaptativos**. Campinas: UNICAMP/CLE, 2008. (Auto-Organização: estudos interdisciplinares, 58).

EDELMAN, G. M.; GALLY, J. A. Degeneracy and complexity in biological systems. **PNAS: proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 98, n. 24, p. 13763–13768, Nov. 2001.

EVAIN, S.; FLEXAS, J.; MOYA, I. A new instrument for passive remote sensing: 2. Measurement of leaf and canopy reflectance changes at 531 nm and their relationship with photosynthesis and chlorophyll fluorescence. **Remote Sensing of Environment**, v. 91, p. 175-185, Mar. 2004.

FIALHO, G. S. et al. Comportamento de plantas de café arábica submetidas a déficit hídrico durante o desenvolvimento inicial. **Idesia**, v. 28, n. 3, p. 35-39, Sept./Dic. 2010. Disponível em: <http://www.scielo.cl/scielo.php?pid=S0718-34292010000300005&script=sci_arttext>. Acesso em: 14 mar. 2013

FILELLA, I.; PEÑUELAS, J. Altitudinal differences in UV absorbance, UV reflectance and related morphological traits of *Quercus ilex* and *Phododendron ferrugineum* in the Mediterranean region. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 145, p. 157–165, 1999.

FLEXAS, J. et al. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, n.3, v. 127, p. 343–352, July 2006.

FRANCIS, J. K. *Hymenaea courbaril* (L.). USDA Forest Service.SO-ITF-SM-27, 1990. Disponível em: <<http://www.fs.fed.us/global/iitf/Hymenaeacourbaril.pdf>>. Acesso em: 10 mai. 2013.

GALLE, A. et al. The Mediterranean evergreen *Quercus ilex* and the semi-deciduous *Cistus albidus* differ in their leaf gas exchange regulation and acclimation to repeated drought and re-watering cycles. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 62, n. 14, p. 5207–5216, July 2011.

GAMON, J. A.; PEÑUELAS, J.; FIELD, C. B. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. **Remote Sensing of Environment**, New York, v. 41, p. 35–44, Feb. 1992.

GITELSON, A. A.; MERZLYAK, M. N. Spectral reflectance changes associate with autumn senescence of *Aesculus hippocastanum* L. and *Acer platanoides* L. leaves. Spectral features and relation to chlorophyll estimation. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 143, p. 286–292, Mar. 1994.

GIVNISH, T. J. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. **Silva Fennica**, Helsinki, v. 36, n. 3, p. 703–743, Aug. 2002.

GRIFFITH, A. B.; ALPERT, H.; LOIK, M. E. Predicting shrub ecophysiology in the Great Basin Desert using spectral indices. **Journal of Arid Environments**, London, v. 74, n.3, p. 315–326, Mar. 2010.

HARRISON, S. P. et al. Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 21, p. 300–317, Apr. 2010.

HILKER, T. et al. Remote sensing of photosynthetic light-use efficiency across two forested biomes: spatial scaling. **Remote Sensing of Environment**, New York, v. 114, n. 12, p. 2863-2874, Dec. 2010.

HOLLING, C. S. Resilience and stability of ecological systems. **Annual Reviews Ecology Systematics**, Palo Alto, v. 4, p.1-23, Nov. 1973.

IDE, R.; NAKAJI, T.; OGUMA, H. Assessment of canopy photosynthetic capacity and estimation of GPP by using spectral vegetation indices and the light–response function in a larch forest. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 150, n. 3, p. 389–398, Mar. 2010.

INSTITUTO DE PESQUISAS E ESTUDOS FLORESTAIS. Disponível em <<http://www.ipef.br/identificacao/eucalyptus>>. Acesso em: 10 maio 2013.

JALEEL, C. A. et al. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. **International Journal of Agriculture and Biology**, v. 11, n. 1, p. 100-105, 2009.

JONES, H. G. **Plants and microclimate**: a quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge: Cambridge University, 1992. 428 p. .

KLINK, C. A.; MACHADO, R. Conservation of the Brazilian Cerrado. **Conservation Biology**, Boston, v. 19, n. 3, p. 707-713, June 2005.

KLOEKE et al. Global quantification of contrasting leaf life span strategies for deciduous and evergreen species in response to environmental conditions. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 21, n. 2, p. 224-235, Feb. 2012.

KUDOYAROVA, G. R.; KHOLODOVA, V. P.; VESELOV, D. S. Current state of the problem of water relations in plants under water deficit. **Russian Journal of Plant Physiology**, New York, v. 60, n. 2, p. 165–175, Mar. 2013.

LAWLOR, D.W.; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant Cell Environmental**, London, v. 25, n. 2, p. 275–294, Feb. 2002.

LAWLOR, D. W.; TEZARA, W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. **Annals of Botany**, v. 103, n. 4, p. 543-549, Nov. 2009.

LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C. Current protocols in food analytical **Chemistry**. [S. l.]: J. Wiley, 2001. v. 1, 1000 p.

LICHTENTHALER, H. K. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 148, n. 1-2, p. 4–14, June 1996.

LIMA, A. M. N. et al. Soil organic carbon dynamics following afforestation of degraded pastures with eucalyptus in southeastern Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 235, n. 1-3, p. 219-231, Nov. 2006.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Plantarum, 2002. v. 1, p. 64.

MANLY, B. F. J. **Métodos estatísticos multivariados**: uma introdução. 3rd ed. Porto Alegre: Bookman, 2008. 229 p.

MARENGO, J. A. Água e mudanças climáticas. **Estudos Avançados**, São Paulo, v. 22, n. 63, p.83-96, jul. 2008.

MARENGO, J. A.; VALVERDE, M. C. Caracterização do clima no Século XX e cenário de mudanças de clima para o Brasil no Século XXI usando os modelos do IPCC-AR4. **Revista Multiciência**, Campinas, n. 8, p. 5-28, maio 2007.

McGARIGAL; CUSHMAN, K.; STAFFORD, S. **Multivariate statistics for wildlife ecology research**. New York: Springer-Verlag, 2000. 283 p.

MIELKE, M. S.; SCHAFFER, B.; SCHILLING, A. C. Evaluation of reflectance spectroscopy indices for estimation of chlorophyll content in leaves of a tropical tree species. **Photosynthetica**, Prague, v. 50, n. 3, p. 343-352, Sept. 2012.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858, Feb. 2000.

ODUM, H. T. **Environmental accounting**: emergy and environmental decision making. [S. l.]: J. Wiley, 1996. 384p.

OLIVEIRA, A. K. M.; SCHLEDER, E. D.; FAVERO, S. Caracterização morfológica, viabilidade e vigor de sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex. S. Moore. R. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 30, n. 1, p. 25-32, jan./fev. 2006.

PARRY, M. A. J. et al. Rubisco activity: effects of drought stress. **Annals of Botany**, London, v. 89, p. 833–839, Feb. 2002.

PASSIOURA, J. B. The yield of crops in relation to drought. In: BOOTE, K. J. (Ed.). **Physiology and determination of crop yield**. Medison: USA American Society of Agronomy, 1994. p. 343–359.

PINHEIRO, C.C.; CHAVES, M. M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 62, n. 3, p. 869–882, Dec. 2011.

PRADO, C. H. B. A. et al. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a cerrado woody species community. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Piracicaba, v. 16, n. 1, p. 7–16, 2004.

REICH, P. B. et al. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. **Oecologia**, Berlin, v. 104, n. 1, p. 24-30, Sept. 1995.

RICHARDSON, A. D.; BERLYN, G. P. Changes in foliar spectral reflectance and chlorophyll fluorescence of four temperate species following branch cutting. **Tree Physiology**, Oxford, v. 22, n. 7, p. 499–506, 2002.

RYU, Y. et al. Testing the performance of a novel spectral reflectance sensor, built with light emitting diodes (LEDs), to monitor ecosystem metabolism, structure and function. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 150, n. 12, p. 1597–1606, Dec. 2010.

SARLIKIOTI, V.; DRIEVER, S. M.; MARCELIS, L. F. M. Photochemical reflectance index as mean of monitoring early water stress. **Annals of Applied Biology**, Warwick, v. 157, n. 1, p. 81-89, 2010.

SATO, A. M. et al. The use of network analysis to uncover homeostatic responses of a drought-tolerant sugarcane cultivar under severe water deficit and phosphorus supply. **Acta Physiologiae Plantarum**, Kraków, v. 32, n. 6, p. 1-6, Nov. 2010.

SCHULTZ, S. G. Homeostasis, humpty dumpty, and integrative biology. **Physiology**, v. 11, n. 5, p. 238-246, 1996.

SERRANO, L.; GONZÁLEZ-FLOR, C.; GORCHS, G. Assessing vineyard water status using the reflectance based Water Index. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 134, n. 4, p. 490-494, Dec. 2010.

SILVA, J. M. C.; BATES, J. M. Padrões biogeográficos e conservação no cerrado sul-americano: a zona de savana tropical. **Bioscience**, Washington, v. 52, n. 3, p. 225-233, mar. 2002.

SIMS, D. A.; GAMON, J. A. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. **Remote Sensing of Environment**, New York, v. 81, n. 2-3, p. 337-354, Aug. 2002.

SOUZA, G. M.; AIDAR, S. T.; OLIVEIRA, R. F. Developmental stability and Network connectance in *Phaseolus vulgaris* L. genotypes under water deficit. **Israel Journal of Plant Sciences**, Jerusalem, v. 52, n. 3, p. 205-212, Sept. 2004.

SOUZA, G. M.; BUCKERIDGE, M. S. Sistemas complexos: novas formas de ver a botânica. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 3, p. 407-419, July/Sept. 2004.

SOUZA, G. M.; CARDOSO, V. J. M. Toward a hierarchical concept of plant stress. **Israel Journal of Plant Sciences**, Jerusalem, v. 51, n. 1, p. 29-37, 2003.

SOUZA, G. M. et al. Network connectance and autonomy analyses of the photosynthetic apparatus in tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 28, n.1, p. 47-59, Jan./Mar. 2005.

SOUZA, G. M. et al. Using network connectance and autonomy analyses to uncover patterns of photosynthetic responses in tropical woody species. **Ecological Complexity**, v. 6, n. 1, p. 15-26, Mar. 2009.

SOUZA, G. M.; MANZATTO, A. G. Hierarquia auto-organizada em sistemas biológicos. In: D'OTTAVIANO, I. M. L.; GONZALES, M. E. Q. (Ed.). **Auto-organização: estudos interdisciplinares**. Campinas: CLE/UNICAMP, 2000. v. 30, p. 153-173.

SOUZA, G. M.; OLIVEIRA, R. F.; CARDOSO, V. J. M. Temporal dynamics of stomatal conductance of plants under water deficit: can homeostasis be improved by more complex dynamics? **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 47, n. 3, p. 423-431, July 2004.

SOUZA, G. M.; PINCUS, S. M.; MONTEIRO, J. A. F. The complexity-stability hypothesis in plant gas exchange under water deficit. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Piracicaba, v. 17, n. 4, p. 363-373, 2005.

SOUZA, G. M.; RIBEIRO, R. V.; PINCUS, S. M. Changes in network connectance and temporal dynamics of gas exchange in *Citrus sinensis* under different evaporative demands. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Piracicaba, v. 16, n. 3, p. 119-130, Sept./Dec. 2004.

THELLIER, M.; LUTTGE, U. Plant memory: a tentative model. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 15, n. 1, p. 1-12, Jan. 2013.

UNITED NATIONS ENVIRONMENT PROGRAMME. **UNEP year book: new science and developments in our changing environment**. Nairobi, 2009. 68p.

VITOLO, H. F.; SOUZA, G. M.; SILVEIRA, J. A. G. Cross-scale multivariate analysis of physiological responses to high temperature in two tropical crops with C3 and C4 metabolism. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 80, p. 54-62, Aug. 2012.

WENDING, I.; DUTRA, L.; GROSSI, L. F. **Produção de mudas de espécies lenhosas**. Colombo: Embrapa, 2006.

WU, C. et al. Remote estimation of gross primary production in wheat using chlorophyll-related vegetation indices. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 149, n. 6-7, p. 1015–1021, June 2009.

YORDANOV, I.; VELIKOVA, V.; TSONEV, T. Plant responses to drought and stress tolerance. **Bulgarian Journal of Plant Physiology**, p. 187–206, 2003. Special issue.

ZHANG, Y-J. et al. Midday stomatal conductance is more related to stem rather than leaf water status in subtropical deciduous and evergreen broadleaf trees. **Plant, Cell and Environment**, v. 36, 149–15, 2013.

APÊNDICES

APÊNDICE A- Características ambientais

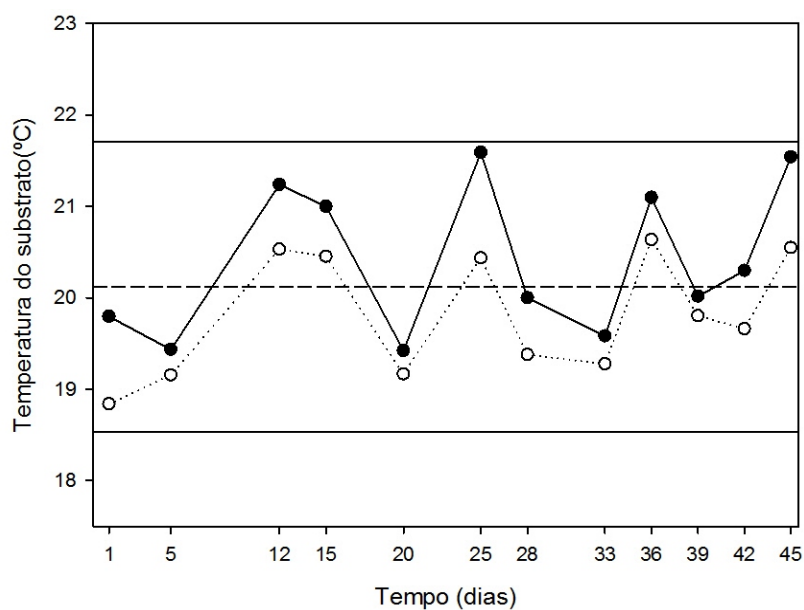


Figura 1 Valores de temperatura do substrato (°C) ao longo de 45 dias de experimento nos meses de julho a agosto de 2012

Nota: Os símbolos representam os valores médios, sendo que os círculos preenchidos são referentes à coluna de 3,5 L e os círculos abertos à coluna de 12 L. As linhas contínuas indicam valores de desvio-padrão (2σ) máximos (linha superior) e mínimos (linha inferior), enquanto que a linha tracejada são valores de mediana.

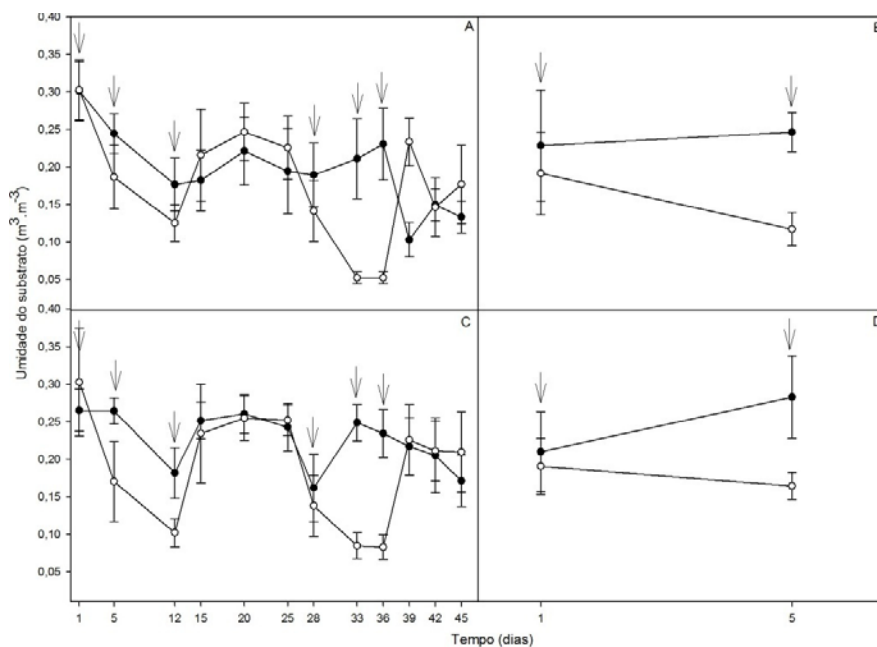


Figura 2 Valores de umidade volumétrica do substrato ($m^3 \cdot m^{-3}$) de Cafeeiro (A) e Jatobá (C) ao longo de 45 dias de experimento e de Ipê (B) e Eucalipto (D) nos cinco primeiros dias de experimento nos meses de julho a agosto de 2012

Nota: Os círculos escuros indicam valores médios observados nas plantas Controle e os círculos abertos, os valores médios observados nas plantas sob tratamento Estresse. As barras de erro indicam o desvio-padrão amostral. Os pontos indicados pelas setas são referentes aos dias de avaliação em que o tratamento Estresse foi submetido à deficiência hídrica, enquanto que os pontos que não apresentam setas se referem aos dias de reirrigação do substrato do tratamento Estresse.

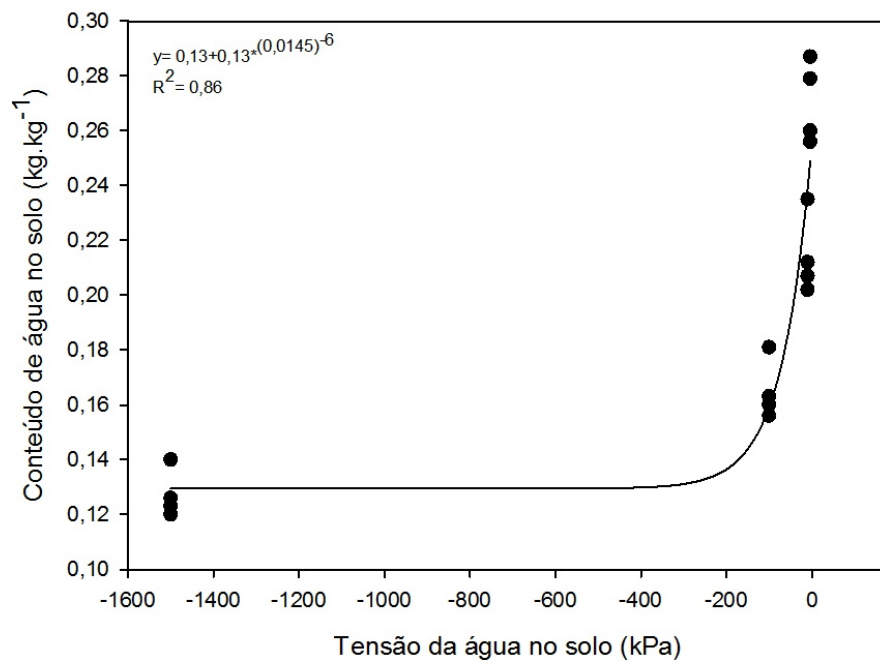


Figura 3 Curva de retenção da água (kg.kg^{-1}) do substrato composto por mistura de latossolo vermelho e areia na proporção 3:2

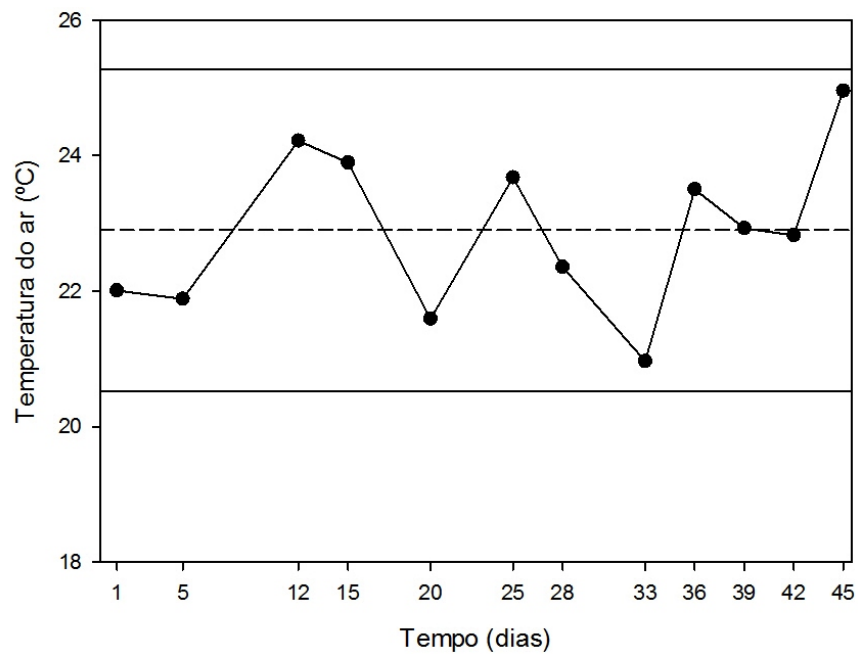


Figura 4 Valores de temperatura do ar (°C) ao longo de 45 dias de experimento nos meses de julho a agosto de 2012. As linhas contínuas indicam valores de desvio-padrão (2σ) máximos (linha superior) e mínimos (linha inferior), enquanto que a linha tracejada são valores de mediana

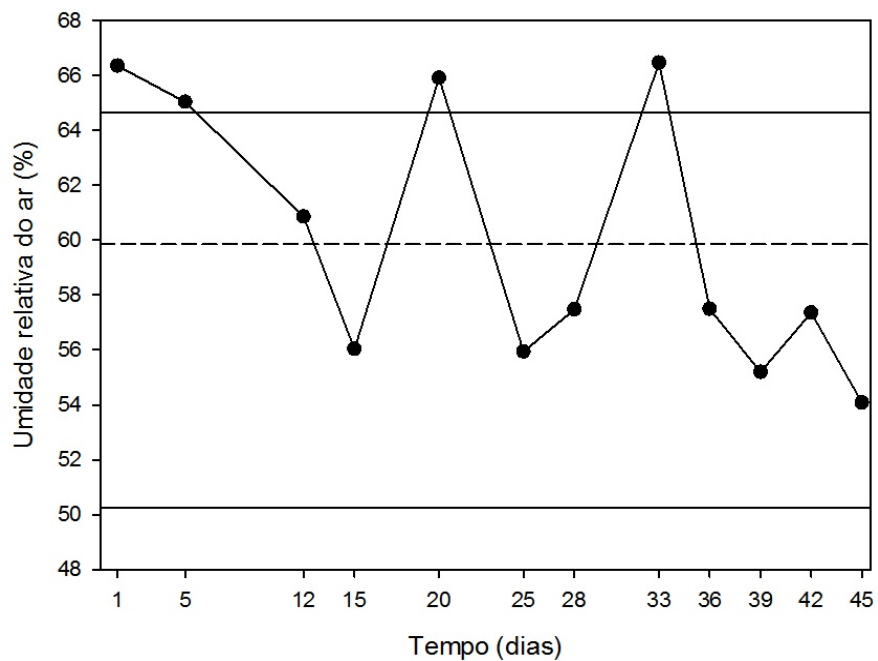


Figura 5 Valores de umidade relativa do ar (%) ao longo de 45 dias de experimento nos meses de julho a agosto de 2012. As linhas contínuas indicam valores de desvio-padrão (2σ) máximos (linha superior) e mínimos (linha inferior), enquanto que a linha tracejada são valores de mediana

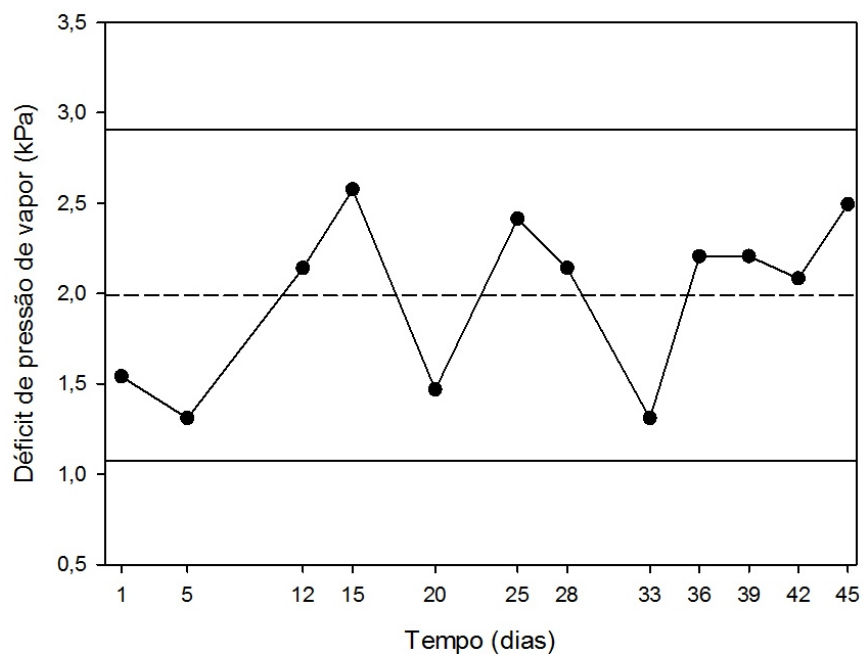


Figura 6 Valores médios de déficit de pressão de vapor (kPa) ao longo de 45 dias de experimento nos meses de julho a agosto de 2012. As linhas contínuas indicam valores de desvio-padrão (2σ) máximos (linha superior) e mínimos (linha inferior), enquanto que a linha tracejada são valores de mediana

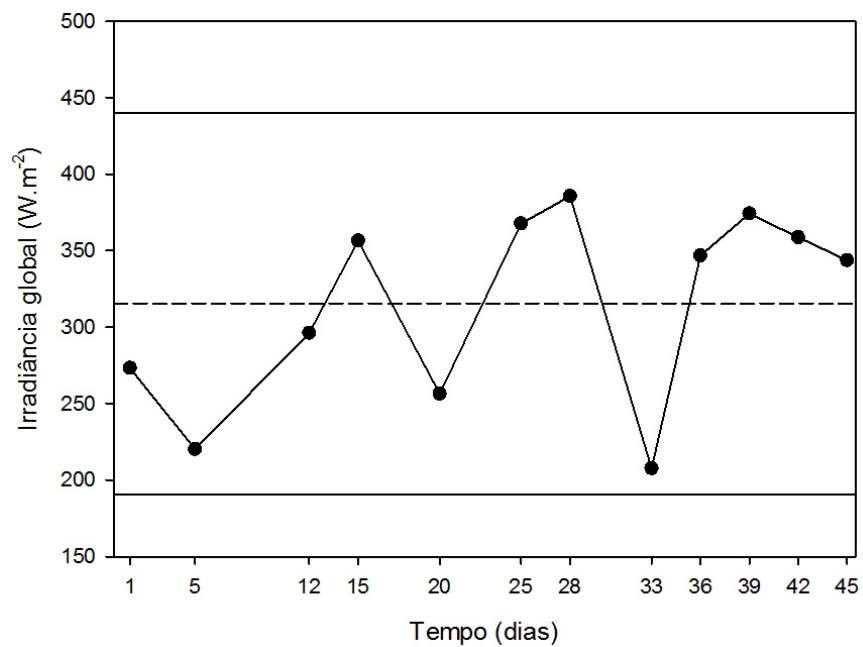


Figura 7 Valores de irradiância global (W.m^{-2}) ao longo de 45 dias de experimento nos meses de julho a agosto de 2012. As linhas contínuas indicam valores de desvio-padrão (2σ) máximos (linha superior) e mínimos (linha inferior), enquanto que a linha tracejada são valores de mediana

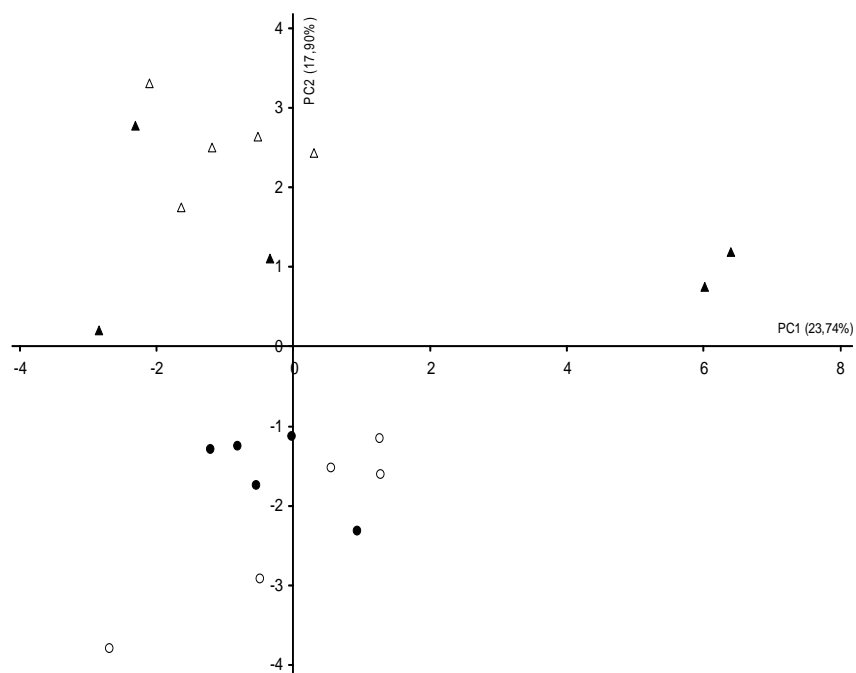
APÊNDICE B- Análises de componentes principais

Figura 1 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) em todas as espécies estudadas após um dia de suspensão hídrica. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos de Jatobá

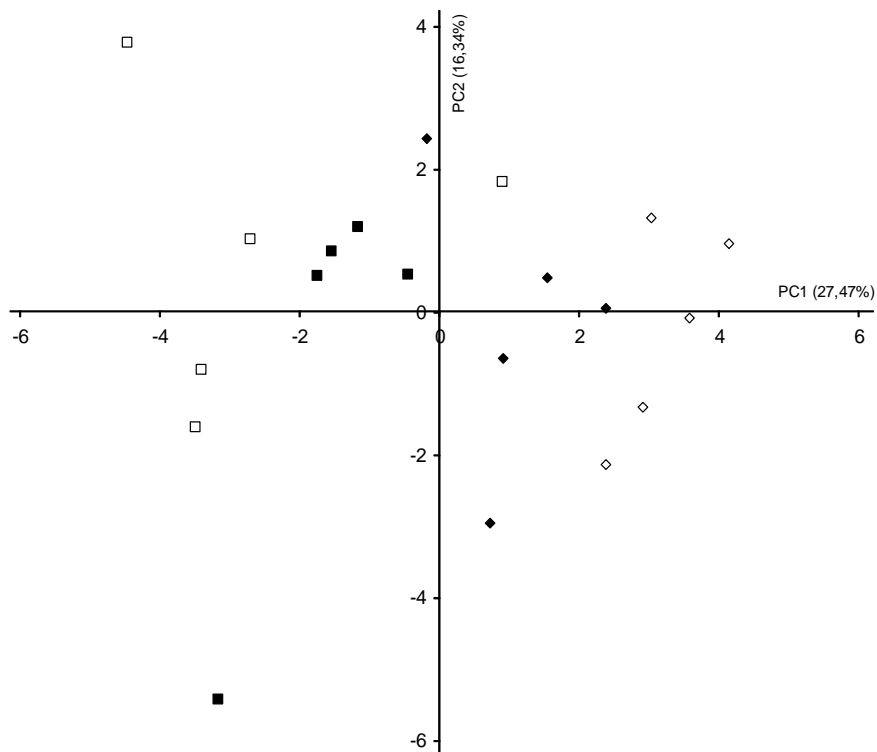


Figura 2 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) em todas as espécies estudadas após um dia de suspensão hídrica. Os losangos representam as amostras de Ipê e os quadrados de Eucalipto

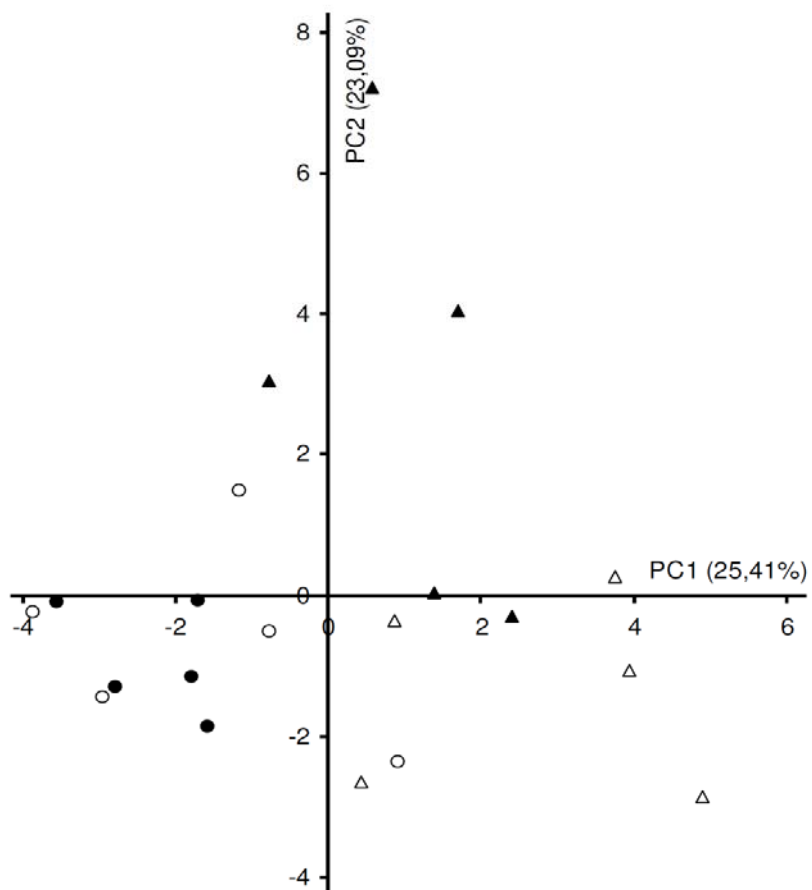


Figura 3 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) em todas as espécies estudadas após cinco dias de suspensão hídrica. Os círculos representam as amostras de Caffeiro e os triângulos de Jatobá

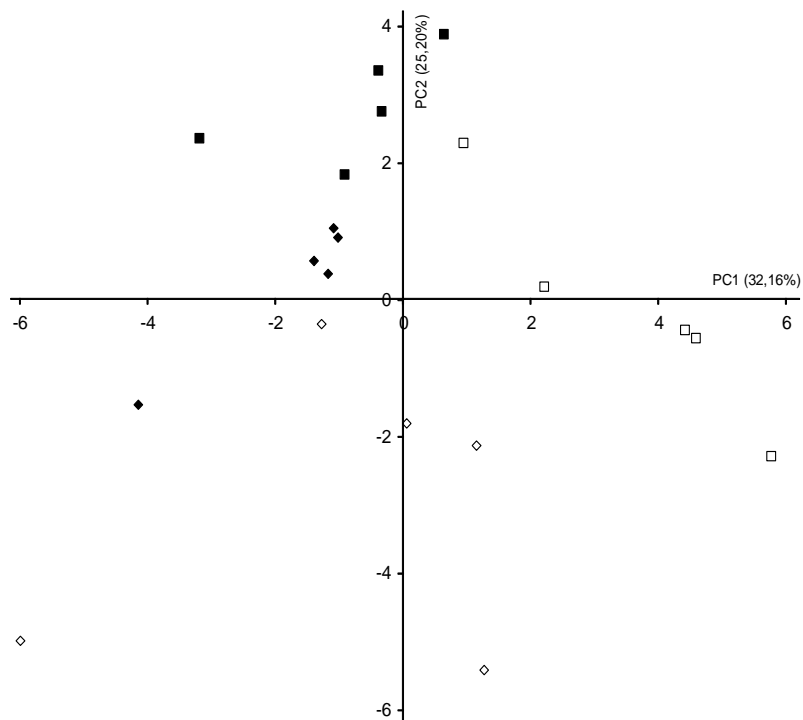


Figura 4 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) em todas as espécies estudadas após cinco dias de suspensão hídrica. Os círculos representam as amostras de Caféiro, os triângulos de Jatobá, os losangos de Ipê e os quadrados de Eucalipto

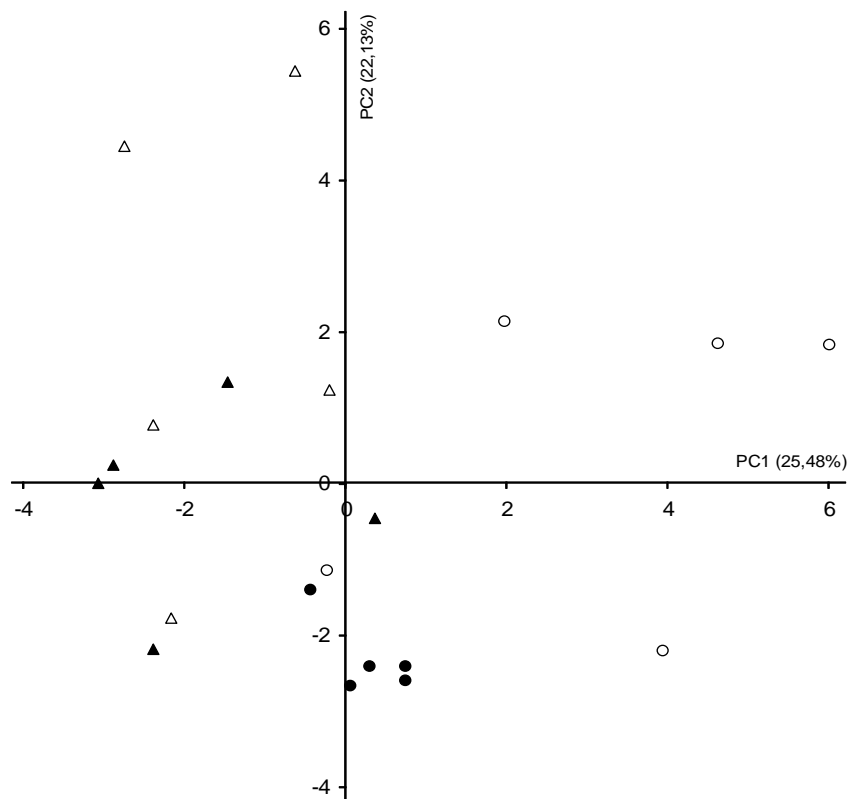


Figura 5 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após doze dias de suspensão hídrica. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá

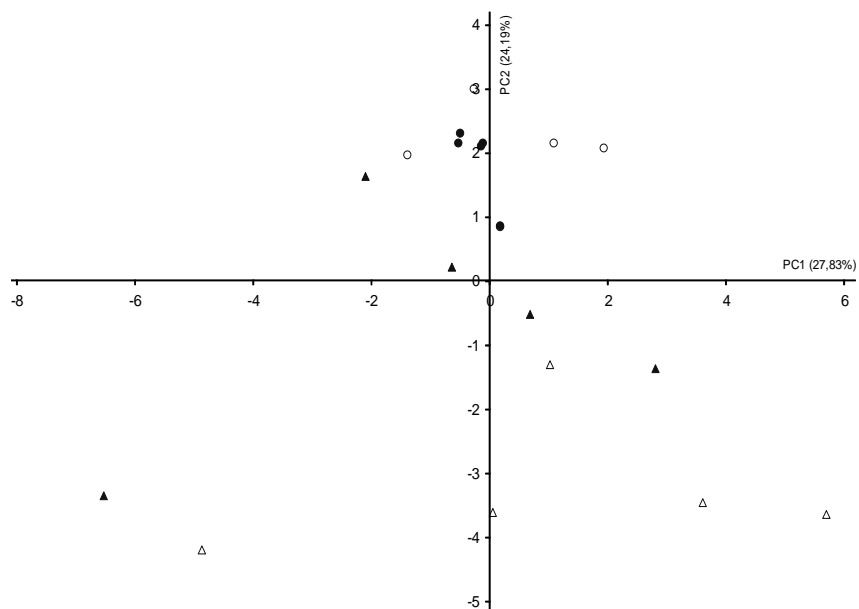


Figura 6 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após três dias de reirrigação. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá

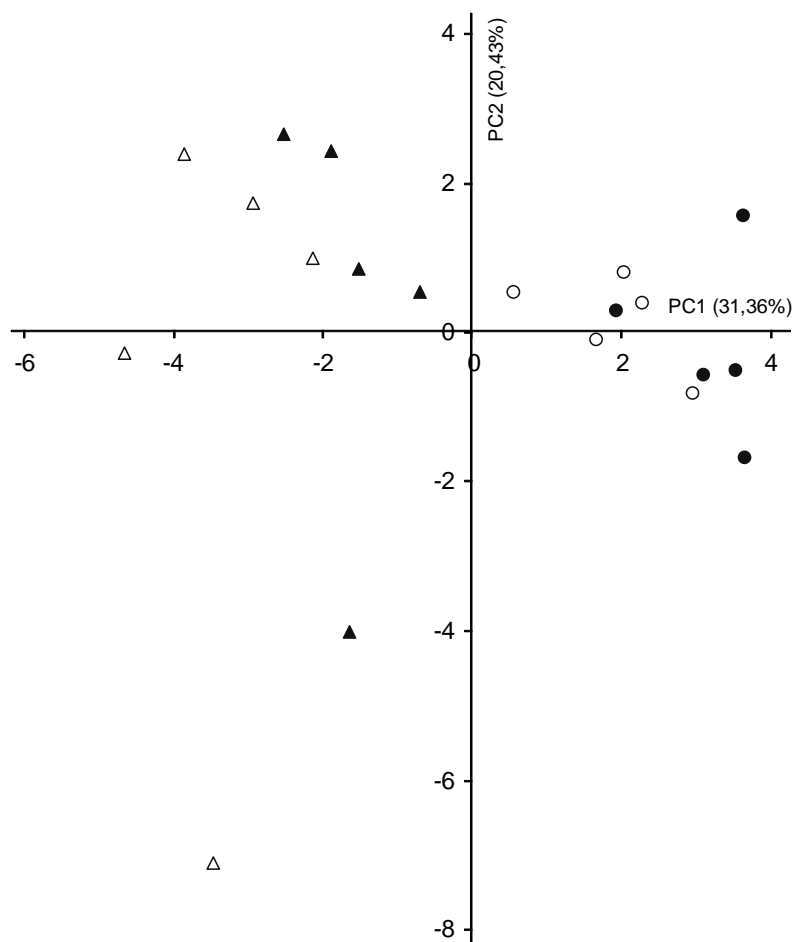


Figura 7 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após oito dias de reirrigação. Os círculos representam as amostras de Caféiro e os triângulos as de Jatobá

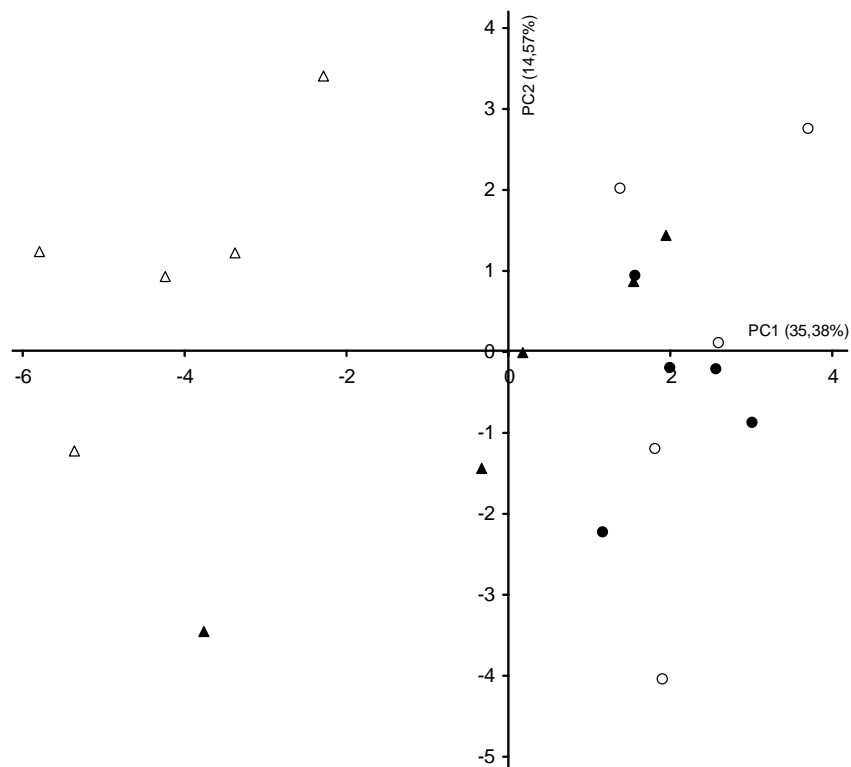


Figura 8 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após treze dias de reirrigação. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá

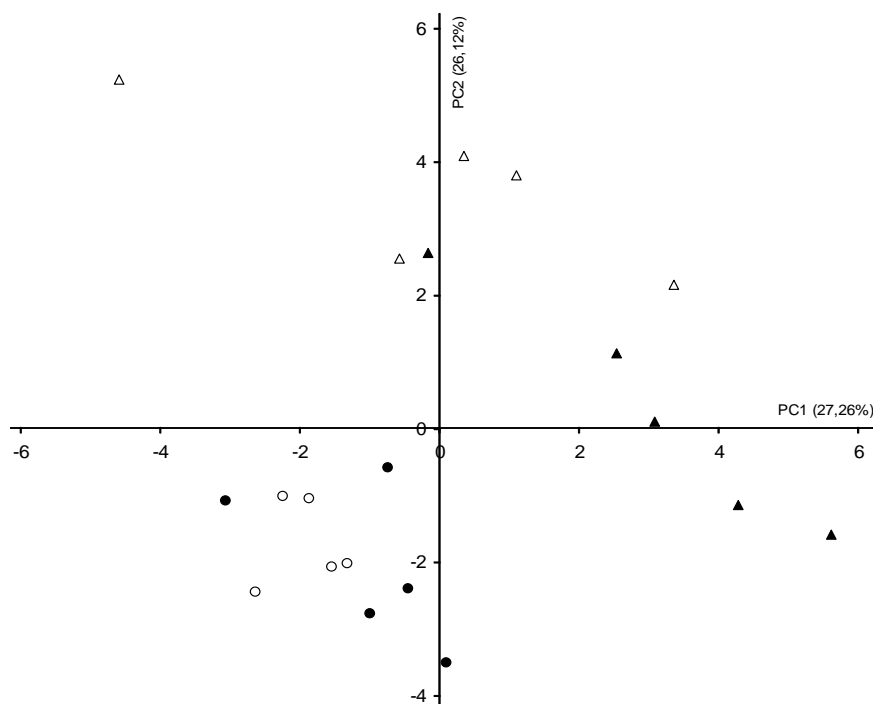


Figura 9 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após três dias de suspensão hídrica. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá

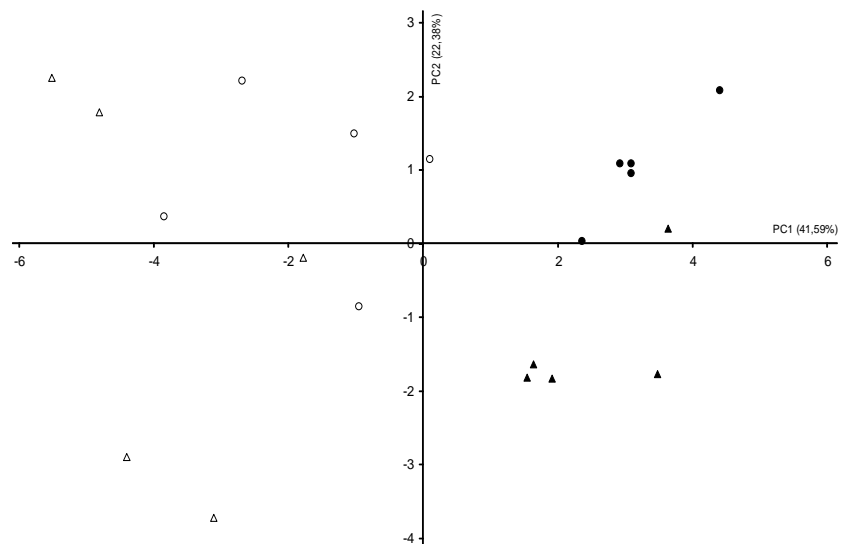


Figura 10 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após oito dias de suspensão hídrica. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá

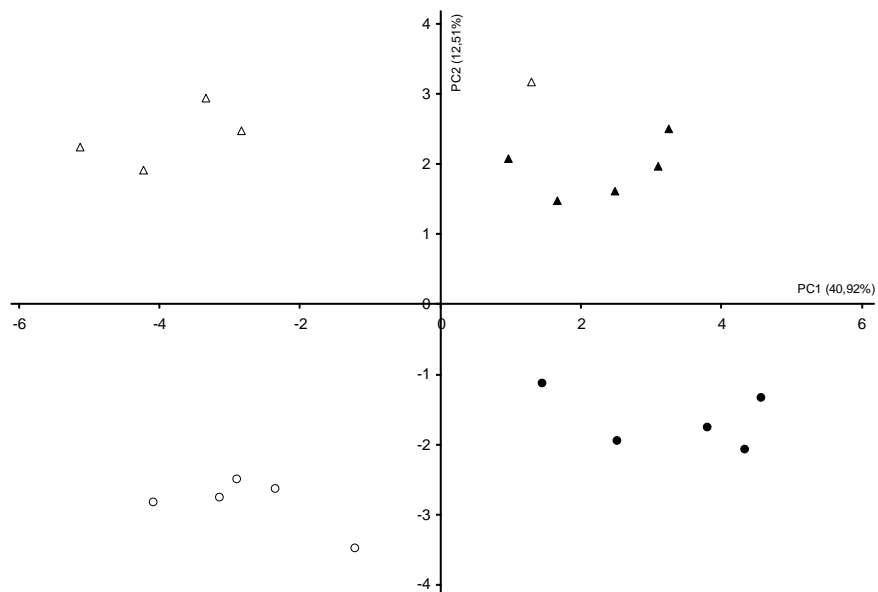


Figura 11 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após onze dias de suspensão hídrica. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá

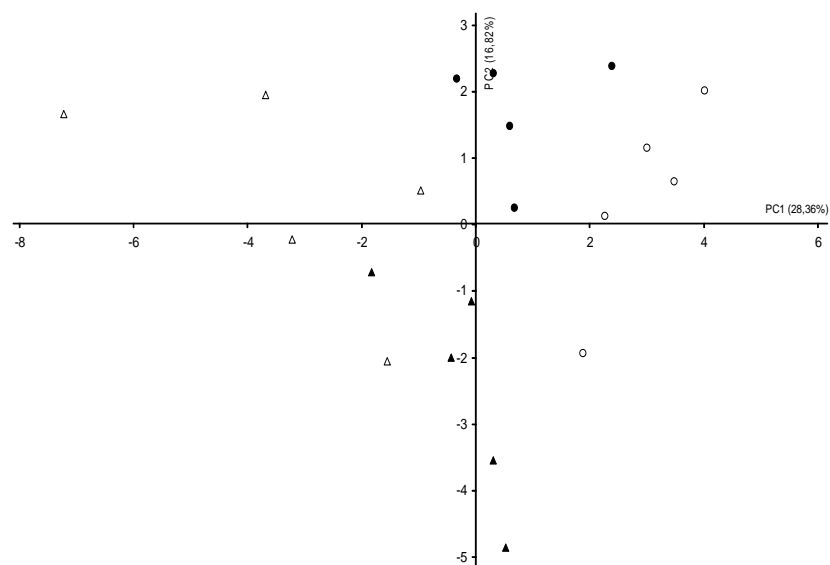


Figura 12 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após três dias de reirrigação. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá

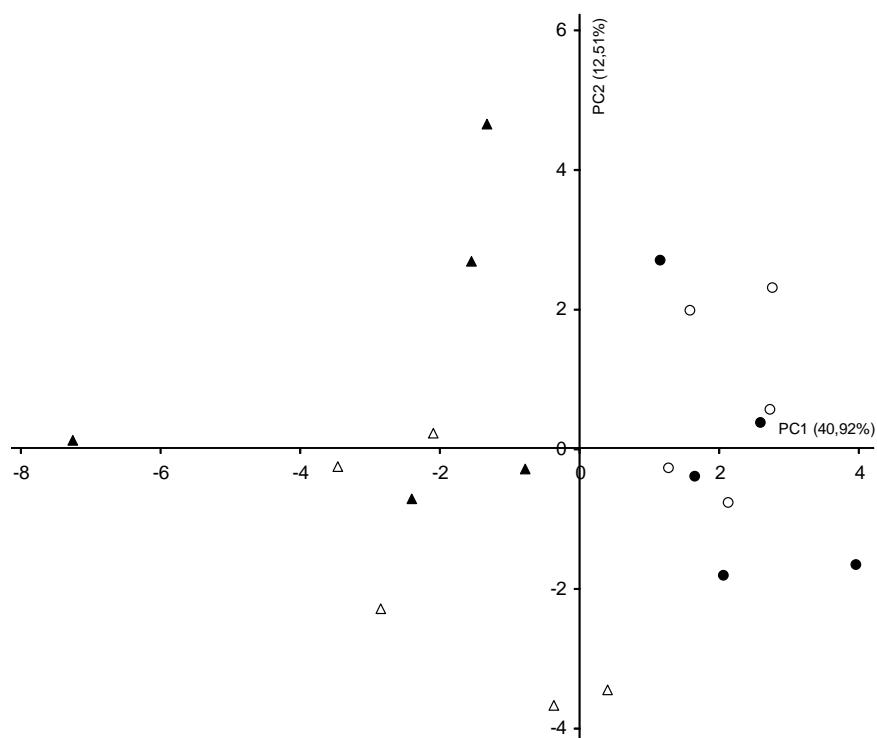


Figura 13 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após seis dias de reirrigação. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá

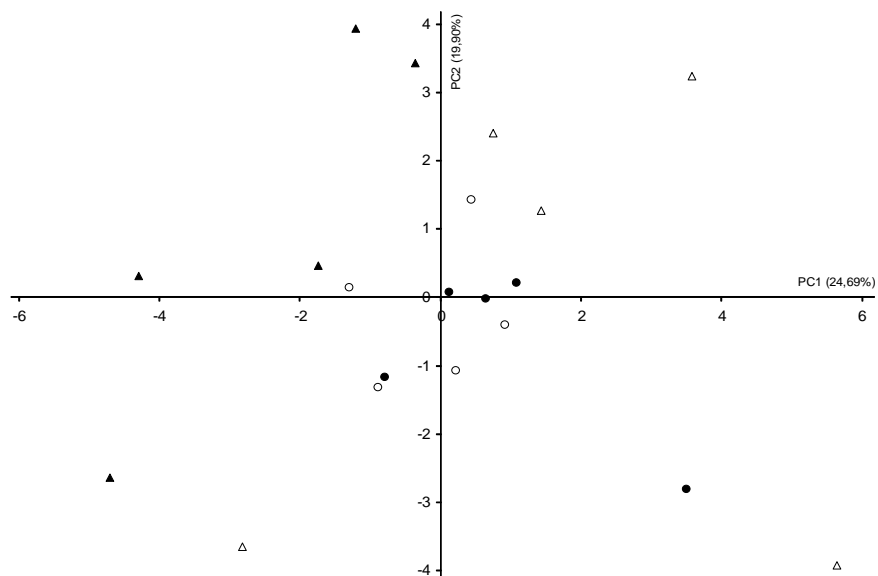


Figura 14 Análise de componente principal – primeira (PC1) versus segunda componente principal (PC2) realizada para as variáveis fisiológicas medidas nos tratamentos controle (símbolos fechados) e sob déficit hídrico (símbolos abertos) para as espécies sempre-verdes após nove dias de reirrigação. Os círculos representam as amostras de Cafeeiro e os triângulos as de Jatobá