

SONIA HELENA MONTEIRO DOS SANTOS

**COMPORTAMENTO FISIOLÓGICO DE PLANTAS JOVENS DE
ESPÉCIES FLORESTAIS SOB DIFERENTES REGIMES DE
ÁGUA NO SOLO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Pós-Graduação em Agronomia, Área de Concentração Fisiologia Vegetal, para obtenção do Grau de "MESTRE".

Orientadora

Profª Drª ÂNGELA MARIA SOARES

**LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL
1996**

**FICHA CATALOGRÁFICA PREPARADA PELA SEÇÃO DE CLASSIFICAÇÃO E
CATALOGAÇÃO DA BIBLIOTECA CENTRAL DA UFLA**

Santos, Sônia Helena Monteiro dos

Comportamento fisiológico de plantas jovens de espécies florestais sob diferentes regimes de água no solo / Sônia Helena Monteiro dos Santos. -- Lavras : UFLA, 1996.

117 p. il.

Orientador: Ângela Maria Soares.

Dissertação (Mestrado) - UFLA.

Bibliografia.

1. Essência florestal - Estresse hídrico. 2. Deficiência hídrica. 3. Fisiologia vegetal. 4. Crescimento. 5. Característica biofísica. 6. Característica bioquímica. 7. Solo. 8. Aclimação. 9. Cordia goeldiana. 10. Sclerolobium paniculatum. 11. Acácia. 12. Senna macranthera. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD-634.97

SONIA HELENA MONTEIRO DOS SANTOS

**COMPORTAMENTO FISIOLÓGICO DE PLANTAS JOVENS DE
ESPÉCIES FLORESTAIS SOB DIFERENTES REGIMES DE
ÁGUA NO SOLO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Pós-Graduação em Agronomia, Área de Concentração Fisiologia Vegetal, para obtenção do Grau de "MESTRE".

APROVADA em 08 de março de 1996.



Prof. Dr. LUIZ EDSON MOTA DE OLIVEIRA
Presidente



Prof. Dr. MANOEL ALVES DE FARIA



Dr. CLÁUDIO JOSÉ REIS DE CARVALHO

*À memória de minha mãe,
responsável pela minha formação, e
quem me ensinou a tirar de todos os
acontecimentos da vida,
lições que me elevam.*

Dedico

*"Se as cidades forem destruídas
e os campos forem conservados,
as cidades ressurgirão, mas
se queimarem os campos e
conservarem as cidades estas
não sobreviverão".*

Benjamin Franklin

SUMÁRIO

	página
LISTA DE QUADROS	i
LISTA DE FIGURAS	ii
RESUMO	v
SUMMARY	vi
1. INTRODUÇÃO	1
2. REFERENCIAL TEÓRICO	4
2.1. Planta e o déficit hídrico	4
2.2. Respostas fisiológicas associadas ao déficit hídrico no solo	6
3. MATERIAL E MÉTODOS	26
3.1. Aspectos gerais	26
3.1.1. Época e localização do experimento	26
3.1.2. Material vegetal	27
3.2. Formação de mudas	28
3.3. Instalação e condução do experimento	30
3.4. Avaliação das características associadas ao déficit hídrico.....	35

3.4.1. Características biofísicas	35
3.4.2. Características bioquímicas	38
3.4.2.1. Preparo do material vegetal e extração	38
3.4.2.2. Dosagens	41
a) Aminoácidos totais	41
b) Açúcares redutores	42
c) Açúcares solúveis totais	43
d) Proteínas totais	44
3.4.3. Características de crescimento	44
3.5. Delineamento experimental e análise estatística ...	45
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	48
4.1. Características biofísicas	48
4.1.1. Potencial hídrico (Ψ_{wf}) e teor relativo de água foliar (TRA_f) em acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi- branco.....	48
4.1.2. Condutância estomática em acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi- branco	54
4.1.3. Variação diurna da condutância estomática em acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi-branco	66
4.2. Características bioquímicas	75
4.2.1. Proteínas versus aminoácidos totais e açúcares solúveis totais versus açúcares redutores	75
a) Acácia mangium	75
b) Taxi-branco	78
c) Fedegoso	80

d) Freijó-cinza	81
4.3. Características de crescimento	83
4.3.1. Comprimento foliar	83
4.3.2. Comprimento do caule	88
4.3.3. Distribuição de matéria seca entre parte aérea e raízes	93
5. CONCLUSÕES	99
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	101
APÊNDICE	112
LISTA DE QUADROS DO APÊNDICE	113

LISTA DE QUADROS

quadro

página

- 1 Valores da razão Raiz/Parte aérea de plantas de freijó-cinza, taxi-branco, acácia mangium e fedegoso, em diferentes condições hídricas, ao final do experimento. UFLA, Lavras - MG, 1996.

98

LISTA DE FIGURAS

figura		página
1	Médias semanais de umidade relativa do ar e das temperaturas do ar máximas, médias e mínimas, registradas no interior da casa de vegetação durante a condução do experimento (abril-junho/94)	34
2	Potencial hídrico (Ψ_{wf}) e teor relativo de água foliar (TRA_f) em plantas de acácia mangium e fedegoso, com e sem rega, avaliados entre as 6:00 e 7:00 h, durante o período de 28/04 a 11/05/94. Média de três plantas	49
3	Potencial hídrico (Ψ_{wf}) e teor relativo de água foliar (TRA_f) em plantas de freijó-cinza e taxi-branco, com e sem rega, avaliados entre as 6:00 e 7:00 h, durante o período de 10/06 a 19/07/94. Média de três plantas	51
4	Condutância estomática em plantas de acácia mangium e fedegoso, com e sem rega, avaliada entre as 11:00 e 12:00 h, durante o período de 28/04 a 11/05/94. Média de quatro plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes)	55
5	Radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV), registrados entre as 11:00 e 12:00 h, durante o período de 28/04 a 11/05/94. Média de 16 observações	57

6	Condutância estomática em plantas de freijó-cinza e taxi-branco, com e sem rega, avaliada entre as 11:00 e 12:00 h, durante o período de 10/06 a 19/07/94. Média de quatro plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes)	60
7	Radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV), registrados entre as 11:00 e 12:00 h, durante o período de 10/06 a 07/07/94 (A) e de 10/06 a 19/07/94 (B). Média de 16 observações	61
8	Condutância estomática em plantas de acácia mangium e fedegoso, com e sem rega, no dia 11/05/94 (treze dias após a suspensão da rega). Média de quatro plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes)	67
9	Radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV), ao longo do dia 11/05/94. Média de 16 observações.	68
10	Condutância estomática em plantas de freijó-cinza e taxi-branco, com e sem rega, respectivamente nos dias 07 e 15/07/94 (27 e 35 dias após a suspensão da rega). Média de quatro plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes)	71
11	Radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV), ao longo dos dias 07 (A) e 15/07/94 (B). Média de oito observações (eixo das ordenadas em escalas diferentes)	73
12	Teores de proteínas (PNT) e aminoácidos totais (AAT) em folhas expandidas de plantas de acácia mangium, taxi-branco, fedegoso e freijó-cinza, submetidas aos tratamentos com e sem rega (média de dez plantas para freijó-cinza e taxi-branco; e cinco plantas para acácia mangium e fedegoso). Letras iguais por composto orgânico não diferem entre si, pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade	76

13	Teores de açúcares solúveis totais (AST) e açúcares redutores (AR) em folhas expandidas de plantas de acácia mangium, taxi-branco, fedegoso e freijó-cinza, submetidas aos tratamentos com e sem rega (média de dez plantas para freijó-cinza e taxi-branco; e cinco plantas para acácia mangium e fedegoso). Letras iguais por composto orgânico não diferem entre si, pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade	77
14	Comprimento foliar de plantas de acácia mangium e fedegoso, com e sem rega, no período de 28/04 a 14/05/94. Média de cinco plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes)	84
15	Comprimento foliar de plantas de freijó-cinza e taxi-branco, com e sem rega, no período de 10/06 a 27/07/94. Média de dez plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes)	85
16	Comprimento do caule de plantas de acácia mangium e fedegoso, com e sem rega, no período de 28/04 a 14/05/94. Média de cinco plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes)	89
17	Comprimento do caule de plantas de freijó-cinza e taxi-branco, com e sem rega, no período de 10/06 a 01/08/94. Média de dez plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes)	90
18	Distribuição percentual de matéria seca (DMS) entre parte aérea e raízes em plantas de acácia mangium e fedegoso, submetidas aos tratamentos com e sem rega (média de cinco plantas). Letras iguais por segmento de planta não diferem entre si, pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade	94
19	Distribuição percentual de matéria seca (DMS) entre parte aérea e raízes em plantas de freijó-cinza e taxi-branco, submetidas aos tratamentos com e sem rega (média de cinco plantas). Letras iguais por segmento de planta não diferem entre si, pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade	95

RESUMO

SANTOS, Sonia Helena Monteiro dos. **Comportamento fisiológico de plantas jovens de espécies florestais sob diferentes regimes de água no solo.** Lavras: UFLA, 1996. 117p. (Dissertação-Mestrado em Agronomia/Fisiologia Vegetal).*

Nesta pesquisa foi estudado o efeito de dois regimes de água no solo sobre o comportamento fisiológico de plantas jovens de acácia mangium (*Acacia mangium* Willd), fedegoso (*Senna macranthera* (Collad.), freijó-cinza (*Cordia goeldiana* Huber) e taxi-branco (*Sclerolobium paniculatum* Vogel); para obter informações sobre tolerância das mesmas à escassez hídrica. A pesquisa foi conduzida em casa de vegetação na Universidade Federal de Lavras, Lavras - Minas Gerais. As plantas foram cultivadas em vasos com latossolo vermelho escuro distrófico, textura argilosa. O delineamento experimental foi de blocos ao acaso, com cinco repetições para acácia mangium e fedegoso e dez para freijó-cinza e taxi-branco e dois tratamentos: Suspensão e manutenção da rega. Foram avaliados a condutância estomática, teor relativo de água, potencial hídrico foliar, comprimento do caule e da folha, produção de matéria seca, teor de aminoácidos, proteínas, açúcares solúveis totais e redutores. Acácia mangium apresentou maior sensibilidade à escassez hídrica, seguida do fedegoso, não sendo indicadas para áreas com veranicos severos. Freijó-cinza apresentou características de tolerância ao estresse hídrico, podendo ser considerada adequada para áreas sujeitas à estiagens mais intensas. Taxi-branco apresentou maior capacidade para suportar o déficit de água, sendo recomendado para regiões sujeitas à deficiência hídrica.

*Orientador: Ângela Maria Soares. Membros da banca: Luiz Edson Mota de Oliveira, Manoel Alves de Faria e Cláudio José Reis de Carvalho.

SUMMARY

PHYSIOLOGICAL BEHAVIOR OF YOUNG PLANTS OF FOREST SPECIES UNDER DIFFERENT CONDITIONS OF SOIL MOISTURE.

The effects of two conditions of soil moisture on the physiological behavior of young plants of *Acácia mangium* (*Acacia mangium* Willd), fedegoso (*Senna macranthera* Collad.), freijó-cinza (*Cordia goeldiana* Huber) and taxi-branco (*Sclerolobium paniculatum* Vogel) were studied to obtaining information about the tolerance mechanisms of these species by withholding water. The research was conducted in greenhouse at the Federal University of Lavras, Lavras - Minas Gerais. The plants were cultivated in planting pots containing dark red dystrophic latosol, with a clay texture. The statistical design was randomized blocks with five replications per block for acácia mangium and fedegoso, and ten replications for freijó-cinza and taxi-branco. There were two treatments: stop watering; and maintenance of watering. Each plot had one potted plant, except to freijó-cinza which had two plants per pot. Stomatal conductance, relative water content, water potential of leaves, length of the stem and leaf, production of dry material, level of amino-acids, proteins, total soluble and reducing sugars were evaluated. The greatest sensibility to water shortage was shown by acácia mangium, followed by fedegoso, which are therefore not suitable for areas with severe dry spells. Freijó-cinza was more tolerant to water stress, and could be adequate for areas having to intense dry periods. Taxi-branco had the greatest capacity to support water deficits, and could be recommended for regions subject to water deficiencies.

1. INTRODUÇÃO

No momento em que a preocupação com a devastação florestal é cada vez maior, provocar a formação de uma mata secundária ou mesmo reconstituí-la é uma alternativa que parece extremamente válida. Assim sendo, é necessário que se desenvolvam programas de regeneração de florestas e/ou recuperação de áreas degradadas tanto com espécies nativas quanto exóticas de valor não somente econômico como ecológico, antes que elas desapareçam por completo. Deste modo, o plantio de espécies florestais, seja com finalidade econômica ou conservacionista, requer uma série de estudos prévios de suas características fisiológicas e exigências quanto a sua adaptabilidade ao meio ambiente, sobretudo na fase jovem.

As plantas dependem de certas condições existentes no ambiente em que se desenvolvem, como a disponibilidade de água, nutrientes e outros fatores que normalmente são desconhecidos. A baixa disponibilidade de água no solo, que é considerada uma das

principais condições de estresse do ambiente, por ser responsável por várias alterações fisiológicas é capaz de influenciar de maneira significativa o crescimento e a sobrevivência das plantas.

Embora existam muitos estudos conduzidos com o objetivo de avaliar a tolerância das plantas ao déficit hídrico, a maioria das pesquisas tem dado ênfase às espécies anuais de determinadas regiões e de interesse apenas econômico, em detrimento das espécies florestais. Os estudos sobre o comportamento de plantas lenhosas principalmente na fase jovem, quando submetidas às condições de déficit hídrico são imprescindíveis para selecionar espécies tolerantes e/ou resistentes à baixa disponibilidade de água no solo, sobretudo aquelas capazes de serem utilizadas em áreas degradadas que apresentam estação de seca definida ou em áreas sujeitas a veranicos.

A importância e a carência de informações sobre o assunto ora abordado foram fundamentais para o desenvolvimento da presente pesquisa, que teve como propósito:

- a) Estudar determinadas características biofísicas e bioquímicas de plantas jovens de duas espécies florestais que ocorrem na Amazônia, de uma exótica às regiões brasileiras e uma nativa da região de Minas Gerais, quando submetidas às condições de déficit hídrico no solo.
- b) Obter informações sobre o mecanismo de tolerância e/ou resistência das espécies estudadas às condições de baixa

disponibilidade de água no solo, a fim de dar subsídios à seleção, aclimatação e posterior utilização dessas em áreas degradadas.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1. Planta e o déficit hídrico.

A água e temperatura isoladamente ou não, afetam as plantas de uma forma direta ou indireta, e na maioria das vezes atuam em combinação com outros fatores ambientais. Para alguns autores a água é um dos fatores mais importantes do meio ambiente que afeta o crescimento e sobrevivência das plantas. A literatura tem abordado amplamente alguns aspectos fundamentais da escassez desse elemento para as plantas, bem como as respostas fisiológicas desses vegetais à baixa disponibilidade hídrica no solo.

O estresse hídrico que é comumente atribuído à seca, se desenvolve quando a perda de água excede a absorção em intensidade suficiente para causar dentre outros, o decréscimo no conteúdo de água da planta, a redução do turgor e consequentemente o decréscimo na expansão celular e alteração de vários processos fisiológicos essenciais, podendo modificar

também a morfologia, a anatomia e os componentes bioquímicos da mesma. Esse estresse pode ser causado pela rápida transpiração ou lenta absorção de água, ou ainda pela combinação de ambos, em época quente ou seca (Kozlowski, Kramer e Pallardy, 1991).

Uma das primeiras respostas da planta à deficiência hídrica no solo é limitar o consumo de água, reduzindo as perdas e a taxa de desenvolvimento da área transpiratória. Essas respostas não são necessariamente uma consequência do estresse hídrico foliar, mas possivelmente previnem ou ao menos atrasam a redução no teor de água foliar, o qual pode ocasionar danos irreversíveis (Zhang e Davies 1989).

Quando a demanda evaporativa é elevada, toda planta ao transpirar experimenta um certo déficit hídrico, que sendo de curta duração não afeta o crescimento e desenvolvimento da mesma. Assim, deve ser diferenciado o déficit que ocorre ao longo do dia ocasionado pela transpiração, daquele que atua em um período mais longo, o qual provoca o esgotamento progressivo de água do solo e reduz o crescimento e a produção vegetal (Jones 1983, Berengena 1987). Para esse último autor, as plantas sofrem déficit hídrico quando ocorre redução do potencial de água em um nível tal, que afete o funcionamento normal dos processos fisiológicos.

A escassez de água não provoca os mesmos efeitos nas fases vegetativa e reprodutiva do vegetal. Assim sendo, Laffray e Louguet (1990) dizem que deve ser dada atenção ao estágio do ciclo de vida da planta, no qual a seca ocorre. Muitos estudos

subestimam esse fator, especialmente quando as plantas estão crescendo em condições controladas.

A análise do balanço da água em uma planta e por conseguinte o seu uso, requer dentre outros parâmetros, referências sobre a umidade do solo, profundidade de raízes e resposta estomática à difusão de vapor d'água (Hsiao et al. 1984). Por esse motivo, serão feitas algumas abordagens a respeito de determinadas variáveis de resposta, que influenciam na tolerância e resistência à baixa disponibilidade de água no solo, e funcionam ainda como indicadores do comportamento fisiológico da planta nas condições de estresse hídrico.

2.2. Respostas fisiológicas associadas ao déficit hídrico no solo.

Muitos pesquisadores têm dado preferência às determinações do potencial hídrico total na planta por ser uma medida prática e por influenciar mais diretamente os processos metabólicos que qualquer outro parâmetro de avaliação do estresse hídrico (Millar, Gardner e Goltz, 1971 citado por Faria 1990). Entretanto, Sinclair e Ludlow (1985) criticam o uso dessa característica devido a dificuldade em relacioná-la com os processos metabólicos, e por esse motivo propuseram que a condição da água na planta deva ser avaliada em termos de

alteração de volume celular, expresso como teor relativo de água. Por outro lado, Kramer (1988) mesmo reconhecendo que a determinação do teor relativo de água seja um método simples para monitorar o estado de hidratação da planta, critica essas medidas pela impossibilidade de correlacioná-las termodinamicamente com a condição hídrica do solo. Klar (1984) afirma que para um método obter sucesso, ele deve ter confiabilidade, rapidez, precisão e facilidade nas medições. Este mesmo autor estudando métodos para detectar resistência à seca em trigo, concluiu que a câmara de pressão é aplicável a determinação dos potenciais da água nas folhas dessa espécie; que o método pressão-volume é viável para a determinação dos teores relativos de água e dos potenciais osmóticos e de turgescência das folhas, além de se prestar à seleção de plantas resistentes à seca.

Embora o potencial hídrico total seja a variável mais frequentemente considerada nos estudos sobre o comportamento estomático, e tido como o responsável pelo controle direto da perda de água da planta, essa função é atribuída aos reguladores hormonais e a pressão de turgor nas células-guardas (Winkel e Rambal 1990).

Em estudos realizados com seringueira, Cascardo (1993) comenta que as variações ocorridas no potencial hídrico foram muito mais acentuadas que as do teor relativo de água, mostrando uma sensibilidade do primeiro às variações das condições do ambiente.

Freire (1990) avaliando plantas de feijoeiro (cultivar macarrão rasteiro), constatou que essa cultivar foi mais tolerante ao estresse hídrico, por manter maior teor relativo de água para um determinado potencial hídrico foliar. Fato que indica uma maior elasticidade das paredes celulares e maior habilidade dessa cultivar para resistir aos efeitos depressivos de perda de água dos tecidos.

Plantas de *Eucalyptus camaldulensis* não irrigadas por 49 dias apresentaram potenciais hídricos mais baixos durante o dia, porém ao longo da noite recuperaram as condições hídricas. Essa capacidade de manter potenciais hídricos mais altos, mesmo sob extremos de deficiência hídrica na superfície do solo, sugere que essas plantas devem possuir raízes bastante profundas, atingindo maior umidade em níveis mais profundos do subsolo (Reis e Hall 1987).

Abrams, Schultz e Kleiner (1990) avaliando ao amanhecer o potencial hídrico foliar em espécies lenhosas xéricas (*Quercus prinus* e *Q. ilicifolia*) e mészicas (*Q. rubra* e *Castana dentata*) por ocasião do período de seca, atribuíram os resultados não diferenciados à similaridade na profundidade de raízes efetivas entre as árvores.

Uma característica amplamente utilizada em estudos das relações água-planta é a condutância estomática, pois os estômatos ocupam uma posição chave na rota de trocas gasosas entre a planta e a atmosfera (Kramer 1963). A condutância

estomática é determinada pelo balanço do turgor entre células-guardas e células subsidiárias, porém os componentes de pressão, particularmente o potencial de turgor das células guardas são difíceis de serem medidos e raramente são registrados (Ludlow 1980).

A resposta da planta ao estresse hídrico envolve vários mecanismos além da regulação estomática, que atuam por mais tempo (Rambal 1988), como a resistência hidráulica ao fluxo de água entre raízes e folhas e a proporção raiz/parte aérea, os quais poderiam também proporcionar uma explicação nas diferenças existentes entre as relações hídricas entre cultivares (Winkel e Rambal 1990).

Em solos secos, a absorção de água pela planta é consideravelmente reduzida pelo decréscimo da diferença do potencial hídrico entre as raízes e o solo e também pelo aumento da resistência ao movimento da água nesse solo em direção as raízes (Kozlowski, Kramer e Pallardy, 1991). Sob baixa disponibilidade de água no solo ou em presença de grande demanda hídrica, a planta se utiliza do fechamento dos estômatos, que é um dos principais mecanismos de controle de perda d'água (Coelho 1980; Izquierdo e Hosfield 1981; Fiscus, Wuillshleger e Duke, 1984). Esse fechamento dá início a uma série de processos potencialmente prejudiciais à fotossíntese, através do aumento da resistência à difusão do gás carbônico e água.

O fechamento estomático é um efeito primário do estresse hídrico moderado, e o decréscimo observado nas taxas fotossintéticas sob essas condições é com frequência devido principalmente a uma redução na concentração do CO_2 dentro da folha. Diferenças genéticas na resposta estomática ao déficit hídrico e a variabilidade na capacidade do mesófilo para a fotossíntese, têm sido reportadas e podem potencialmente serem usadas para selecionar genótipos com maior eficiência do uso da água (Castonguay e Markhart III 1992).

As respostas de condutância estomática ao estresse hídrico varia entre as espécies e com as condições ambientais (Whitehead 1980; Laffray e Louguet 1990). Para Begg e Turner (1976), tanto a condutância estomática como o potencial hídrico da planta além de variar com as espécies, condições de crescimento e do ambiente, podem variar ainda com o estágio de desenvolvimento e intensidade do estresse hídrico experimentado pela mesma.

Dentre os fatores ambientais que afetam a abertura estomática são destacados a radiação solar, o déficit de pressão de vapor atmosférico e a temperatura do ar (Whitehead 1980; Winkel e Rambal 1990). É difícil de separar o efeito da umidade do ar sobre a condutância estomática, visto que o déficit de pressão de vapor e a temperatura do ar são correlacionados entre si.

A resposta estomática à umidade do ar exerce uma função determinante em plantas que não toleram a desidratação, as quais evitam o baixo potencial hídrico por um controle sensível da perda de água das folhas (Ludlow 1980). Por meio desse mecanismo, a perda por transpiração é limitada contribuindo para aumentar a eficiência do uso de água diário (Winkel e Rambal 1990).

O efeito aditivo das variáveis ambientais é mais do que um efeito individual, isto é, a radiação causa um aumento na temperatura, a qual por sua vez afeta o déficit de pressão de vapor e indiretamente influencia a regulação estomática (Meinzer et al. 1993). A resposta estomática à radiação solar é influenciada por vários fatores internos como concentração de CO_2 , equilíbrio hormonal das folhas, condição hídrica e condição anterior de crescimento da planta, os quais levam à relações bastante variáveis entre condutância e radiação solar. A idade e a posição da folha na copa também exercem influência sobre o comportamento estomático (Field 1987).

Em trabalhos com *Tectona grandis* e *Gmelina arborea*, durante a estação seca da Nigéria, Whitehead, Okali e Fasehun (1981) constataram que em ambas as espécies, no início da manhã a condutância estomática aumentava rapidamente e decrescia após o meio-dia. Dolman e Van den Berg (1988) atribuem que a causa dessa variação no mecanismo dos estômatos durante o dia é devido principalmente à radiação solar e ao déficit de pressão de vapor da atmosfera.

Em estudos com *Anacardium excelsum*, Meinzer et al. (1993) observaram um decréscimo brusco da condutância estomática em resposta ao aumento da demanda evaporativa imposta na superfície da folha. Foi constatado ainda, que a condutância mais elevada durante a estação úmida foi compatível com a umidade ambiental mais elevada e com a demanda evaporativa reduzida.

Conforme Laffray e Louquet (1990), as respostas estomáticas ao aumento do déficit de pressão de vapor podem ser uma vantagem para as espécies que precisam tolerar a escassez de água. Os mesmos autores enfatizam que o comportamento estomático não é tão fácil de ser entendido como se imagina e mencionam ainda que a resistência à seca é complexa com várias possibilidades de mecanismos adaptativos.

De acordo com Meyer e Green (1981), ao longo do dia ocorre a diminuição da umidade e aumento da temperatura ocasionando maior correspondência do mecanismo estomático pelo déficit de pressão de vapor (DPV) do que pela radiação solar, podendo variar desde o início até o final da tarde. Muitas espécies independente do potencial hídrico foliar fecham os estômatos em resposta ao aumento no DPV entre a folha e o ar atmosférico (Jones 1983; Laffray e Louquet 1990). Além disso, os estômatos das folhas submetidas ao estresse hídrico podem ser mais sensíveis as mudanças de DPV (Laffray e Louquet 1990). Jones (1983), ressalta ainda que a grandeza da resposta estomática ao

aumento do DPV depende também da espécie, das condições de crescimento e, principalmente, da turgescência da planta.

Em estudos sobre deficiência hídrica em plantas de *Phaseolus acutifolius* e *Phaseolus vulgaris*, Castonguay e Markhart III (1992) verificaram nitidamente a sensibilidade estomática dessas espécies ao déficit de pressão de vapor. A condutância estomática decresceu rapidamente sob influência de um déficit de pressão de vapor elevado. Esses autores observaram que a condutância do *Phaseolus acutifolius*, permaneceu consistentemente mais elevada do que a do *P. vulgaris*, para todos os déficit de pressão de vapor.

As características morfológicas e especialmente a densidade e a distribuição espacial dos estômatos nas superfícies adaxial e abaxial das folhas, podem afetar a sensibilidade dos mesmos quanto à variação da pressão de vapor de água na atmosfera. Essa sensibilidade dos estômatos à umidade, pode ser considerada uma vantagem para as plantas que precisam suportar um longo período com baixa disponibilidade hídrica no solo e baixa umidade relativa do ar (El-sharkawi, Cook e Hernandez, 1985).

A relação entre a condutância estomática e o potencial hídrico foliar é uma resposta importante para entender como os estômatos reagem ao estresse hídrico e exercem função regulatória. Além disso, os estômatos de muitas espécies frequentemente respondem diretamente à baixa ou elevada umidade do ar atmosférico independente da magnitude do potencial hídrico

(Ludlow 1980; Laffray e Louquet 1990). Há uma faixa de potencial hídrico a qual a condutância estomática não é afetada e abaixo de um determinado potencial hídrico inicial, a condutância estomática decresce de maneira linear até aproximar-se de zero. Nesse estágio, somente a condutância cuticular permanece, porém ela pode ser modificada pela deficiência hídrica no solo (Laffray e Louquet 1990).

De acordo com Nonami e Boyer (1990a), eventualmente a condutância da água no tecido foi alterada em baixo potencial hídrico. Em estudos com soja, esses autores concluíram que a condutância de água nas células foi reduzida sob condições de baixo potencial hídrico.

Segundo Reis e Hall (1986), os estômatos de *Eucalyptus camaldulensis* sob condições de deficiência hídrica no solo, apresentaram-se completamente fechados entre 9:00 e 10:00 horas, com um valor mínimo de condutância de 10 a 20 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{seg}^{-1}$ no quinto dia após a suspensão da irrigação. Todavia, esse fechamento estomático não foi suficiente para impedir a redução progressiva do potencial hídrico durante o dia e consequentemente promover sua recuperação durante a noite. Os autores acima, supõem que o valor mínimo de condutância estomática que permaneceu constante até o final do dia, deve corresponder à condutância cuticular, visto que os estômatos apresentavam-se totalmente fechados. De acordo com esses mesmos autores (1987), não houve qualquer indicação de que as diferenças em condutância

estomática de *E. camaldulensis* se desenvolvendo no campo sob condições de estresse hídrico, fossem causadas por diferenças no potencial hídrico foliar. Esses autores mencionam ainda, que a manutenção de um alto potencial hídrico na planta deve ter ocorrido através da regulação da transpiração, sugerindo que essa espécie apresenta elevada sensibilidade estomática em resposta a deficiência hídrica no solo.

Os valores de potencial hídrico para iniciar o fechamento dos estômatos são mais inferiores para as plantas que crescem no campo do que as que crescem em vasos sob condições controladas. O potencial hídrico dessas plantas decresce rapidamente por causa da baixa quantidade de água disponível nos recipientes. Em condições de campo as raízes podem explorar um maior volume de solo, e por conseguinte, o potencial hídrico foliar decresce lentamente. O esgotamento de água gradativo faz com que as plantas respondam por crescimento radicular contínuo; e em potencial hídrico foliar mais baixos mantenha os estômatos abertos (Laffray e Louquet 1990).

Conforme Whitehead, Okali e Fasehun (1981), não foi observada correlação nítida entre a condutância estomática e o potencial hídrico de *Gmelina arborea*. Provavelmente nessa espécie os potenciais hídricos suficientemente baixos para causar decréscimo na condutância estomática não foram atingidos. Ao passo que, a resposta da condutância ao déficit de saturação do ar foi mais significativa do que a do potencial hídrico foliar.

Segundo esses autores, a sensibilidade da condutância estomática ao déficit de saturação do ar aumenta à medida que as plantas ficam desidratadas ou quando as radiações são mais elevadas. Essa resposta provavelmente propicia à planta um controle sensível de perda de água das folhas, possibilitando que sejam evitados baixos potenciais hídricos.

Segundo Downton, Loveys e Grant (1988), durante a seca numa mesma folha, pode haver estômatos abertos e fechados, sugerindo que a concentração de CO_2 nos espaços intercelulares pode não ser real. Esses padrões heterôgeneos de absorção de CO_2 são provavelmente devido ao fechamento estomático heterôgeneo na superfície foliar, ao invés de efeitos heterôgeneos do baixo potencial hídrico sobre o metabolismo do cloroplasto em diferentes áreas da folha.

Conforme Gunasekera e Berkowitz (1992), o fechamento estomático heterôgeneo é um fenômeno que não ocorre em todas as plantas submetidas a rápida redução do potencial hídrico foliar. Em estudos sobre trocas gasosas foliares em *Phaseolus acutifolia* e *Phaseolus vulgaris* em condições de déficit hídrico, Castonguay e Markhart III (1992), não constataram o fechamento estomático heterôgeneo.

Para Jones (1983), as diferenças na resistência estomática podem ser causadas pela grande variedade em tamanho e densidade dos estômatos nas diferentes espécies, a qual é

determinada pelas condições ambientais durante o crescimento e pela posição das folhas.

As mudanças na abertura estomática resultam de alterações no turgor das células-guardas, as quais são por sua vez controladas em grande parte pela absorção ou perda de K^+ do vacúolo dessas células (Kramer 1983). Um provável mecanismo de atuação do íon potássio sobre o movimento estomático juntamente com os fatores bioquímicos, energéticos e de transporte, interrelacionados entre si é proposto por Robinson e Preiss (1985). O fechamento estomático não é provocado apenas pela perda de turgescência da folha, mas provavelmente por uma perda de solutos das células-guardas, principalmente potássio (Izquierdo e Hosfield 1981). De acordo com Hsiao (1975), as deficiências incipientes do potássio já causam a redução na abertura dos estômatos, enquanto que para os demais elementos essas alterações só se manifestam quando as deficiências já apresentam sintomas.

Um fator comum aos genótipos tolerantes à seca das espécies: trigo, cevada, algodão, parece ser a capacidade de manter o turgor elevado em baixo potencial hídrico foliar. Característica essa atribuída à osmorregulação. Nesse aspecto, várias características morfológicas e bioquímicas podem contribuir para a expressão dessa osmorregulação em genótipos tolerantes à seca. Apesar do mecanismo de osmorregulação ser complexo, a capacidade adaptativa de manter a integridade da membrana durante longos períodos de déficit hídrico pode ser uma

característica biológica essencial para tolerância à seca (Wilson, Burke e Quisenberry 1987).

Embora vários mecanismos estejam envolvidos na tolerância à desidratação, os tecidos das plantas podem apenas tolerá-la se a integridade da membrana for mantida durante o estresse ou restaurada após o mesmo (Shcherbakova e Kacperska 1983). Para Kuhns, Stroup e Gebre (1993) essa característica é um importante fator na tolerância à seca por aumentar a capacidade para ajustamento osmótico e consequentemente assegurar a sobrevivência das plantas.

O ajustamento osmótico parece ser um importante mecanismo de resistência à seca e tem sido considerado como um mecanismo influenciador de vários processos fisiológicos de plantas sob condições de baixo potencial hídrico foliar, mantendo os estômatos abertos e uma fotossíntese ainda que reduzida (Ackerson e Hebert 1981; Turner 1986) retardando o enrolamento e morte da folha e ainda mantendo o crescimento radicular a baixo potencial de água no solo (Hsiao et al. 1984; Turner 1986).

Foi mostrado por Ludlow, Fischer e Wilson (1985), que o ajustamento osmótico ocorreu quando o estresse hídrico desenvolveu-se lentamente, de modo que a condutância fosse mantida em potencial hídrico mais baixo permitindo a aclimação. Esses autores também mostraram que quando o potencial hídrico caiu rapidamente ocorreu pouco ajuste osmótico em plantas cultivadas em vasos pequenos. Por outro lado, Arnott et al.

(1993) comenta que quando a planta está sob condições de um estresse hídrico crônico por um longo período, pode apresentar uma limitada capacidade de ajustar-se osmoticamente.

Existem evidências substanciais de que o ajuste osmótico é um importante mecanismo regulador para a expansão foliar, podendo exercer uma função mais significativa na sobrevivência do ápice e das folhas em desenvolvimento, ao invés de simplesmente manter a fotossíntese e o crescimento de folhas e raízes (Turner 1986; Dale 1988). Embora o ajuste osmótico ocorra em folhas adultas de um grande número de dicotiledôneas, têm havido poucos estudos para quantificar os efeitos em folhas na fase de crescimento. Com relação a esse aspecto, em alguns estudos foi evidenciado ajuste osmótico e manutenção do turgor na zona em expansão foliar de gramíneas e não apenas na região madura da folha. As plantas que apresentam ajuste osmótico não podem sobreviver sem alguma tolerância à desidratação, visto que os estômatos que se ajustam osmoticamente permanecem parcialmente abertos e a perda de água continua (Ludlow 1980). Esse autor acrescenta também, que essa tolerância está geralmente associada às baixas taxas de crescimento e desenvolvimento.

Algumas espécies na sua maioria acumulam açúcares solúveis (Rossiello, Fernandes e Flores 1981), outras também acumulam aminoácidos (Oliveira 1985), ácidos orgânicos e íons, tais como K^+ , cloreto e nitrato (Ford e Wilson 1981).

Freire (1990), observou que quando foi suspensa a rega em plantas de feijoeiro (cultivar macarrão rasteiro), a fração de carboidratos em tecidos foliares aumentou consideravelmente. A condição de déficit hídrico proporcionou aumentos na concentração de açúcares solúveis totais e no teor de açúcares redutores, em relação às plantas controle. Oliveira (1985), enfatiza que a amplitude das alterações metabólicas sob condições de estresse hídrico depende da idade do tecido, da cultura e da intensidade do estresse.

É conhecido o fato de que plantas sujeitas ao estresse hídrico frequentemente apresentam redução no teor de amido, que é geralmente acompanhado por um aumento no teor de açúcares, com o objetivo de se ajustar osmoticamente. Entretanto, o teor de açúcares não aumenta em todas as espécies (Vyas et al. 1985).

Segundo Kozlowski, Kramer e Pallardy (1991) em plantas sob déficit hídrico, o amido tende a ser hidrolisado a açúcares, a sua síntese é reduzida e há acúmulo de prolina e outros componentes intermediários. Vyas et al. (1985), verificaram que um aumento na intensidade do estresse hídrico reduziu progressivamente o nível de amido na folha de gergilim, devido ao aumento no teor de açúcares redutores, o qual contribuiu para o ajustamento osmótico dessas plantas.

As alterações nas concentrações de açúcares estão presumivelmente relacionadas à mudanças na atividade enzimática. Entretanto, é evidente que existem importantes diferenças entre

espécies quanto aos efeitos do estresse hídrico no metabolismo de carboidratos. A reação das plantas ao estresse hídrico, se torna mais complexa ainda pelo fato de que com frequência a respiração diminui mais suavemente do que a fotossíntese, causando mudanças nas proporções de vários carboidratos e reduções nas suas reservas (Kramer 1969).

Hanson e Hitz (1982) ressaltam que a diminuição no teor proteico é comum em tecidos novos, onde o estresse hídrico provoca rápida inibição de síntese, seguido de eventual perda protéica. Já em tecidos maduros sob estresse mais severo, o comportamento é diferente, neste caso, a síntese de proteína pode permanecer elevada, ocorrendo um contínuo "Turnover" protéico.

Para Cascardo, Oliveira e Soares (1993) o valor final do potencial hídrico foliar (-2,5 MPa, ao amanhecer) de plantas de seringueira sob estresse hídrico, foi atribuído pelo menos em parte, ao aumento na concentração de aminoácidos e açúcares. O acúmulo de aminoácidos pode ocorrer em paralelo com uma diminuição do potencial osmótico atuando como soluto compatível e mantendo o potencial hídrico do citoplasma em equilíbrio com o potencial hídrico dos vacúolos, o qual diminui devido ao acúmulo de açúcares (Thomas 1991).

Em feijoeiro, ao longo do período de estresse, os teores de proteínas diminuíram e os de aminoácidos totais aumentaram, e após a reidratação, o comportamento foi inverso (Freire 1990). A redução nas frações de proteínas e o acúmulo de

aminoácidos totais, provavelmente foi devido ao aumento na atividade de enzimas proteolíticas (Vyas et al. 1985), que juntamente com o acúmulo de açúcares solúveis totais e açúcares redutores, podem ter contribuído para um provável ajustamento osmótico das plantas.

Dentre os aminoácidos que se acumulam durante o estresse hídrico, os principais são prolina, glutamina e asparagina. No ponto de vista de Koehler et al. (1982), a função dos aminoácidos acumulados seria sobretudo de armazenar carbono, o nitrogênio necessários para a retomada do crescimento que é paralisado durante a deficiência hídrica, além de aumentar a hidratação do protoplasma, contribuindo dessa maneira para o ajustamento osmótico dos tecidos.

As folhas em expansão são extremamente sensíveis ao estresse hídrico, e mesmo pequenas quedas no potencial hídrico e no turgor podem ser suficientes para que a expansão cesse, ou seja reduzida (Dale 1988). O citado autor, aborda resultados a respeito da avaliação diurna nas taxas de crescimento foliar e ressalta que as taxas de expansão foliar são raramente constantes, durante o dia ou à noite.

As maiores diferenças de taxa de expansão foliar relativa, obtidas por Andrade, Wolfe e Fereres (1993), ao amanhecer ou durante o dia, não estavam associadas com as diferenças de potencial hídrico e de turgor.

Conforme Roden, Van Volkenburgh e Kinckley (1990), a sensibilidade do alongamento celular à seca pode ser inerente à espécie. Essa sensibilidade foi demonstrada claramente em pesquisas com milho, onde o alongamento foliar diminuiu rapidamente em potenciais hídricos inferiores a $-0,2$ MPa (Hsiao Acevedo e Henderson 1970) e foi paralisado em potenciais hídricos foliares entre $-0,7$ e $-0,9$ MPa (Acevedo, Hsiao e Henderson, 1971). Para Boyer (1988), a paralisação inicial ou a lentidão do crescimento foliar pode ser resultado da perda do turgor da célula. Fato observado por Nonami e Boyer (1990b), em que alongamento do caule em soja, também diminuiu logo após a restrição de água.

A maior sensibilidade do alongamento foliar aos baixos potenciais hídricos prolongados, indica que o acúmulo de soluto e a manutenção de turgor desempenham uma função que mantém o crescimento foliar (Michelena e Boyer 1982).

Segundo Machado e Lagõa (1993), sob condições de déficit hídrico a senescência das folhas é acelerada e a taxa de fotossíntese é reduzida, resultando na menor produção de fotoassimilados. As plantas de *E. camaldulensis* submetidas à escassez de água no solo, apresentaram senescência apenas nas folhas das extremidades superiores da copa (Reis e Hall 1986). Para esses autores, as folhas novas da extremidade apical apresentam uma maior sensibilidade à deficiência hídrica devido a dificuldade no rápido estabelecimento de ajustes osmóticos e por

possuírem os tecidos foliares bastante jovens e muito pouco lignificados.

De acordo com Karamanos, Elston e Wadsworth (1982), a análise de crescimento fundamenta-se em avaliar a produção líquida das plantas resultante do processo fotossintético durante determinado período de tempo. Assim sendo, uma redução no crescimento decorrente do estresse hídrico pode causar diminuição na superfície fotossintética e na quantidade de carboidratos disponíveis para a manutenção do processo de crescimento celular. Dessa forma, pode ocorrer uma provável redução na taxa de crescimento da cultura, quando as plantas estão em fase de intenso crescimento vegetativo, resultando num baixo acúmulo de matéria seca (Markhart 1985).

A matéria seca total de uma planta é um índice muito importante em estudos do seu crescimento, por estar relacionada diretamente com a produtividade primária líquida. Portanto, o crescimento em altura ou diâmetro, quando não acompanhado de um aumento de peso seco, pode ser resultado apenas de um maior alargamento das células pelo aumento da sua turgescência, e não da quantidade de biomassa produzida (Engel 1989).

Arnott et al (1993) ao submeterem o cipreste amarelo (*Chamaecyparis nootkatensis* (D. Don) Spach) ao estresse hídrico, constataram que houve redução significativa no crescimento e no peso seco, reduzindo consequentemente as taxas de fotossíntese líquida. Todavia, o estresse hídrico teve pouco efeito sobre o

ajuste osmótico, conteúdo de água das partes aéreas e sobre a resistência ao movimento da água na planta. Quanto ao peso de matéria seca da raiz e a relação de peso parte aérea/raiz não foi constatada diferença significativa.

Quando o estresse hídrico foi imposto em plantas de feijoeiro (estádio vegetativo) houve reduções na produção de matéria seca, denotando maior sensibilidade a essa condição adversa (Freire 1990). O acúmulo de matéria seca no sistema radicular dessa espécie foi atribuído a um provável ajustamento osmótico das raízes, que resultou em um crescimento radicular extra, considerado como um mecanismo de tolerância ao estresse hídrico. Esses resultados discordam dos obtidos por Oliveira (1987), em que submetendo a mesma cultura ao déficit hídrico durante o estágio de crescimento vegetativo, houve uma redução de 61% na produção de matéria seca de raízes.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Aspectos Gerais

3.1.1. Época e localização do experimento

Este estudo foi conduzido de abril a julho/94, em casa de vegetação no Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras - UFLA, no município de Lavras, localizada na região sul do Estado de Minas Gerais, a 918 m de altitude, latitude 21°14'S e longitude 45°00'W GRW. A média anual de temperatura do ar é de 19,4°C e as médias anuais de temperatura do ar máxima e mínima são respectivamente de 26,1°C e 14,8°C (Brasil 1992). Segundo a classificação de Köppen, o clima regional é do tipo Cwa com característica de Cwb, apresentando duas estações definidas: seca, de abril a setembro, e chuvosa, de outubro à março.

3.1.2. Material vegetal

As espécies utilizadas para o estudo foram selecionadas com base na sua importância ecológica e silvicultural, rapidez no crescimento, na disponibilidade de material e ausência de estudos similares.

As espécies estudadas foram: Freijó-cinza (*Cordia goeldiana* Huber), taxi-branco (*Sclerolobium paniculatum* Vogel), fedegoso (*Senna macranthera* (Collad.) Irwin et Barn.), e Acácia mangium (*Acacia mangium* Willd) . O freijó-cinza ou freijó pertence a família Boraginaceae, ocorre no Baixo Tocantins e seus afluentes do Estado do Pará. Fora dessas áreas sua ocorrência é rara. Tem por "habitat" as matas de terra firme (Brasil 1979).

Taxi-branco ou taxi da família Leguminosae, é uma espécie nativa de vários países americanos, dentre eles destacam-se o Brasil, Guianas, Venezuela e Peru. No território brasileiro, ocorre principalmente em terrenos secos de cerrados e formações semelhantes (Carpanezzi et al. 1990).

Fedegoso pertence a família Leguminosae, sua área de ocorrência vai desde o Ceará até São Paulo e Minas Gerais, na floresta semidecídua. É muito freqüente em formações secundárias de regiões de altitude e rara no interior da floresta primária densa (Lorenzi 1992).

Acácia mangium, pertencente a família Leguminosae, ocorre naturalmente no nordeste da Austrália, Papua Nova Guiné,

leste da Indonésia, Guiné, Ilhas Molucas e Java. Segundo Pedley (1964) citado por Atipanumpai (1989), suas populações naturais estendem-se desde o limite norte a 0°50'S até cerca de 19°S. No decorrer do texto esta espécie será identificada pelo nome vulgar acácia mangium.

3.2. Formação das mudas

As mudas utilizadas neste estudo foram produzidas a partir de sementes, as quais foram coletadas nas suas respectivas áreas de ocorrência natural, em se tratando do freijó-cinza, taxi-branco e fedegoso, enquanto que as de acácia mangium foram provenientes de plantios experimentais do Centro de Pesquisa Agroflorestal da Amazônia Oriental - CPATU, pertencente a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA.

As sementes de todas as espécies foram coletadas no segundo semestre de 1992, as de freijó-cinza foram obtidas em Belém (PA), e as de taxi-branco, no município de Belterra, Santarém - PA. Acácia mangium foi também coletada em Belterra, Santarém - PA, e as de fedegoso, em exemplares existentes na UFLA, em Lavras - MG.

As sementes foram colocadas em sacos de papel e armazenadas em câmara fria à temperatura de 5-7°C, até o momento de sua utilização.

As sementes de taxi-branco foram imersas em 10 ml de ácido sulfúrico concentrado (na proporção de duas partes de ácido para uma de semente), por dez minutos, depois lavadas em água corrente durante dez minutos e deixadas em água à temperatura ambiente por 16 horas.

As sementes de fedegoso foram imersas em água fervente, simultaneamente a fonte de calor foi desligada, e estas permaneceram na mesma água durante 24 horas.

As sementes de acácia mangium foram deixadas durante 24 horas, em água à temperatura ambiente.

A semeadura de todas as espécies foi efetuada em bandejas plásticas (comprimento de 47,5 cm x 30,5 cm de largura x 11,0 cm de altura) contendo vermiculita, em condições controladas em sala de crescimento.

De vinte cinco a trinta dias após a germinação foi feita a repicagem de duas plântulas para cada saco de polietileno, de cor preta, com dimensões de 34 cm de altura, 25 cm de diâmetro e 0,15 mm de espessura, e com capacidade para 6,77 litros quando ocupados com solo.

O substrato para o enchimento dos sacos plásticos foi de uma mistura de Latossolo Vermelho Escuro (LVE), distrófico, textura argilosa e esterco de curral curtido, na proporção de 2:1 respectivamente, mais superfosfato simples, na base de 2,5 kg/t de solo. O solo utilizado é típico da região do cerrado de Minas

Gerais, o qual foi coletado em áreas da UFLA, a uma profundidade de 0 a 20 cm e peneirado em malha de 4 mm.

Quando as plântulas atingiram 7 a 8 cm de altura foi feito um desbaste e uma única planta foi deixada por recipiente.

Após a repicagem, as plântulas foram colocadas em viveiro, sob telas de "sombrites", (com especificação do fabricante de 50% de sombreamento em relação a radiação solar) para aclimação até a aplicação dos tratamentos. Durante o período de permanência dos mesmos no local de aclimação foram feitas regas diárias e aplicação de defensivos e nutrientes, de acordo com as necessidades e com base nas recomendações previstas nas análises de fitossanidade e fertilidade do solo.

3.3. Instalação e condução do experimento

A calagem e a adubação foram realizadas respectivamente, aos 45 e 15 dias antes das mudas serem transplantadas para os vasos. Para a calagem foi aplicado 1,25 g de CaCO_3 /kg de solo e para a adubação foram utilizadas 100 mg de nitrogênio; 200 mg de fósforo; 50 mg de potássio; 30 mg de magnésio; 1,5 mg de cobre; 0,5 mg de boro; 0,1 mg de molibidênio e 5 mg de zinco por kg de solo. Essas dosagens foram determinadas de acordo com os resultados de análise química expedidos pelo Laboratório de Solo do Departamento de Ciências do Solo da UFLA.

Quando as plantas estavam com 13 a 15 cm de comprimento caulinar foram transplantadas para vasos formados por dois segmentos de PVC superpostos.

Para acácia mangium, os vasos foram constituídos por duas colunas de PVC superpostas, cada uma com 25 cm de altura e diâmetro de 15 cm. Enquanto que para o freijó-cinza, taxi-branco e fedegoso os vasos foram formados por dois anéis de PVC superpostos, com 25 cm de altura cada um e diâmetro de 20 cm.

Para o enchimento dos vasos, o solo foi semelhante ao utilizado nos sacos plásticos destinados a formação das mudas, (mistura de Latossolo Vermelho Escuro (LVE), distrófico, textura argilosa) exceto esterco de curral. O solo utilizado é típico da região do cerrado de Minas Gerais, o qual foi coletado em áreas da UFLA, a uma profundidade de 0 a 20 cm. Depois de secado ao ar e peneirado, o solo foi distribuído nas colunas, em camadas, sendo que em cada camada foi colocado o mesmo volume de solo, o qual foi medido com auxílio de um recipiente de volume conhecido.

A seleção das plantas de todas as espécies foi baseada na uniformidade em altura, no aspecto fitossanitário e nutricional das mesmas, sendo que as mudas menos vigorosas foram eliminadas.

Após a seleção, as mudas foram plantadas simultaneamente ao preenchimento da camada superficial do vaso, sendo mantido parte do torrão original. Foram transplantadas duas

mudas de freijó-cinza por vaso, e para as demais espécies foi transplantada apenas uma muda para cada coluna.

Durante o período de crescimento e adaptação das plantas às condições da casa de vegetação, foram feitas regas diárias, sempre no mesmo horário. Na época de menor demanda atmosférica, as regas foram efetuadas uma vez por dia, entre 17:00 e 18:00 horas, e duas vezes ao dia, no período de temperaturas mais elevadas, entre 8:00 e 9:00 horas e 17:00 e 18:00 horas.

Os diferentes regimes hídricos foram aplicados após 2, 4, 5 e 7 meses de crescimento das plantas nos vasos, respectivamente para o fedegoso, taxi-branco, acácia mangium e freijó-cinza, quando as plantas apresentaram o 3º lançamento foliar totalmente expandido. Os regimes hídricos consistiram de um conjunto de plantas regadas normalmente (controle) e de outro conjunto de mudas submetidas a suspensão das regas. A supressão das regas persistiu até que a maior parte das mudas apresentassem sinais de déficit hídrico mais intenso, tais como murchamento foliar e alteração no comportamento estomático, caracterizando o término do experimento, aos 14, 16, 28 e 42 dias após a aplicação dos tratamentos respectivamente para acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi-branco.

Durante o período que antecedeu a aplicação dos regimes hídricos, as mudas de freijó-cinza e acácia mangium sofreram por duas vezes ataque de ácaro branco e pulgões. O controle desses

insetos foi feito respectivamente com pulverizações de Diazinon 400 pó molhável, nas dosagens de 2 gramas/litro de água, por duas vezes com intervalo de sete dias, e 5 gramas de enxofre /litro de água, de acordo com recomendações da Clínica Fitossanitária do Departamento de Fitossanidade da UFLA. As espécies freijó-cinza, acácia mangium e fedegoso sofreram ataque de oídio, cujo controle consistiu de quatro pulverizações com Benlate, na dosagem de 0,7 g/litro de água, em intervalos de sete dias para cada aplicação.

Para caracterização das condições ambientais da casa de vegetação, durante a condução do experimento a temperatura e a umidade relativa do ar foram registradas com o auxílio de um termohigrógrafo (tipo Wilh Lambrecht).

Os dados de temperatura média e umidade relativa média semanal (Figura 1) foram obtidos a partir das informações médias diárias. Para obtenção das médias diárias, foram utilizadas as recomendações da Organização Mundial de Meteorologia (O.M.M.):

$$T_{\text{média}} = (T_9 + 2 \times T_{21} + T_{\text{max}} + T_{\text{min.}}) / 5$$

$$U.R._{\text{média}} = (UR_9 + UR_{15} + 2 \times UR_{21}) / 4,$$

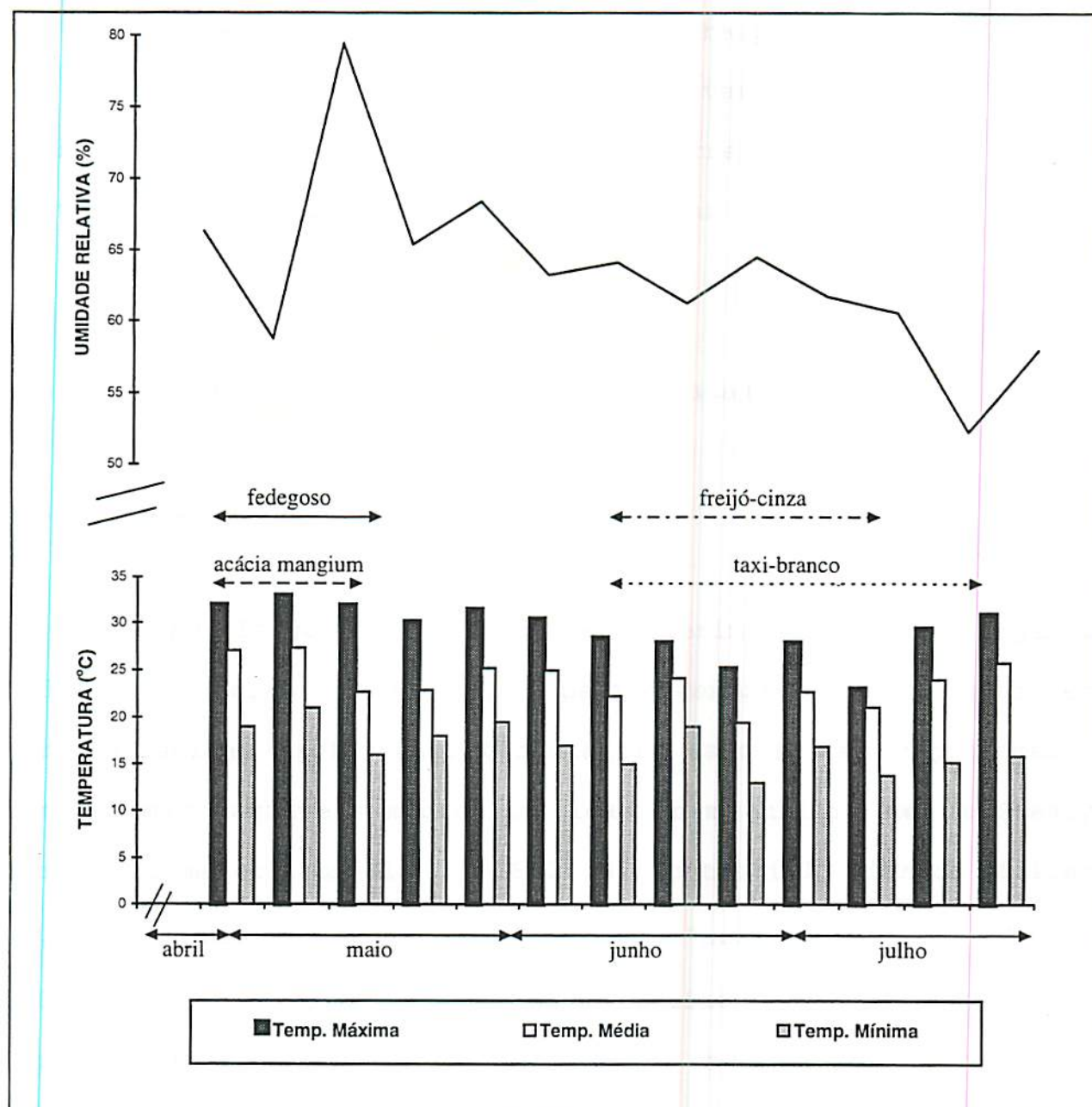


FIGURA 1 - Médias semanais de umidade relativa do ar e das temperaturas do ar máximas, médias e mínimas, registradas no interior da casa de vegetação durante a condução do experimento (abril-junho/94).

onde os valores subscritos correspondem ao horário em que foram feitas as observações dessas variáveis. Na Figura 1 também está indicado o período que corresponde às avaliações efetuadas nas diferentes espécies estudadas.

3.4. Avaliação das características associadas ao déficit hídrico

3.4.1. Características biofísicas

Ao longo do período de experimentação dos regimes hídricos, foram avaliadas periodicamente as seguintes características biofísicas: Condutância estomática conjuntamente com algumas variáveis microclimáticas (com auxílio de um Steady State Porometer, modelo LI-1600 M), potencial hídrico foliar (Ψ_{wf}) utilizando a câmara de pressão "soil moisture" (Modelo 3005) e teor relativo de água foliar (TRA_f). As demais características biofísicas avaliadas serão descritas como características de crescimento no sub-item 3.4.3.

Durante o período de condução do estudo, as avaliações com o porômetro foram feitas para o fedegoso e acácia mangium, entre 11:00 e 12:00 horas, aos 5, 9 e 13 dias após a suspensão da rega (DASR). Para o freijó-cinza essas avaliações ocorreram aos 7, 11, 15, 21 e 27 DASR, e para o taxi-branco aos 7, 11, 21, 25, 32 e 35 DASR, sempre no mesmo horário. As medições das variáveis

fornecidas pelo porômetro foram realizadas no horário acima mencionado, devido retratar o verdadeiro estado hídrico das plantas, por tratar-se de um horário de elevada demanda atmosférica. A irregularidade quanto aos dias de avaliações destas variáveis, foi em virtude das interferências de fatores climatológicos no momento das medições.

O acompanhamento da variação diurna relativa às variáveis fornecidas pelo porômetro foi feito sempre nos mesmos horários, com observações às 9:00, 11:00, 13:00, 15:00 e 16:30 horas, aos 13 DASR para acácia mangium e fedegoso, enquanto que para o freijó-cinza e taxi-branco as medições foram feitas respectivamente aos 27 e 35 DASR. A variação diurna foi feita em datas que coincidem praticamente com o final do experimento de cada uma das espécies, pelo fato de que neste período, o comportamento estomático apresentou diferenças mais acentuadas entre os tratamentos.

As avaliações com o porômetro foram realizadas para todas as espécies sempre utilizando a face abaxial das mesmas folhas, em estágio completamente expandido. Para o freijó-cinza, acácia mangium, foram utilizadas folhas localizadas no quinto lançamento, a partir do ápice da copa, e com a mesma orientação cardinal em relação a radiação solar incidente. Essas avaliações foram feitas de maneira que a nervura central e os bordos das folhas não fossem atingidos. Como taxi-branco e o fedegoso possuíam folhas compostas, respectivamente do tipo paripenadas e

com dois pares de folíolos opostos, foi padronizada também a disposição dos folíolos. Para o taxi-branco foi escolhido um dos folíolos do segundo par (da extremidade para base da folha) inserido no terceiro lançamento, enquanto que para o fedegoso foi utilizado um dos folíolos do primeiro par (da extremidade para a base da folha). Para essas medições foram avaliadas quatro plantas de cada espécie e uma folha ou folíolo por indivíduo para cada tratamento.

O Ψ_{wf} foi obtido entre 6:00 e 7:00 horas (hora solar), aos 5, 9, 13, 15, 19, 23 e 27 DASR para o freijó-cinza. Para o taxi-branco essa variável foi medida aos 5, 9, 13, 15, 19, 23, 27, 31, 35 e 39 DASR, enquanto que para a acácia mangium essa característica foi avaliado aos 5, 9 e 13 DASR e aos 5 e 13 DASR para o fedegoso.

O TRA_f foi medido no mesmo dia e mesmo horário das avaliações do Ψ_{wf} , cujo procedimento será descrito a seguir. Foram retirados quatro discos de 16,3 mm de diâmetro da parte central de cada folha, (que foi utilizada para determinação do Ψ_{wf}) e pesados para obtenção do peso da matéria fresca. Em seguida, esses discos foliares foram colocados em recipientes de plástico, hermeticamente fechados, contendo água destilada, os quais foram levados para geladeira à temperatura de aproximadamente 5°C por 24 horas. Decorrido esse período, os discos foram levemente secados com lenços de papel e outra vez

pesados, para obtenção do peso de matéria túrgida. Logo após a obtenção do peso de matéria túrgida, os discos foram colocados em uma estufa de circulação forçada de ar a $\pm 70^{\circ}\text{C}$, onde permaneceram até atingirem o peso constante (± 48 horas), sendo novamente pesados, para a determinação do peso de matéria seca.

Para as avaliações do Ψ_{wf} e TRA_f foram utilizadas três repetições de cada espécie e em cada tratamento.

3.4.2. Características bioquímicas

3.4.2.1. Preparo do material vegetal e extração

O material vegetal foi constituído de folhas totalmente expandidas coletadas no término do experimento aos 14, 16, 28 e 42 DASR para acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi-branco, respectivamente, as quais foram secadas durante 48 horas em estufa com circulação forçada de ar a 70°C . Após a secagem o material foi moído em um moinho tipo Willey, com peneira de 20 mesh.

Ensaio preliminares foram realizados a fim de estabelecer metodologias adequadas para a extração e dosagens de aminoácidos, proteínas e carboidratos.

Para as determinações dos teores de aminoácidos, proteínas, açúcares redutores e açúcares solúveis totais foram testados os extratores etanol 60%, água destilada e metanol:clorofórmio:água (MCW). Com bases nos testes preliminares foi utilizado o etanol 60% como extrator de proteínas e açúcares solúveis totais do freijó-cinza e taxi-branco, acácia mangium e fedegoso. Com exceção das análises em fedegoso foi utilizado também o etanol 60% como extrator de aminoácidos. Para a extração de aminoácidos daquela espécie foi utilizada água destilada. Com relação a extração de açúcares redutores foi usado MCW para as quatro espécies.

- Extração com etanol 60%

De cada amostra foi pesado 1 g de material seco e moído, e em seguida foi adicionado a este 10 ml de etanol 60% (v/v), o qual posteriormente foi filtrado em papel filtro WATMAN nº 40. Após a filtração foi procedida a centrifugação a 700 g durante 10 minutos. Concluída a centrifugação, o sobrenadante foi transferido para recipientes de vidro e armazenado em geladeira, e posteriormente utilizado para a quantificação de aminoácidos e açúcares solúveis totais.

Para solubilizar as proteínas o resíduo da primeira centrifugação foi ressuspenso com 4 ml de NaOH 0,1 N e

novamente centrifugado durante 10 minutos. O sobrenadante dessa solução foi retirado, armazenado em frascos de vidro e guardado em geladeira para ser usado posteriormente nas análises de determinação dos teores de proteínas.

- Extração com MCW

Foram adicionados 10 ml de MCW (12 partes de metanol, 5 de clorofórmio e 3 de água destilada) em cada amostra do material seco e moído, na proporção de 1 g de tecido e 10 ml de extrator. Após agitação com bastão de vidro o homogeneizado foi filtrado em papel filtro WATMAN nº 40 e centrifugado a 700 g, durante 10 minutos. O sobrenadante foi coletado, o volume do mesmo medido, e colocado posteriormente no funil de separação, onde foi adicionado vagarosamente uma mistura de clorofórmio e água destilada na proporção de 4 partes do sobrenadante, 1 de clorofórmio e 1,5 de água destilada. A solução foi deixada em repouso por aproximadamente duas horas até que a formação nítida da fase aquosa (aminoácidos, açúcares, ácidos orgânicos) e a fase orgânica (lipídios, clorofila, ácidos graxos livres) caracterizando a separação da clorofila e demais lipídios das micromoléculas. Esta mistura foi adicionada várias vezes até que a clorofila fosse eliminada. Em seguida, a fase orgânica contida na parte inferior do funil de separação foi descartada, enquanto

que a fase superior foi colocada em recipientes de vidro e conservados em geladeira para posterior utilização nas determinações de açúcares redutores.

- Extração com água destilada

Em cada amostra de 1 g de tecido seco foi adicionado 10 ml de água destilada a 40°C, em seguida a mistura foi colocada em um aparelho de banho-maria do tipo TUBNOFF-TE 093 - TECNAL, a 40°C, sob constante agitação, por 15 minutos. Decorrido o tempo previsto, a mistura foi filtrada em papel filtro WATMAN nº 40. O material filtrado foi submetido a centrifugação durante 10 minutos a 700 g. Após esse período, o sobrenadante foi colocado em frascos e armazenado em geladeira durante um curto prazo para a quantificação de aminoácidos. Esse extrator foi utilizado apenas para o fedegoso.

3.4.2.2. Dosagens

a) Aminoácidos totais

A metodologia utilizada para a determinação dos teores de aminoácidos foi aquela descrita por Yemm e Cocking (1955).

Alíquotas de 5 μ l (para fedegoso), 50 μ l (para acácia mangium), 100 μ l (para taxi) e 200 μ l (para freijó) foram retiradas do extrato de cada amostra, adicionado 0,5 ml de tampão citrato de sódio 0,2 M pH 5,0; 0,2 ml de ninhidrina a 5% (p/v) dissolvida em metil celosolve e 1,0 ml de KCN a 2% (v/v) retirado de uma solução 0,1 M de metil celosolve. Em seguida, os tubos de ensaio foram agitados e colocados em banho-maria a 100°C durante 20 minutos. Após esse período, o material foi deixado à temperatura ambiente para esfriar e posteriormente com adição de etanol a 60% o volume foi completado para 4,0 ml. Como padrão foi utilizada uma curva a partir de uma solução de glicina na faixa de 0,02 a 0,1 μ mol/ml. As leituras dos extratos foram feitas colorimetricamente em um espectrofotômetro MICRONAL B 295 II, a 540 nm, sendo utilizado como branco água destilada, tampão citrato de sódio 0,2 M pH 5,0; ninhidrina 5% em metil celosolve, KCN 2% em metil celosolve e etanol 60%.

b) Açúcares redutores

Para as dosagens dos teores de açúcares redutores foi adotado o método proposto por Miller (1959). Foram pipetados 50 μ l (para taxi), 100 μ l (acácia mangium), 800 μ l (fedegoso) e 1000 μ l (freijó) de extrato, e adicionados respectivamente

1,45 ml; 1,49 ml; 0,7 ml e 0,5 ml de água destilada mais 1,0 ml do reagente dinitrosalicilato (DNS) a 1%. Os tubos foram agitados, colocados em banho-maria a 100°C durante 5 minutos, esfriados à temperatura ambiente e seus volumes completados para 10 ml com água destilada. Para a curva padrão foi utilizada glicose 10 mM na faixa de 2 a 10 $\mu\text{mol/ml}$, e as leituras foram feitas a 540 nm. O branco foi constituído por água destilada e DNS.

c) Açúcares solúveis totais

O teor de açúcares solúveis totais foi quantificado segundo o método de Yemm e Willis (1954). Foram pipetados 10 μl de extrato mais 1,5 ml de água destilada e 2,0 ml de antrona (0,2% em H_2SO_4 concentrado). Após agitação, os tubos foram aquecidos em banho-maria a 100°C por 3 minutos. Foi utilizada uma curva padrão de glicose 0,33 mM na faixa de 6 a 60 $\mu\text{g/ml}$ e as leituras foram feitas a 620 nm. Para o branco foi usada água destilada e antrona 0,2% em H_2SO_4 .

d) Proteínas totais

As proteínas foram dosadas seguindo o método de Bradford (1976). Para a quantificação do teor de proteínas, foram adicionados 100 μ l do extrato, à 5,0 ml do reagente Comassie Blue. Em seguida os tubos de ensaio foram submetidos a agitação e os extratos foram lidos em um espectrofotômetro regulado para 595 nm. Foi utilizada uma curva padrão a partir de uma solução de soroalbumina-bovina (BSA), na faixa de 20 a 100 μ g/0,1 ml. Como branco foi utilizado apenas comassie blue.

3.4.3. Características de crescimento

Para avaliar o crescimento das plantas, foram analisadas as seguintes características: comprimento foliar, comprimento do caule, peso de matéria seca da parte aérea e raízes.

As variáveis comprimento da folha e do caule foram avaliadas a partir da aplicação dos tratamentos hídricos, em intervalos de dois dias até o término do experimento. O comprimento da folha foi medido desde a base do limbo até a extremidade apical da mesma e o comprimento do caule foi desde o colo da planta até a região de inserção das folhas apicais.

As medidas de crescimento foliar para o taxi e fedegoso que possuem folhas compostas, foram efetuadas nos dois folíolos da extremidade, e para efeito de cálculo, foi considerada a média do comprimento desses folíolos.

No final do experimento, as plantas foram retiradas dos vasos mediante corte ao nível do colo das mesmas, e em seguida separadas em folhas, caule e raízes. As raízes foram colocadas em peneiras de arame (malha de 2,0 mm) e lavadas em água corrente. Ao longo da condução do experimento desde a aplicação dos tratamentos, todo o material foliar senescente foi recolhido, secado e incluído no computo final de matéria seca.

Em seguida, todo o material foi acondicionado em sacos de papel e colocados em estufa com circulação forçada de ar, a $\pm 70^{\circ}\text{C}$, durante 48 horas. Após a secagem, o material foi pesado a fim de quantificar a distribuição da fitomassa.

3.5. Delineamento experimental e análise estatística

O experimento foi conduzido segundo delineamento de blocos ao acaso, constituído por dois tratamentos (com regas e na ausência de regas) e cinco blocos para as espécies acácia mangium e fedegoso. Para o freijó-cinza e o taxi-branco, foi utilizado o mesmo delineamento, porém com 10 blocos. Cada bloco foi formado por plantas com tamanho uniforme e cada parcela foi constituída

por uma planta/vaso, com exceção do freijó-cinza que continha duas plantas/vaso.

As análises de variância e a comparação de médias através do teste de Tukey a 5% de probabilidade, foram feitas para as variáveis biofísicas e bioquímicas utilizando o programa estatístico SANEST - Sistema de Análise Estatística do Instituto Agrônomo de Campinas - IAC. Para as análises das características de crescimento (comprimento da folha e do caule) e das variáveis biofísicas (potencial hídrico, teor relativo de água foliar e condutância estomática) avaliadas ao longo do período experimental foi acrescentado um outro fator, as épocas de avaliações, que foram analisados como sendo parcela subdivididas no tempo.

Foi efetuado o teste de normalidade e de homogeneidade em todos os dados. Aqueles de algumas variáveis que necessitavam de ajustes (para enquadramento na curva de distribuição normal e processamento da análise de variância) foram transformados e para a apresentação dos resultados foram utilizadas as médias originais (dados não transformados). Os dados de crescimento foliar de freijó-cinza, taxi-branco e acácia mangium, foram transformados segundo a equação $Y = \sqrt{x}$. Para as determinações de açúcares redutores em freijó-cinza e acácia mangium, os dados foram transformados com base na expressão $Y = \sqrt{x}$, e em taxi-branco e fedegoso foi utilizada a equação $Y = \sqrt{x} + \sqrt{x}$. Enquanto

que para as determinações de proteínas e aminoácidos, em todas as espécies estudadas, a expressão aplicada para a transformação dos dados foi $Y = \sqrt{x}$.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Características biofísicas

4.1.1. Potencial hídrico (Ψ_{wf}) e teor relativo de água foliar (TRA_f) em acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi-branco.

Levando-se em consideração as quatro espécies estudadas, o início do período experimental relativo à acácia mangium e fedegoso, ocorreu numa mesma época do ano. A experimentação com freijó-cinza e taxi-branco, iniciou posteriormente, também em meses coincidentes.

Na Figura 2 são mostrados os valores de Ψ_{wf} e TRA_f em plantas de acácia mangium e fedegoso, em diferentes condições hídricas, avaliados ao longo do período experimental.

Apesar do curto período em que as plantas de acácia mangium e fedegoso ficaram sob efeito das condições de baixa

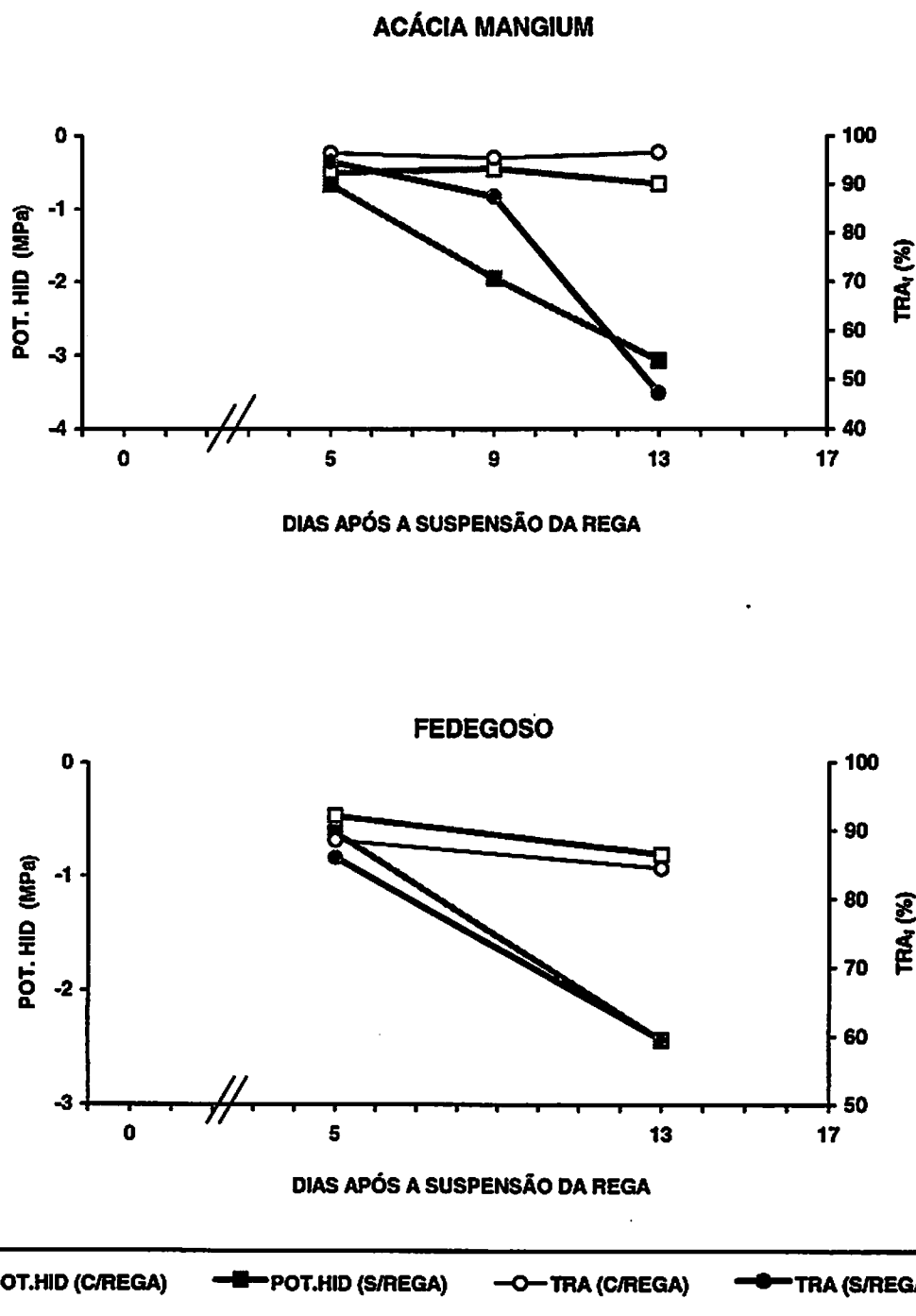


FIGURA 2 - Potencial hídrico (ψ_{wf}) e teor relativo de água foliar (TRA_f) em plantas de acácia mangium e fedegoso, com e sem rega, avaliados entre as 6:00 e 7:00 h, durante o período de 28/04 a 11/05/94. Média de três plantas.

disponibilidade de água no solo, houve redução nos valores de Ψ_{wf} e TRA_f , desde o 5º até o 13º DASR, em ambas as espécies (Figura 2).

Tanto o Ψ_{wf} como o TRA_f em acácia mangium, apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey (Quadro 1A - Apêndice).

Com relação ao fedegoso e baseado no teste de Tukey, apenas o Ψ_{wf} , apresentou diferença significativa entre os tratamentos, ao nível de 5% de probabilidade (Quadro 1A - Apêndice). Apesar da variação entre os valores de TRA_f em plantas de fedegoso, com e sem rega (Figura 2), estatisticamente ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey (Quadro 1A - Apêndice) não houve significância entre os tratamentos. Provavelmente esses resultados foram devido as limitações nas medidas durante a determinação desta variável, cuja execução é simples, mas mesmo assim, dá margem para que erros metodológicos sejam cometidos. Kramer (1988), critica as medidas do TRA_f , pela impossibilidade de correlacioná-las termodinamicamente com a condição hídrica do solo, mesmo reconhecendo que a determinação dessa variável, seja um método simples para monitorar o estado de hidratação da planta.

Na Figura 3, pode ser observado que o Ψ_{wf} em plantas de freijó-cinza em ambos os tratamentos, desde os cinco DASR até os 23 DASR, pouco variou, sendo que os valores mais baixos foram

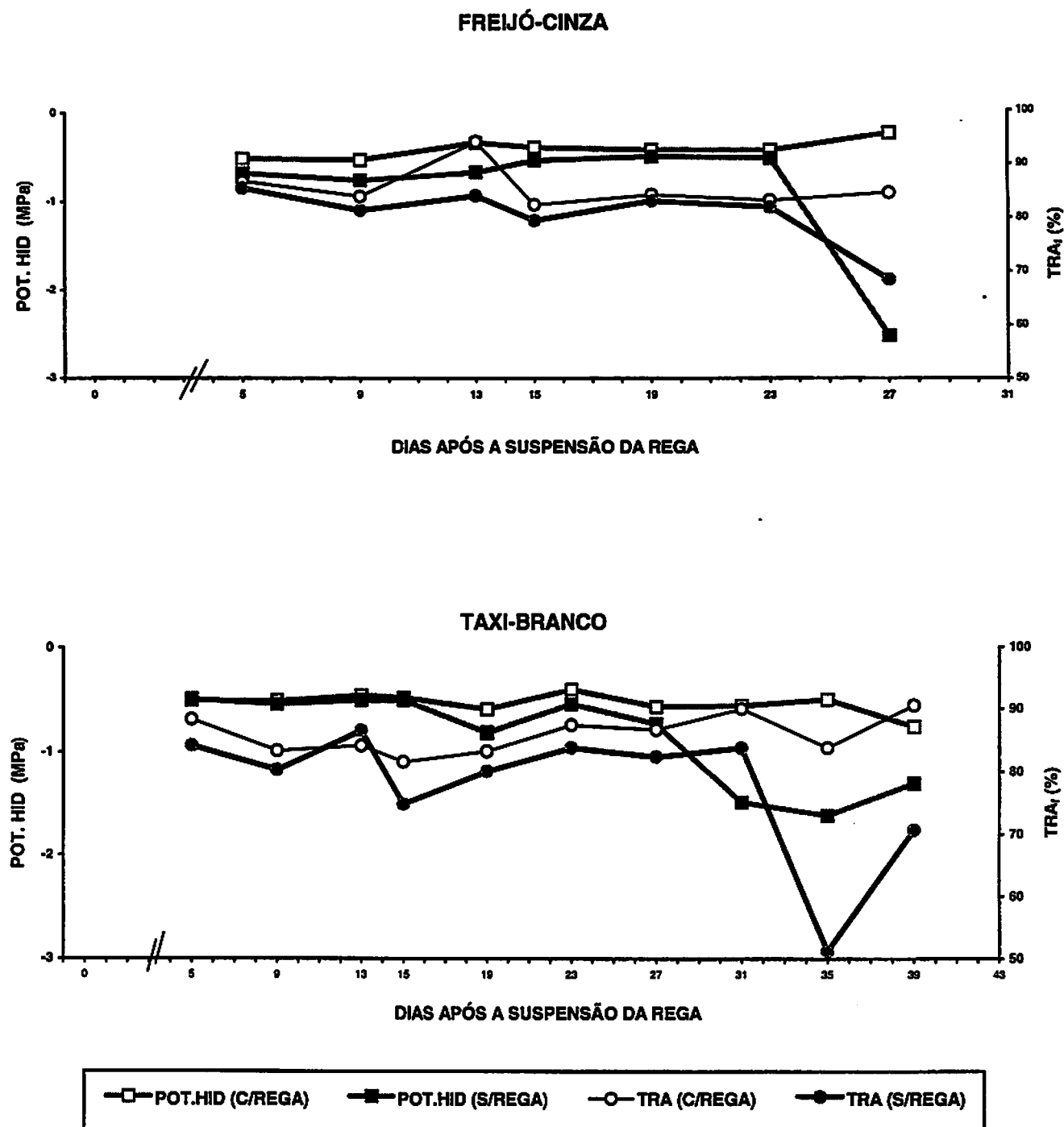


FIGURA 3 - Potencial hídrico (ψ_{wf}) e teor relativo de água foliar (TRA_f) em plantas de freijó-cinza e taxi-branco, com e sem rega, avaliados entre as 6:00 e 7:00 h, durante o período de 10/06 a 19/07/94. Média de três plantas.

obtidos em plantas sob condições de estresse hídrico. O valor dessa variável, em plantas da referida espécie sob condições de déficit hídrico no 27º DASR, foi devido supostamente ao estado de desidratação das folhas avaliadas. Uma outra suposição é referente ao tempo gasto durante a medida, que muitas vezes variou de acordo com o tipo de material coletado, (como pecíolo da folha com diâmetro menor do que os demais), o qual requeria substituição dos acessórios de vedação do equipamento na ocasião da avaliação, e com isso, ocasionou maior perda de água das folhas. Nessa mesma data, o TRA_f em freijó-cinza foi muito reduzido, coincidindo com os baixos valores do Ψ_{wf} . A oscilação dos valores de TRA_f em plantas com oferta hídrica, mesmo quando os Ψ_{wf} permaneceram quase constantes, provavelmente foi em virtude de inadequação metodológica. Este fato possivelmente foi devido à utilização da mesma folha usada para obtenção do Ψ_{wf} , ou à diferença no tempo de exposição desse material durante as determinações, acarretando uma desidratação desuniforme em relação as demais. O TRA_f nesta espécie, de acordo com o teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade, apresentou diferença significativa entre os tratamentos (Quadro 1A - Apêndice).

Embora Sinclair e Ludlow (1985) citarem que o TRA_f é o indicador mais seguro do estado hídrico das plantas, neste estudo não foi possível constatar esse fato, dado possivelmente as questões metodológicas. Segundo Turner (1986), o TRA_f pode variar

entre as espécies, dificultando o estabelecimento de um determinado teor de água que caracterize um estresse hídrico. No entanto, quando se trabalha com apenas uma espécie e a metodologia é utilizada com rigor, os resultados do TRA_f e Ψ_{wf} quando comparados, fornecem bons indicativos do estado hídrico das plantas.

O Ψ_{wf} e o TRA_f em plantas de taxi-branco variaram ao longo do período experimental, sendo que as oscilações mais marcantes ocorreram a partir do 31^o, e mais precisamente no 35^o DASR (Figura 3). No 31^o DASR, embora o Ψ_{wf} tivesse atingido um valor reduzido, o TRA_f do tecido foliar foi elevado. Após esta data, o Ψ_{wf} atingiu valores ainda menores e o TRA_f valores mais reduzidos.

Os valores do Ψ_{wf} e TRA_f em plantas de taxi-branco (Figura 2), ao nível de 5% de probabilidade, diferiram estatisticamente entre os tratamentos, pelo teste de Tukey (Quadro 1A - Apêndice).

Os valores de TRA_f para as quatro espécies estudadas não foram considerados como representativos para conclusões mais aprofundadas, face à pouca precisão metodológica. Para as determinações dos TRA_f em plantas de acácia mangium e fedegoso, o curto período de avaliações, foi outro fator que dificultou a interpretação dos resultados.

Há suposição de que as baixas temperaturas registradas durante determinado período do estudo, tenham interagido como um fator adicional causador das respostas ao estresse, e por sua vez tenham também influenciado o comportamento desta espécie.

4.1.2. Condutância estomática em acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi-branco.

A redução da condutância estomática em plantas de acácia mangium e fedegoso sob efeito das condições de baixa disponibilidade de água no solo foi marcante, apesar do curto período de estresse (Figura 4). Assim sendo, as plantas dessas duas espécies, mostraram-se sensíveis à restrição de água fechando os estômatos, desde os cinco DASR até o término das avaliações. As plantas de acácia mangium sob condições de déficit hídrico apresentaram condutâncias estomáticas mais baixas do que as de fedegoso, durante o mesmo período de estresse hídrico. Este fato leva a suposição de que a primeira espécie foi mais sensível ao estresse hídrico, fechando seus estômatos com mais intensidade, a fim de evitar maior perda de água. Segundo Turner (1986), a condutância reduzida é ocasionada pelo fechamento estomático, mecanismo este eficiente no controle da perda de água pelas folhas. Essa redução ocorre em resposta à perda de turgescência das células-guarda, e ocasionalmente ocorre em elevada demanda evaporativa. Concordando com a afirmação

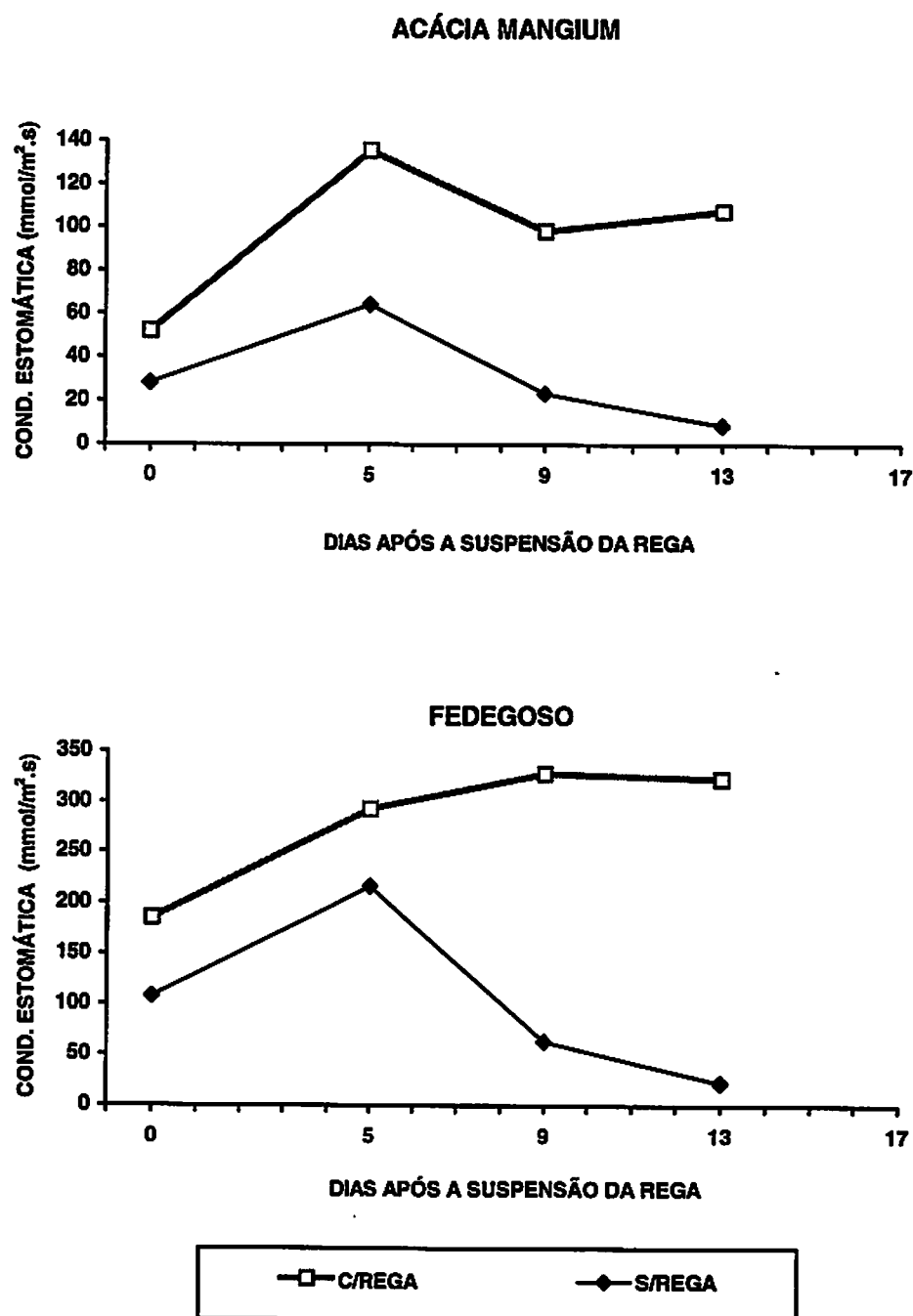


FIGURA 4 - Condutância estomática em plantas de acácia mangium e fedegoso, com e sem rega, avaliada entre as 11:00 e 12:00 h, durante o período de 28/04 a 11/05/94. Média de quatro plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes).

anterior, Conceição, Oliva e Lopes (1986) verificaram em seringueira sob condições de déficit hídrico um fechamento estomático intenso porém lento, quando os valores de potencial hídrico foram de $-1,5$ MPa.

De acordo com Whitehead (1980), Laffray e Louguet (1990), as respostas de condutância estomática ao déficit hídrico varia entre as espécies e com as condições ambientais. Por este prisma, pode ser observado que no 5º DASR (Figura 4), a condutância estomática em acácia mangium e fedegoso foi elevada em resposta possivelmente de um DPV (Figura 5) razoavelmente baixo. Já no 13º DASR, a condutância estomática foi reduzida em DPV elevado, chegando a atingir valores em torno de 9 ± 2 $\text{mmol.m}^2.\text{s}^{-1}$, em acácia mangium. Este comportamento foi observado até mesmo nas plantas regularmente hidratadas, todavia, as plantas sob condições de déficit de água apresentaram condutância com valores mais baixos. Cabe deduzir que as plantas de acácia mangium, mesmo sem estarem submetidas à baixa disponibilidade de água no solo, apresentam estômatos também sensíveis às condições ambientais, principalmente quanto ao DPV. Para se ter uma idéia mais precisa e mais completa do comportamento destas espécies, com relação à RFA e DPV, seria necessário um maior período de avaliação (Figura 5), principalmente com relação à acácia mangium, que possui um ciclo de vida longo.

Com a elevação do DPV e consequentemente redução na condutância estomática, pode-se inferir que os estômatos da

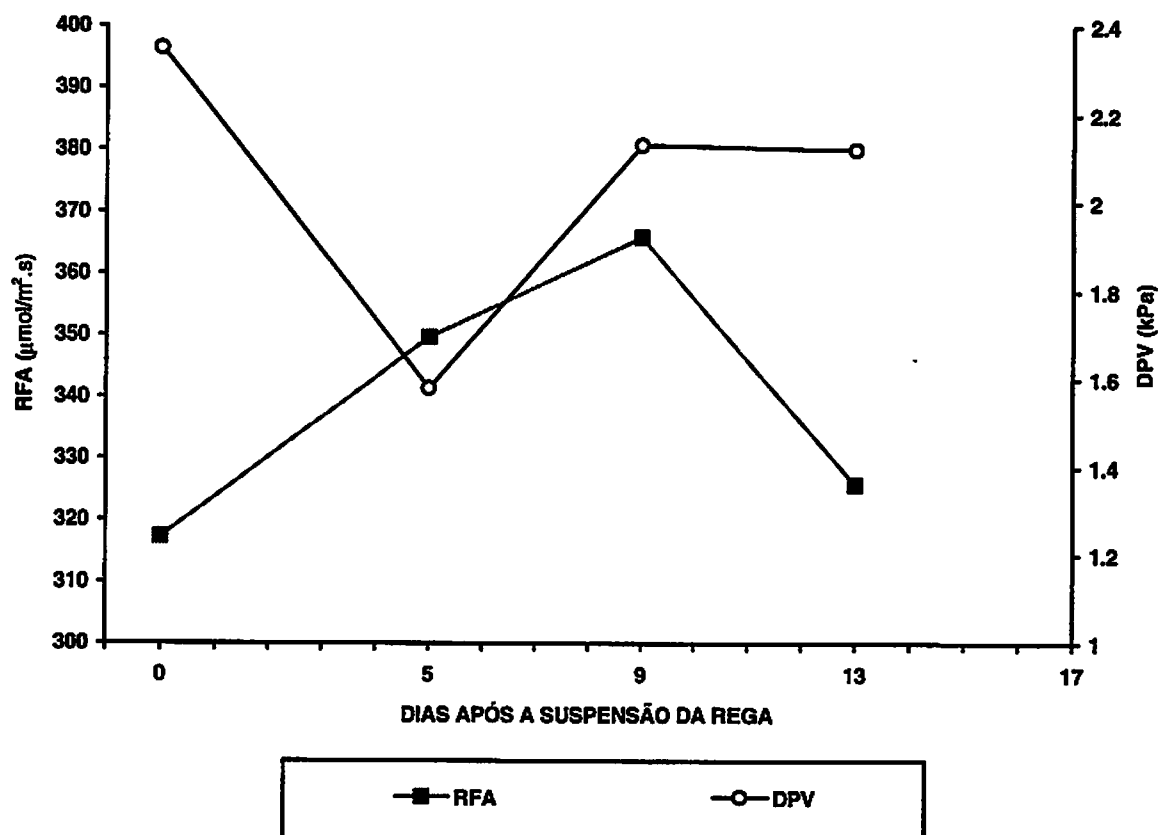


FIGURA 5 - Radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV), registrados entre as 11:00 e 12:00 h, durante o período de 28/04 a 11/05/94. Média de 16 observações.

acácia mangium, além de serem sensíveis a elevação do DPV (Figura 5), acompanham de maneira direta o TRA_f e Ψ_{wf} (Figura 2), quando as plantas estão sob condições de escassez de água no solo.

A condutância estomática tanto em plantas de acácia mangium como em fedegoso, apresentou diferença significativa entre os tratamentos, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey (Quadro 2A - Apêndice).

Ao observar a Figura 4, pode ser notado que a condutância estomática das plantas de fedegoso sem rega decresceu a medida que o solo foi esgotando suas reservas hídricas e a demanda de água pela atmosfera foi aumentando (Figura 5). Sob baixa disponibilidade de água no solo ou em presença de grande demanda hídrica, a planta se utiliza do fechamento dos estômatos, que é um dos principais mecanismos de controle da perda d'água (Coelho 1980; Izquierdo e Hosfield 19981; Ficus, Wuillshleger e Duke, 1984)

Pode ser constatado que a diminuição da condutância estomática desta espécie sob condições de deficiência hídrica, também acompanhou uma relação direta do TRA_f e do Ψ_{wf} (Figura 2). Foi verificado ainda, que mesmo com a redução na abertura estomática e o decréscimo acentuado no Ψ_{wf} , o teor de água foliar desta espécie também foi severamente afetado.

O fedegoso parece ser uma espécie pouco tolerante à deficiência de água no solo, mesmo tendo apresentado enrolamento

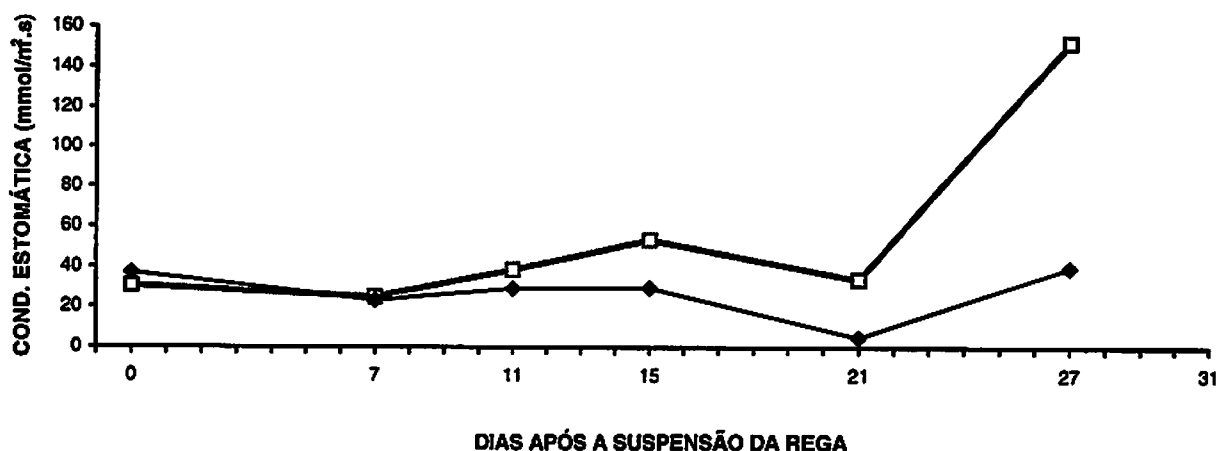
e queda de folhas, e uma baixa condutância estomática, características consideradas por Rosa, Dillenburg e Forseth (1991), como estratégias de resistência ao estresse hídrico.

As plantas de freijó-cinza sob restrição de água, fecharam os estômatos mais intensamente a partir do 11º DASR em diante, reduzindo assim a condutância estomática até atingir valores próximos de zero, aos 21 DASR, e consequentemente aumentando a diferença entre ambos os tratamentos (Figura 6). Embora os valores da RFA e do DPV no 21º DASR não tenham sido tão elevados (Figura 7A), houve redução na condutância estomática em ambos os tratamentos. O fechamento dos estômatos pode ter ocorrido em função de fatores intrínsecos das plantas conforme Cohen e Cohen (1983).

A suposição para a condutância nas plantas de freijó-cinza estressadas é de que esta tenha ocorrido às custas da via cuticular, conforme resultados obtidos por Reis e Hall (1986), que submetendo plantas de *Eucalyptus camaldulensis* à deficiência hídrica no solo, observaram que no quinto dia após a aplicação do tratamento hídrico entre as 9:00 e 10:00 h, os valores de condutância estomática dessa espécie foram mínimos, de 10 a 20 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

No 27º DASR, provavelmente o RFA e DPV (Figura 7A), pouco influenciaram como fatores determinantes no aumento repentino da condutância estomática em freijó-cinza, tanto em plantas controle como naquelas sob condições de estresse hídrico.

FREIJÓ-CINZA



TAXI-BRANCO

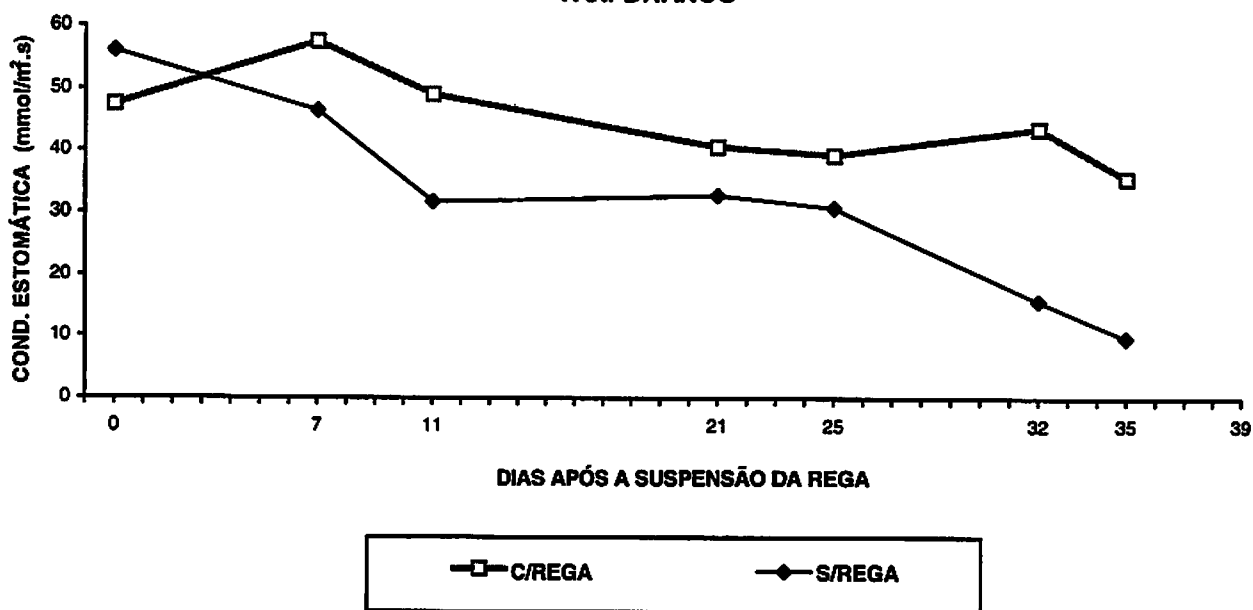


FIGURA 6 - Condutância estomática em plantas de freijó-cinza e taxi-branco, com e sem rega, avaliada entre as 11:00 e 12:00 h, durante o período de 10/06 a 19/07/94. Média de quatro plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes).

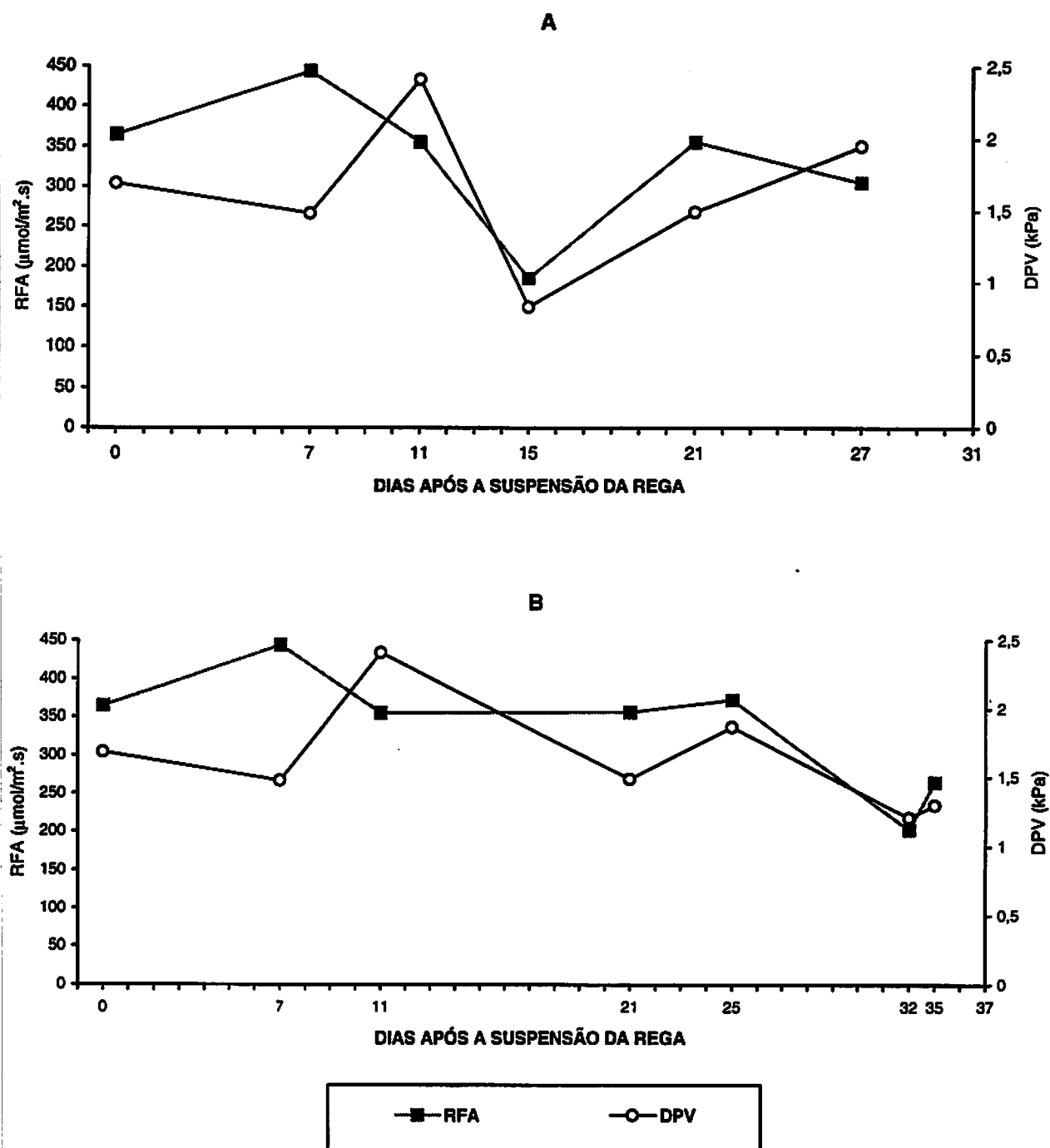


FIGURA 7 - Radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV), registrados entre as 11:00 e 12:00 h, durante o período de 10/06 a 07/07/94 (A) e de 10/06 a 19/07/94 (B). Média de 16 observações.

O aumento abrupto da condutância estomática em plantas com oferta de água da referida espécie, nesta data, é atribuído à variabilidade genética da espécie, associada a questões metodológicas. De acordo com Rao et al. (1990), a sensibilidade dos estômatos às variações do ambiente é variável entre as espécies e entre os clones de uma mesma espécie.

Segundo Castonguay e Markhart III (1992), as diferenças genéticas na resposta estomática ao déficit hídrico e a variabilidade na capacidade do mesófilo para a fotossíntese, têm sido reportadas e podem potencialmente serem usadas para selecionar genótipos com maior eficiência do uso da água.

Para Whitehead 1980; Laffray e Louguet (1990), as respostas de condutância estomática ao estresse hídrico varia entre as espécies e com as condições ambientais.

A diferença na condutância estomática entre plantas de freijó-cinza hidratadas e estressadas foi significativa ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey (Quadro 2A - Apêndice). Segundo observações visuais, apesar das diferenças significativas na condutância estomática entre os tratamentos, o freijó-cinza demorou a apresentar sinais de injúrias externas causadas pelo estresse hídrico. O atraso nesses sinais, supostamente foi devido as temperaturas registradas na região estarem em declínio, embora a umidade relativa do ar estivesse baixa (Figura 1). Isto talvez tenha contribuído para o adiamento do processo de murcha e secamento nas folhas. Algumas vezes, o

efeito provocado por essas temperaturas foi distinguido do efeito causado pelo estresse hídrico, porque os sinais de murchamento ocorreram tanto nas plantas controle como nas plantas estressadas. Somente a partir do 15^o DASR, em algumas plantas estressadas da mencionada espécie começaram a surgir os primeiros sinais de enrolamento em folhas expandidas. Quanto a este aspecto, Rosa, Dillenburg e Forseth (1991), consideram que o enrolamento em folhas atua como uma estratégia de resistência ao estresse hídrico, reduzindo a área foliar transpirante e evitando maior perda de água. Posteriormente, foi verificado um murchamento especialmente nas folhas mais jovens desta espécie que progrediu até o término do experimento. Alguns indivíduos já demonstravam sinais de murcha severa, sugerindo que estas plantas não suportariam uma desidratação mais prolongada.

Com relação ao taxi-branco, a condutância estomática, pelo teste de Tukey, não diferiu significativamente, entre os tratamentos, ao nível de 5% de probabilidade (Quadro 2A - Apêndice). Mesmo assim, principalmente em plantas estressadas houve uma redução mais acentuada na condutância estomática (Figura 6).

A condutância estomática em plantas de taxi-branco sob estresse hídrico foi bem definida, sendo reduzida desde os primeiros dias após a aplicação do estresse até o final do experimento (Figura 6). Este fechamento estomático refletindo num aumento das resistências ao fluxo hídrico na planta, pode ser uma

característica de prevenção do taxi-branco, economizando água para o desenvolvimento de suas atividades fisiológicas.

A condutância estomática em plantas de taxi-branco sob ambos os regimes hídricos foi influenciada tanto pela RFA como pelo DPV (Figura 7B), principalmente em plantas sob estresse, que a qualquer elevação no valor da RFA e no DPV refletia em alterações na condutância estomática. Até mesmo nas plantas controle, os valores reduzidos de condutância estomática revelaram a influência dessas duas variáveis sobre o comportamento estomático (Figura 7B). Este comportamento pode ser explicado por Meinzer et al. (1993), os quais afirmam que a radiação causa um aumento na temperatura, e essa por sua vez afeta o déficit de pressão de vapor, que indiretamente influencia a regulação estomática.

De um modo geral, as plantas de taxi-branco sob baixa disponibilidade de água no solo apresentaram valores de condutância estomática mais elevados em relação ao freijó-cinza (Figura 6), apesar do RFA e DPV terem sido diferentes, devido as datas das avaliações não terem coincidido totalmente. Por este motivo, o taxi-branco pode possuir uma estrutura anatômica com maior números de estômatos e/ou estômatos com maiores dimensões. Além do mais, esse comportamento pode ter ocorrido devido estas espécies apresentarem supostamente diferentes mecanismos de respostas.

Ao serem analisados a condutância estomática, o Ψ_{wf} e o TRA_f do taxi-branco (Figuras 6 e 3), pode ser constatado que as plantas sob deficiência hídrica fecharam seus estômatos antes que a redução no Ψ_{wf} e no TRA_f se pronunciasse. No 31^o DASR, embora o Ψ_{wf} tivesse atingido um valor reduzido, o tecido foliar manteve-se túrgido por conta do TRA_f ainda elevado. Neste caso, há indícios de que o fechamento antecipado dos estômatos tenha evitado perda de água pela planta. Após esta data, o Ψ_{wf} atingia valores ainda menores e mesmo com o fechamento estomático não foi possível manter o conteúdo de água foliar elevado.

Vale ressaltar que de uma maneira geral, o comportamento estomático das quatro espécies é específico e particular de cada uma e está relacionado com as suas capacidades de se adaptarem às condições do meio aonde se desenvolvem.

As plantas sob déficit hídrico, especialmente das espécies acácia mangium e fedegoso, não conseguiram se adaptar a essa condição de estresse, de forma a manter valores mais elevados de condutância estomática. A intensidade do déficit deve ter contribuído para este fato, mas o curto período de estresse, possivelmente impediu que o sistema radicular atingisse as camadas mais úmidas do solo. Segundo Castonguay e Markhart III (1992), o fechamento estomático é um efeito primário do estresse moderado. No entanto, na presente pesquisa o estresse aplicado foi considerado severo e afetou a abertura dos estômatos.

4.1.3. Variação diurna da condutância estomática em acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi-branco

Conforme mostrado na Figura 8, a evolução diurna da condutância estomática em plantas de acácia mangium sob condições limitadas de água aos treze DASR, apresentou valores bastante reduzidos ao longo do dia. Durante todo este período, o movimento estomático manteve-se quase constante registrando valores consideravelmente baixos, com características de um mecanismo de origem cuticular.

Analizando a evolução da condutância estomática em acácia mangium, da RFA e do DPV (Figuras 8 e 9), no 13^o DASR, pode ser inferido que a elevação do DPV, também contribuiu para que os estômatos permanecessem praticamente fechados a partir das 11:00 h, mesmo após a redução da RFA.

A redução na condutância estomática de plantas regularmente regadas, coincidiu com o decréscimo nos valores da RFA e elevação nos valores de DPV, a qual indicou um aumento na demanda de água pela atmosfera. Estas respostas podem ser explicadas em função da baixa disponibilidade hídrica no solo, cuja quantidade de água seja insuficiente para suprir a demanda da atmosfera, fazendo com que a planta aumente sua resistência ao fluxo de água. Há indicação de que se não existe água suficiente no solo, o fechamento estomático é eficaz para proteger mais eficientemente a planta da desidratação. Esta proteção pode ser

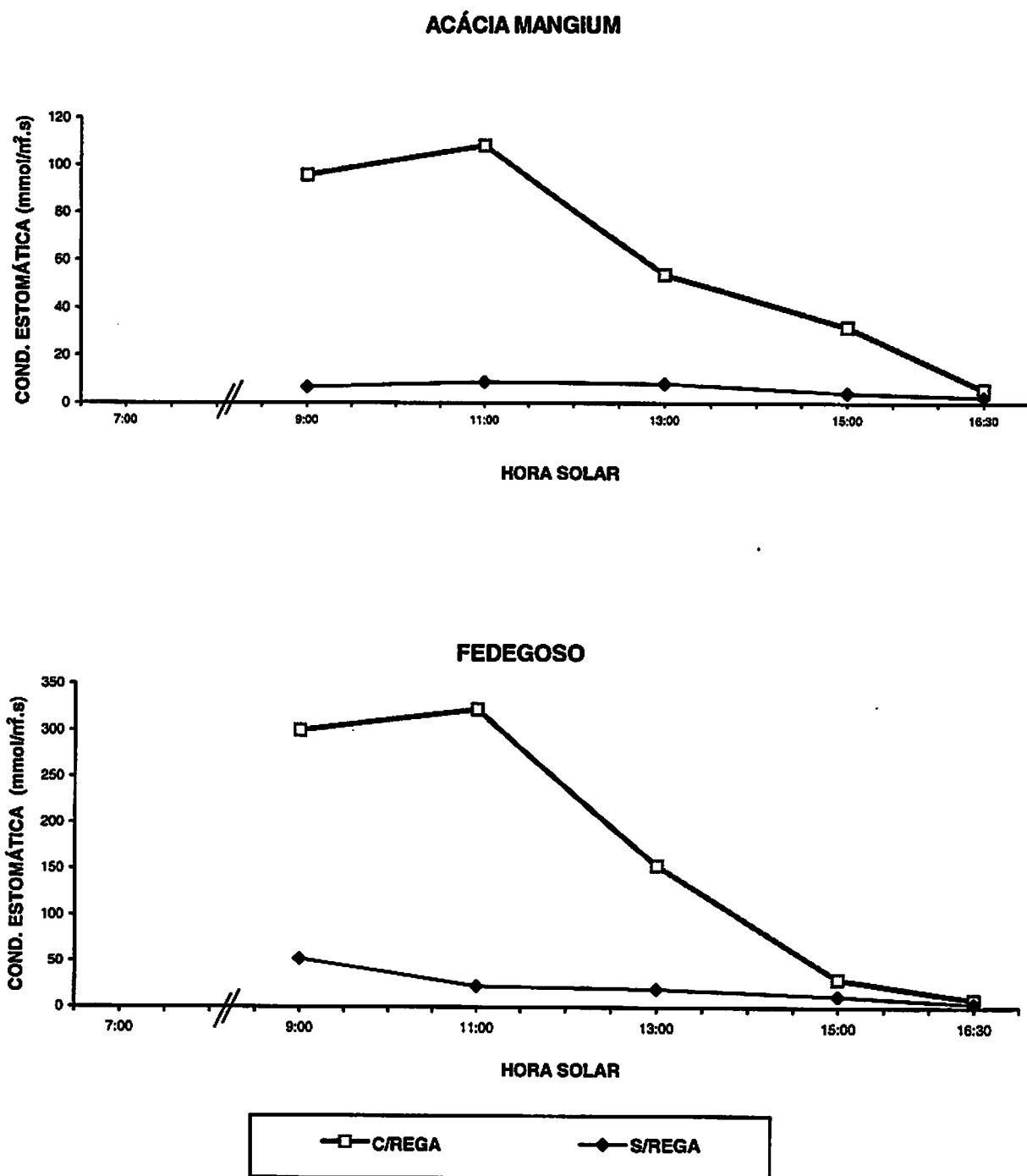


FIGURA 8 - Condutância estomática em plantas de acácia mangium e fedegoso, com e sem rega, no dia 11/05/94 (treze dias após a suspensão da rega). Média de quatro plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes).

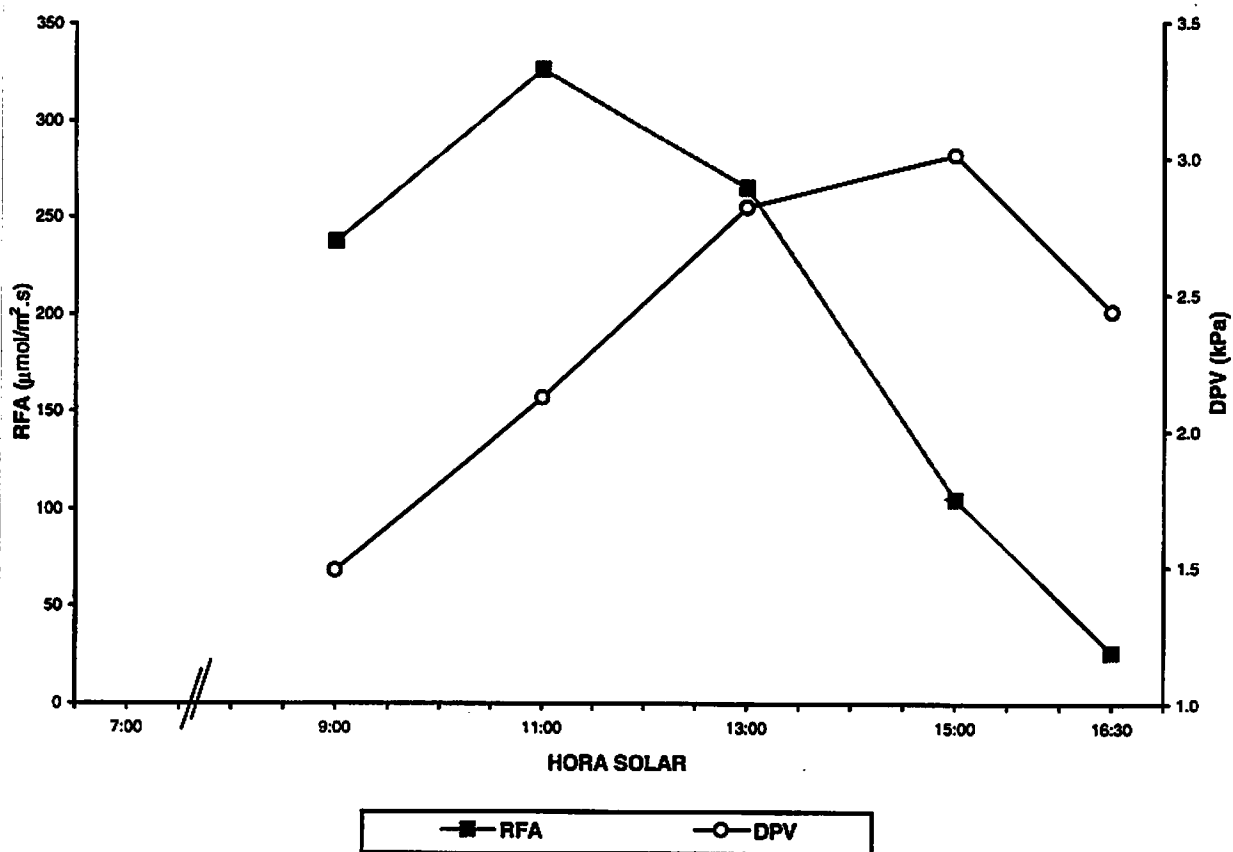


FIGURA 9 - Radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV), ao longo do dia 11/05 '94. Média de 16 observações.

reforçada por uma elevada tolerância protoplasmática à desidratação, cujos efeitos posteriores serão provavelmente minimizados (Laffray e Louguet (1990).

A partir das 9:00 h, a condutância em plantas estressadas de fedegoso, decresceu até atingir valores próximos de zero (Figura 8). Esta condutância foi decrescendo a medida que o DPV foi aumentando (Figura 9), e após o início do declínio do DPV, (cujos valores registrados ainda eram elevados) a condutância reduziu gradativamente (Figuras 9 e 8). Whitehead, Okali e Fasehun (1981) ressaltam, que geralmente, a medida que as plantas ficam desidratadas ou quando a radiação é mais elevada, há um aumento na sensibilidade da condutância estomática ao déficit de saturação do ar.

Com relação as plantas controle de fedegoso, a condutância estomática acompanhou o mesmo padrão de respostas das demais espécies com oferta de água. Às 9:00 h, esta variável apresentou um elevado fluxo sob os efeitos de um DPV não tão elevado e de uma RFA elevada talvez para esta espécie (Figura 8). Foi constatado que em decorrência aos valores de DPV ainda elevados e de uma redução da RFA, a condutância decresceu nos horários de 13:00, 15:00 e 16:30 (Figura 9).

Estas observações são sustentadas também por Reicosky e Ritchie (1976) citados por Volpe, Brunini e Camargo (1990), que estudando o comportamento estomático de plantas de milho sob restrição de água, verificaram que logo após o nascer do sol, a

abertura dos estômatos foi parcial, e a partir do momento em que a demanda evaporativa da atmosfera foi maior do que a capacidade do solo em fornecer água para as raízes (ainda sob elevada radiação), os estômatos fecharam e durante o resto do dia permaneceram fechados. Jones (1983), Laffray e Louguet (1990) afirmam que muitas espécies fecham os estômatos em resposta ao aumento do DPV, independentemente de outros fatores.

O curso diurno da condutância estomática tanto em acácia mangium como em fedegoso, pelo teste de Tukey, apresentou diferenças significativas entre os tratamentos, ao nível de 5% de probabilidade (Quadro3A - Apêndice).

O valor da condutância estomática em plantas de freijó-cinza sem rega, no horário das 9:00 h, no 27^o DASR coincidiu praticamente com o das plantas controle (Figura 10). Apesar dos valores de condutância estomática refletirem os eventos instantâneos, as condições climáticas (temperatura e radiação pouco intensa) do dia anterior e a baixa demanda da atmosfera (DPV e RFA baixos) naquele horário, talvez tenham contribuído para abertura estomática semelhante à das plantas controle. Todavia, foi verificada uma redução desta variável até o final das avaliações, exceto às 15:00 h, quando houve um aumento, mesmo com um DPV ainda elevado (Figura 11A), não respondendo assim, a demanda da atmosfera.

Das 13:00 h em diante, no horário de elevada demanda atmosférica, a condutância das plantas controle começou a

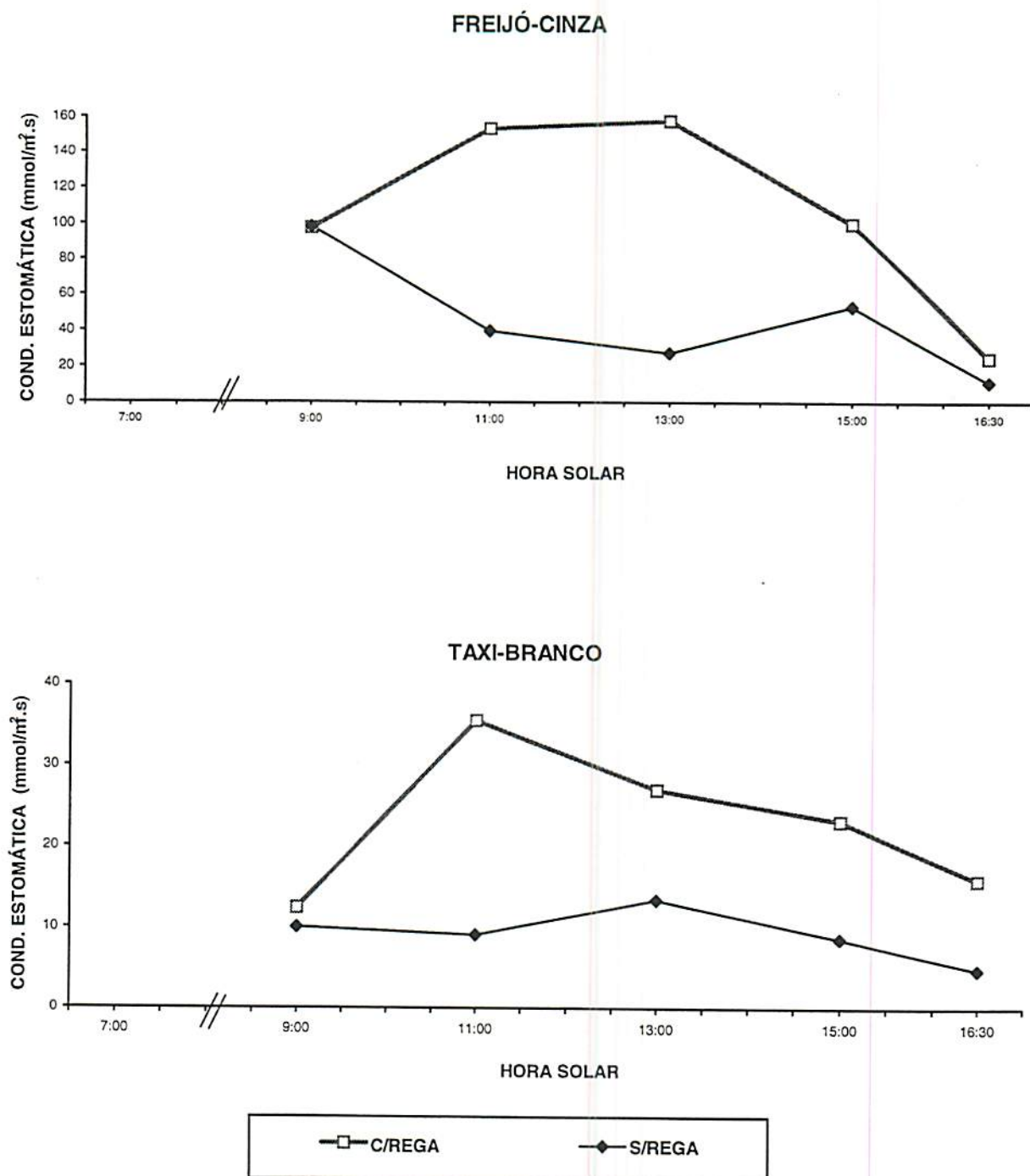


FIGURA 10 - Condutância estomática em plantas de freijó-cinza e taxi-branco, com e sem rega, respectivamente nos dias 07 e 15/07/94 (27 e 35 dias após a suspensão da rega). Média de quatro plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes).

decrecer, e esta redução se deve à elevação do DPV (Figura 11A). Para as plantas sob restrição de água, o fator que determinou o decréscimo neste mesmo horário, provavelmente foi também o DPV elevado. Já no horário das 15:00 h, em plantas estressadas de freijó-cinza, ao invés de redução da condutância estomática houve uma elevação desta variável. Este fato pode ter ocorrido devido a problemas de caráter metodológico.

De acordo com Beadle et al. (1985), o principal fator determinante da condutância estomática em *Pinus sp.* foi também o DPV, exceto no início da manhã e final da tarde, quando o controle da condutância estomática foi influenciado pela radiação e pela temperatura.

A condutância estomática em plantas de taxi-branco sem suprimento de água aos 35 DASR, registrou valores consideravelmente reduzidos quando comparados aos valores obtidos em plantas controles (Figura 10). Avaliando a condutância estomática, o DPV e a RFA (Figura 11B), pode ser observado que durante a manhã (em ambos os tratamentos) não houve um total sincronismo entre essas variáveis, principalmente com relação ao DPV. Todavia, a partir das 13:00 h até o final do período de medições, por volta das 16:30 h, ocorreu um decréscimo na condutância em plantas com e sem rega, em decorrência a uma redução tanto do DPV como da RFA (Figura 11B). Meyer e Green (1982) consideram que o mecanismo estomático é mais influenciado pelo DPV do que pela radiação solar, porque ao longo do dia

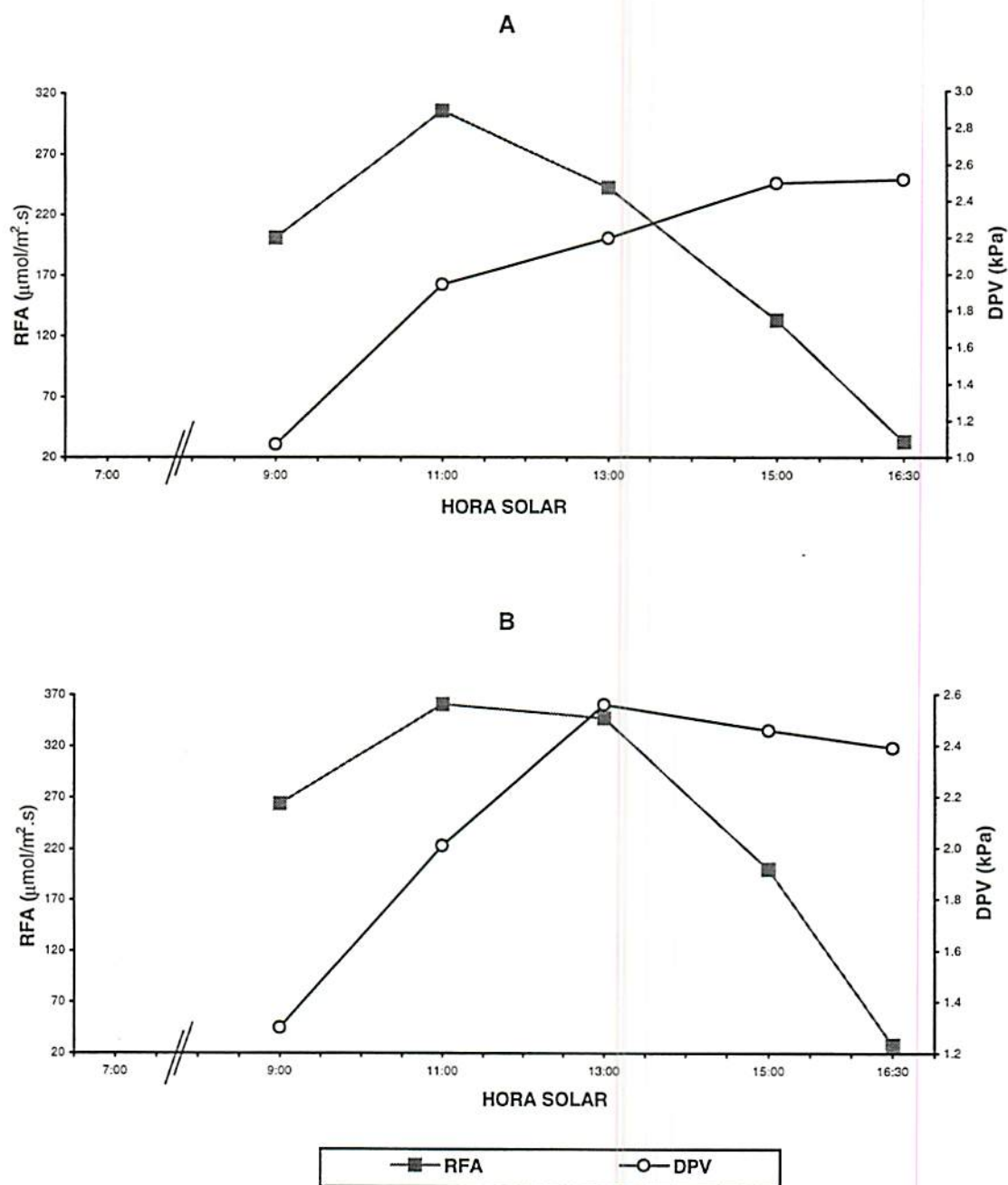


FIGURA 11 - Radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV), ao longo dos dias 07 (A) e 15/07/94 (B). Média de oito observações (eixo das ordenadas em escalas diferentes).

ocorre diminuição da umidade e aumento da temperatura. Os menores valores de condutância estomática nas plantas sujeitas à deficiência de água no solo, proporcionaram uma menor perda hídrica. Este processo pode ser explicado pelo aumento da resistência estomática ao fluxo de água e/ou pela queda na taxa de absorção de água pelas raízes, cujas plantas sob estresse hídrico fecharam seus estômatos na tentativa de controlar a perda de água, mesmo diante de uma demanda da atmosfera ainda elevada. Concordando com este ponto de vista, Coelho (1980), Izquierdo e Hosfield (1981), dizem que sob baixa disponibilidade de água no solo ou em presença de grande demanda hídrica, a planta se utiliza do fechamento estomático, que é um dos principais mecanismos para controlar a perda de água.

Para o freijó-cinza e taxi-branco, a variação na condutância estomática entre os tratamentos foi significativa, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey (Quadro 3A - Apêndice).

4.2. Características bioquímicas

4.2.1. Proteínas versus aminoácidos totais e açúcares solúveis totais versus açúcares redutores.

a) Acácia mangium

Os teores de proteínas em folhas expandidas das plantas estressadas variou bastante entre as quatro espécies estudadas (Figura 12). Acácia mangium foi a espécie que apresentou uma maior concentração de proteínas, em ambos os tratamentos, seguida do taxi-branco. Ambas apresentaram um padrão de concentração semelhante, não mostrando diferenças significativas entre os tratamentos, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey. As plantas estressadas de acácia mangium não apresentaram redução no teor de proteínas e nem simultâneo aumento nas frações de aminoácidos (Figura 12). Com base nestes resultados, há evidências de que a síntese de proteína da espécie em questão, não foi afetada pela baixa disponibilidade de água no solo, ou a degradação desse composto não foi expressiva, pois os teores protéicos de plantas controle e estressadas foram idênticos. Para as plantas desta espécie sujeitas à restrição de água, a concentração de açúcares redutores e solúveis totais não apresentaram diferenças significativas ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey (Figura 13). Vyas et al (1985)

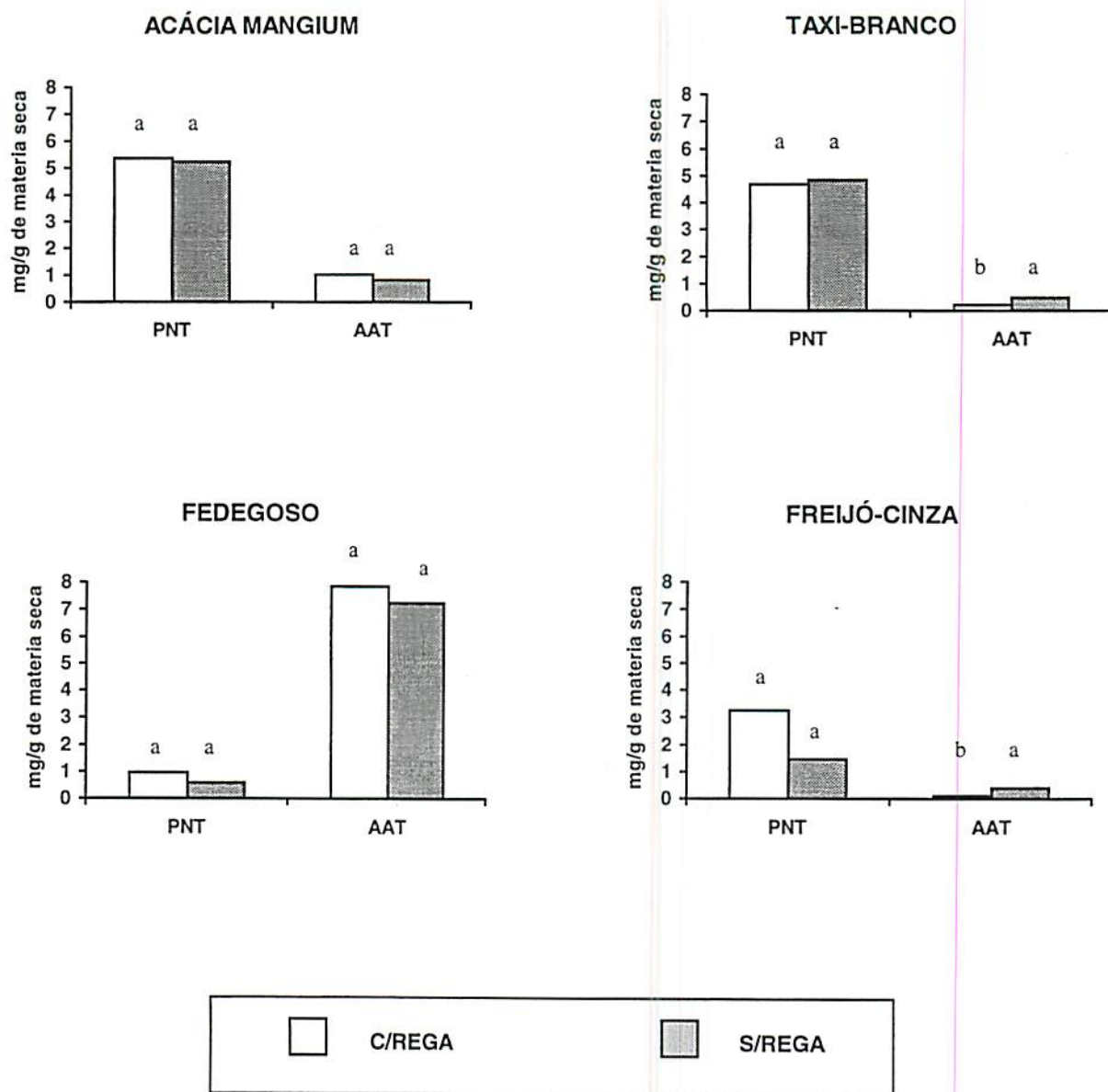


FIGURA 12 - Teores de proteínas (PNT) e aminoácidos totais (AAT) em folhas expandidas de plantas de acácia mangium, taxi-branco, fedegoso e freijó-cinza, submetidas aos tratamentos com e sem rega (média de dez plantas para freijó-cinza e taxi-branco; e cinco plantas para acácia mangium e fedegoso). Letras iguais por composto orgânico não diferem entre si, pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.

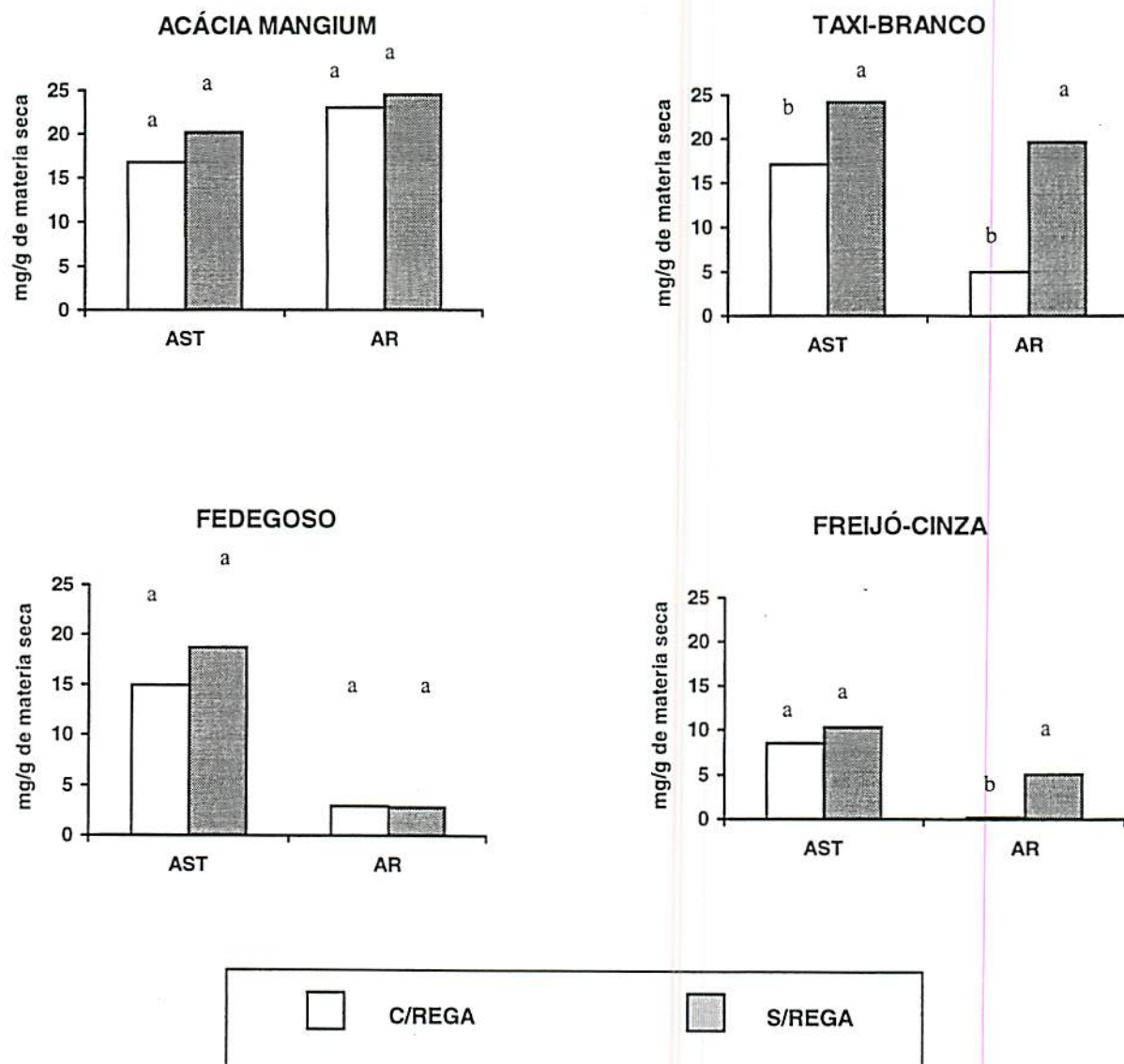


FIGURA 13 - Teores de açúcares solúveis totais (AST) e açúcares redutores (AR) em folhas expandidas de plantas de acácia mangium, taxi-branco, fedegoso e freijó-cinza, submetidas aos tratamentos com e sem rega (média de dez plantas para freijó-cinza e taxi-branco; e cinco plantas para acácia mangium e fedegoso). Letras iguais por composto orgânico não diferem entre si, pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.

confirmam que o teor de açúcares não aumenta em todas as espécies. Provavelmente, a quantidade desses açúcares em acácia mangium não tenha sido suficiente para que o estado hídrico das mesmas fosse mantido em Ψ_{wf} mais baixos (Figura 2). Em se tratando de uma espécie de ciclo longo, o período de estresse relativamente curto, talvez tenha também contribuído para este fato. De acordo com Kramer (1969), presumivelmente as alterações nas concentrações de açúcares estão relacionadas à mudanças na atividade enzimática. No entanto, este autor comenta que existem diferenças entre as espécies quanto aos efeitos do déficit hídrico no metabolismo de carboidratos. É mencionado também, que a reação das plantas ao estresse hídrico, se torna mais complexa ainda porque frequentemente a respiração diminui mais lentamente do que a fotossíntese, provocando mudanças nas proporções de alguns carboidratos e reduções nas suas reservas.

b) Taxi-branco

Analisando o teor protéico do taxi-branco em plantas sob condições de estresse foi constatado que a redução no conteúdo de proteínas não ocorreu, já as frações de aminoácidos foram estatisticamente superiores ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey, em relação às das plantas controle (Figura 12). Cascardo (1991), também não obteve redução

no teor protéico em folhas e caules de plantas de seringueira sob condições de déficit hídrico.

As frações de metabólitos existentes em folhas estressadas de taxi-branco apresentada na Figura 13, mostram que o déficit hídrico induziu o aumento na concentração de açúcares solúveis totais na referida espécie. Em estudos com feijoeiro (cultivar macarrão rasteiro), Freire (1990), observou que a condição de déficit hídrico proporcionou aumentos na concentração de açúcares solúveis totais e no teor de açúcares redutores, em relação às plantas controle. Conforme Morgan (1984) aumento nos teores de açúcares solúveis totais e açúcares redutores em plantas sob condições de estresse hídrico de algumas espécies se devem provavelmente a uma hidrólise do amido. Esse aumento na concentração de açúcares solúveis pode ter ocorrido devido a uma contínua produção de fotoassimilados pela fotossíntese, que é menos afetada pelo déficit hídrico do que o crescimento (Boyer 1970). A hidrólise de macromoléculas pode ser considerada uma possível causa para o aumento na fração de carboidratos solúveis. No taxi-branco foi detectado ainda, um aumento de açúcares redutores em plantas estressadas. Em conformidade com os resultados obtidos neste trabalho, Oliveira (1985), pesquisando cana-de-açúcar verificou também uma maior quantidade de açúcares redutores em plantas cultivadas em solo sob baixa disponibilidade de água. O citado autor atribuiu o resultado obtido, a um aumento

na atividade enzimática, sugerindo que a quebra da sacarose aumentaria a quantidade de açúcares redutores.

Em plantas de taxi-branco sob restrição de água no solo, os aumentos verificados nas frações de açúcares redutores, açúcares solúveis totais e aminoácidos caracteriza a ocorrência de um provável ajustamento osmótico em Ψ_{wf} baixos (Figura 3). Conforme Thomas (1991), o acúmulo de aminoácidos pode ocorrer simultaneamente à diminuição do potencial osmótico, atuando como soluto compatível e mantendo o potencial hídrico do citoplasma em equilíbrio com o potencial hídrico vacuolar. Ludlow, Fischer e Wilson (1985) mostraram que quando o estresse hídrico desenvolveu-se lentamente ocorreu ajustamento osmótico e esse fenômeno fez com que a condutância fosse mantida em potencial hídrico mais baixos, favorecendo com isso a aclimação da gramínea tropical *Panicum maximum* var. *trichoglume*.

c) Fedegoso

De um modo geral, dentre as quatro espécies estudadas, o fedegoso foi a que apresentou uma menor fração protéica (Figura 12). As plantas desta espécie que se encontravam sob condições limitadas de água, tenderam a uma redução nos teores deste composto orgânico, porém a referida redução foi pouco expressiva, a ponto de não apresentar significância estatística, ao nível de

5% de probabilidade, pelo teste de Tukey (Figura 12). Apesar das plantas de fedegoso sob condições de deficiência hídrica terem apresentado uma reduzida fração de proteína e simultaneamente uma maior quantidade de aminoácidos e de açúcares solúveis totais, o conteúdo de água foliar decresceu a baixos potenciais hídricos (Figura 2). Tudo indica que para esta espécie, as alterações metabólicas não ocorreram totalmente por efeito do estresse hídrico, já que plantas de ambos os tratamentos mostraram comportamentos similares em todas as frações orgânicas. Entretanto, Freire (1990), observou que a redução do potencial hídrico foliar em duas cultivares de feijoeiro sob condições de estresse hídrico acompanhou a uma diminuição no teor protéico. De acordo com Navari-Izzo, Quartacci e Izzo (1990), um decréscimo nas concentrações de proteínas em plantas sob condições de déficit hídrico poderia refletir síntese reduzida ou aumento na degradação, levando a níveis mais elevados de aminoácidos.

d) Freijó-cinza

Com relação ao freijó-cinza, os teores de proteína em plantas sob restrição de água foram inferiores aos das plantas controle, porém não houve diferença significativa entre os tratamentos, pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade. Mesmo assim, a concentração de aminoácidos das

plantas estressadas aumentou (Figura 12). Estes resultados estão de acordo com os obtidos por Cairo (1992) em folhas expandidas de jatobá, cuja fração protéica mesmo não sofrendo alterações significativas, apresentou um aumento nos teores de aminoácidos. O autor sugere que tenha havido uma certa dificuldade para o metabolismo de proteínas daquela espécie.

Normalmente o estresse hídrico leva a uma diminuição no teor de proteínas, provavelmente, devido a paralisação da síntese protéica (Fukutoku e Yamada 1984) e/ou a hidrólise de proteínas (Hsiao, Acevedo e Henderson, 1973) e/ou a diminuição no fluxo de nitrato, uma vez que a redutase de nitrato é induzida pelo substrato (Solomonson e Barber 1990), que diminuiria pela redução do fluxo transpiratório.

Todavia, segundo Hanson e Hitz (1982), a diminuição no teor de proteínas é comum em tecidos jovens, onde o estresse hídrico provoca uma rápida inibição da síntese protéica, acompanhada de uma eventual perda de proteínas. Já em tecidos maduros sob um estresse mais severo, o comportamento é diferente, a síntese protéica pode permanecer elevada e haver uma pequena alteração no conteúdo protéico líquido. Nesse caso, pode ocorrer ainda, um turnover protéico contínuo durante o estresse.

4.3. Características de crescimento

4.3.1. Comprimento foliar

O comprimento foliar nas quatro espécies foi influenciado pelo esgotamento progressivo de água no solo, ao longo do período de aplicação dos tratamentos hídricos (Figuras 14 e 15). Os resultados deste estudo comprovam as afirmações de Dale (1988), de que folhas em expansão são sensíveis ao déficit hídrico, chegando a reduzir ou cessar o crescimento, mesmo em pequenos decréscimos no potencial hídrico foliar e no turgor. Este autor ressalta também, que o ajustamento osmótico é um importante regulador para a expansão foliar.

O crescimento foliar em plantas de acácia mangium e fedegoso sob condições de escassez de água foi paralisado num período mais curto, haja vista que essas espécies foram logo afetadas pelo estresse (Figura 14). De acordo com Boyer (1988), a paralisação inicial ou a lentidão do crescimento foliar pode ser resultado da perda do turgor da célula. Em ambas as espécies, este resultado pode ter ocorrido em função de uma virtual ausência de osmorregulação em suas folhas, em potenciais hídricos mais baixos (Figura 2). Ao rever a Figura 13, pode ser notado que as plantas destas espécies sob condição de estresse, embora apresentando uma determinada quantidade de açúcares redutores e solúveis totais, seus teores em relação aos dos indivíduos

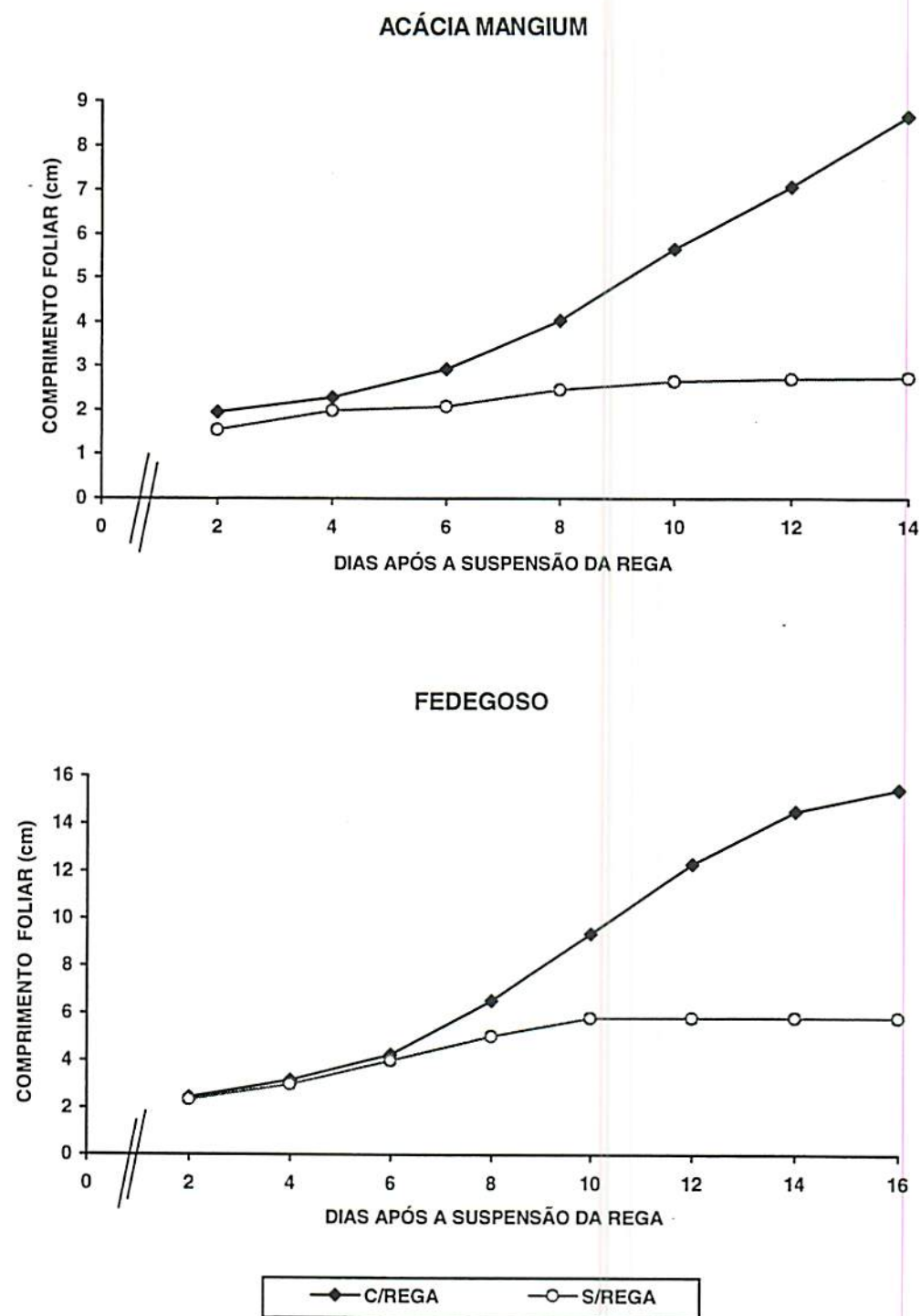


FIGURA 14 - Comprimento foliar de plantas de acácia mangium e fedegoso, com e sem rega, no período de 28/04 a 14/05/94. Média de cinco plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes).

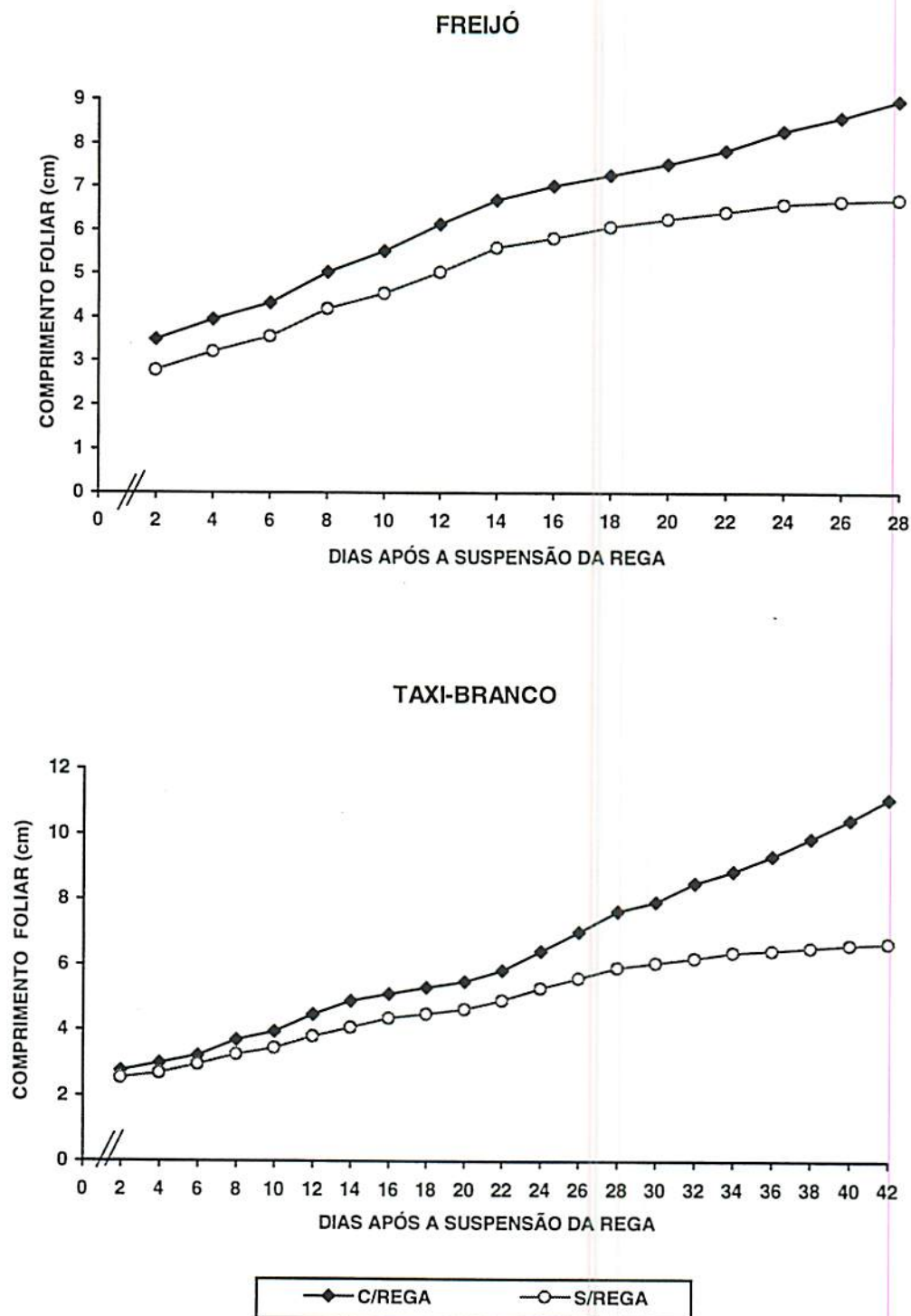


FIGURA 15 - Comprimento foliar de plantas de freijó-cinza e taxi-branco, com e sem rega, no período de 10/06 a 27/07/94. Média de dez plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes).

tratados com rega não foram significativos (ao nível de 5% probabilidade, pelo teste de Tukey). Além disso, os teores de aminoácidos e de proteínas também não diferiram entre os tratamentos, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey (Figura 12). Possivelmente, a quantidade de solutos nos tecidos dessas espécies não foi suficiente para promover o ajustamento osmótico, e consequentemente, a manutenção na absorção de água.

Foi verificado também, que o crescimento foliar em plantas de acácia mangium e fedegoso com oferta hídrica, ainda não tinha paralisado quando o experimento foi concluído. Fato este que vem reforçar a sensibilidade do crescimento foliar ao déficit hídrico.

De acordo com o teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade, o crescimento foliar entre os tratamentos somente foi significativo em acácia mangium. Em fedegoso foi detectada diferença significativa para esta variável (Quadro 4A - Apêndice).

As folhas estressadas de freijó-cinza e taxi-branco, mesmo apresentando um crescimento mais lento em relação ao das plantas hidratadas, continuaram o processo de alongamento por um longo período, para em seguida estabilizar esse crescimento (Figura 15). Essas observações sugerem que, o estresse hídrico embora seja amplamente reconhecido como acelerador da senescência, quando temporário, pode simplesmente retardar ou cessar o desenvolvimento de folhas jovens (Sweet et al. 1990).

Os resultados obtidos neste trabalho possibilitam inferir que os teores de água foliar até aproximadamente o 23^o e 31^o DASR, respectivamente para o freijó-cinza e taxi-branco (Figura 3), foi suficiente para promover o alongamento foliar até 24^o e 36^o DASR (freijó-cinza e taxi-branco).

Kuang, Turner e Hensen (1990), constataram que o alongamento foliar em trigo estava mais relacionado com o potencial hídrico do solo, do que com a turgescência celular. Na pesquisa desses autores, a turgescência em plantas sob condições limitadas de água foi mantida artificialmente através da aplicação de pressão nas raízes, mantendo dessa forma, o potencial hídrico foliar com valores elevados. Mesmo assim, as folhas ajustaram-se osmoticamente, porém as taxas de crescimento foliar foram reduzidas, provavelmente pela ação do ácido abscísico produzido no sistema radicular.

Baseado no teste de Tukey, o estresse hídrico entre plantas de freijó-cinza e taxi-branco, não provocou diferenças significativas com relação ao crescimento foliar, ao nível de 5% de probabilidade (Quadro 4A - Apêndice), apesar da escassez de água ter reduzido o ritmo de crescimento da folha.

Dentre as quatro espécies estudadas, as que mais sofreram a influência do déficit hídrico no tocante ao crescimento foliar, foram acácia mangium e fedegoso, seguidas do freijó-cinza e taxi-branco. Os resultados obtidos nesta pesquisa se assemelham aos observados por Pita, Oliva e Silva (1986/1987),

em estudos com *Hevea brasiliensis* e *H. pauciflora*, nos quais, houve redução no tamanho das folhas quando as plantas dessas espécies foram submetidas à condição de deficiência hídrica.

4.3.2. Comprimento do caule

O comprimento do caule de plantas de acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi-branco, ao longo do período experimental foi afetado pelas condições de baixa disponibilidade de água no solo (Figuras 16 e 17).

Apesar do curto período de imposição dos regimes hídricos para a acácia mangium e o fedegoso (Figura 16), o alongamento caulinar destas espécies foi bastante afetado pela baixa disponibilidade de água no solo. A partir do 8^o DASR, o comprimento do caule em plantas estressadas de acácia mangium permaneceu praticamente inalterado (Figura 16). O crescimento caulinar desta espécie foi reduzido antes do TRA_f atingir valores mais baixos, no entanto o Ψ_{wf} apresentava-se com valores bastante baixos (Figura 2). O mesmo padrão de crescimento foi constatado em fedegoso (Figura 16), mas o número de avaliações do TRA_f e potencial hídrico foi insuficiente para fazer correlação entre estas variáveis (Figura 2). Para esta espécie é nítido o efeito prejudicial da deficiência hídrica sob o crescimento do caule.

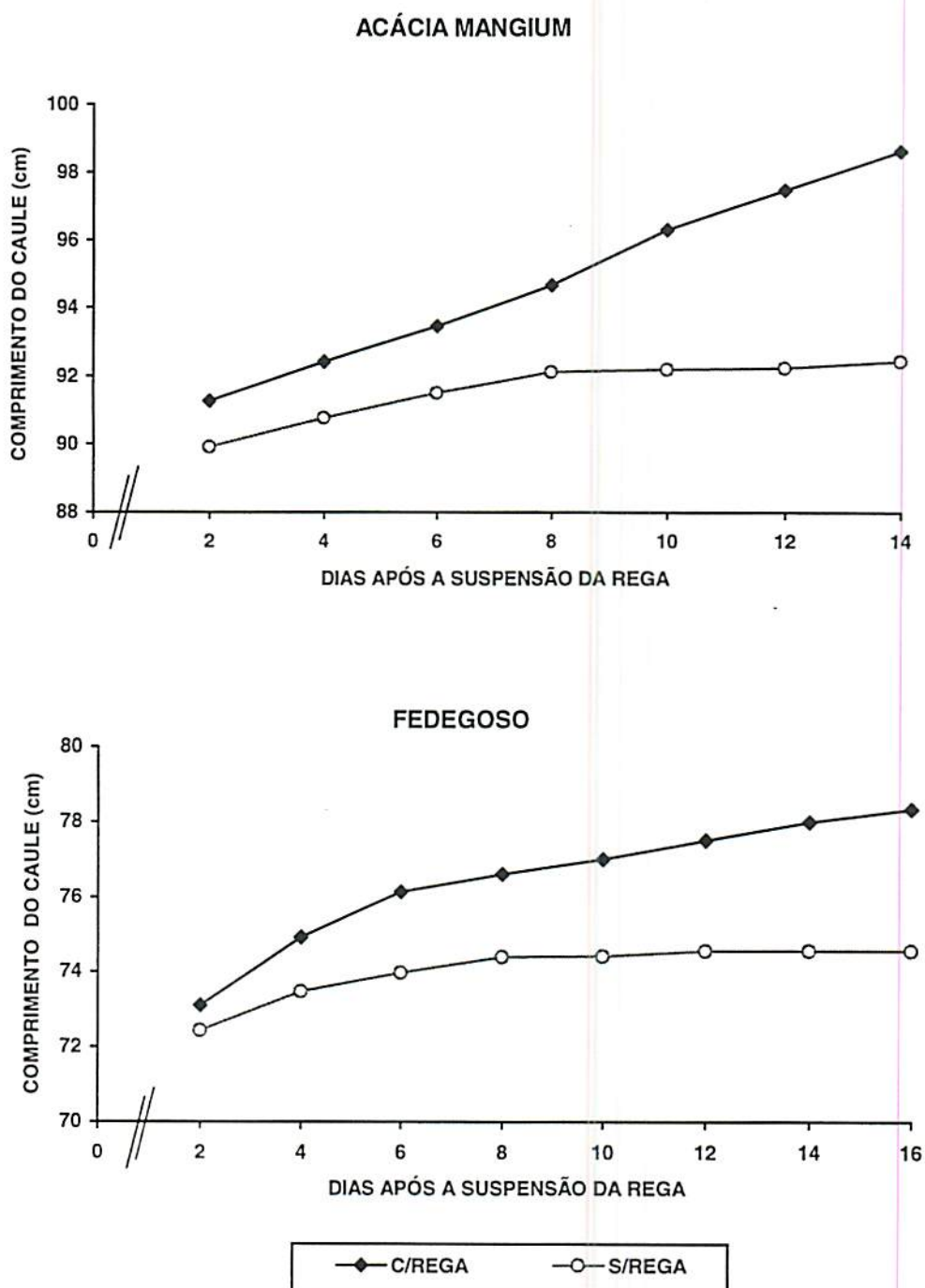


FIGURA 16 - Comprimento do caule de plantas de acácia mangium e fedegoso, com e sem rega, no período de 28/04 a 14/05/94. Média de cinco plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes).

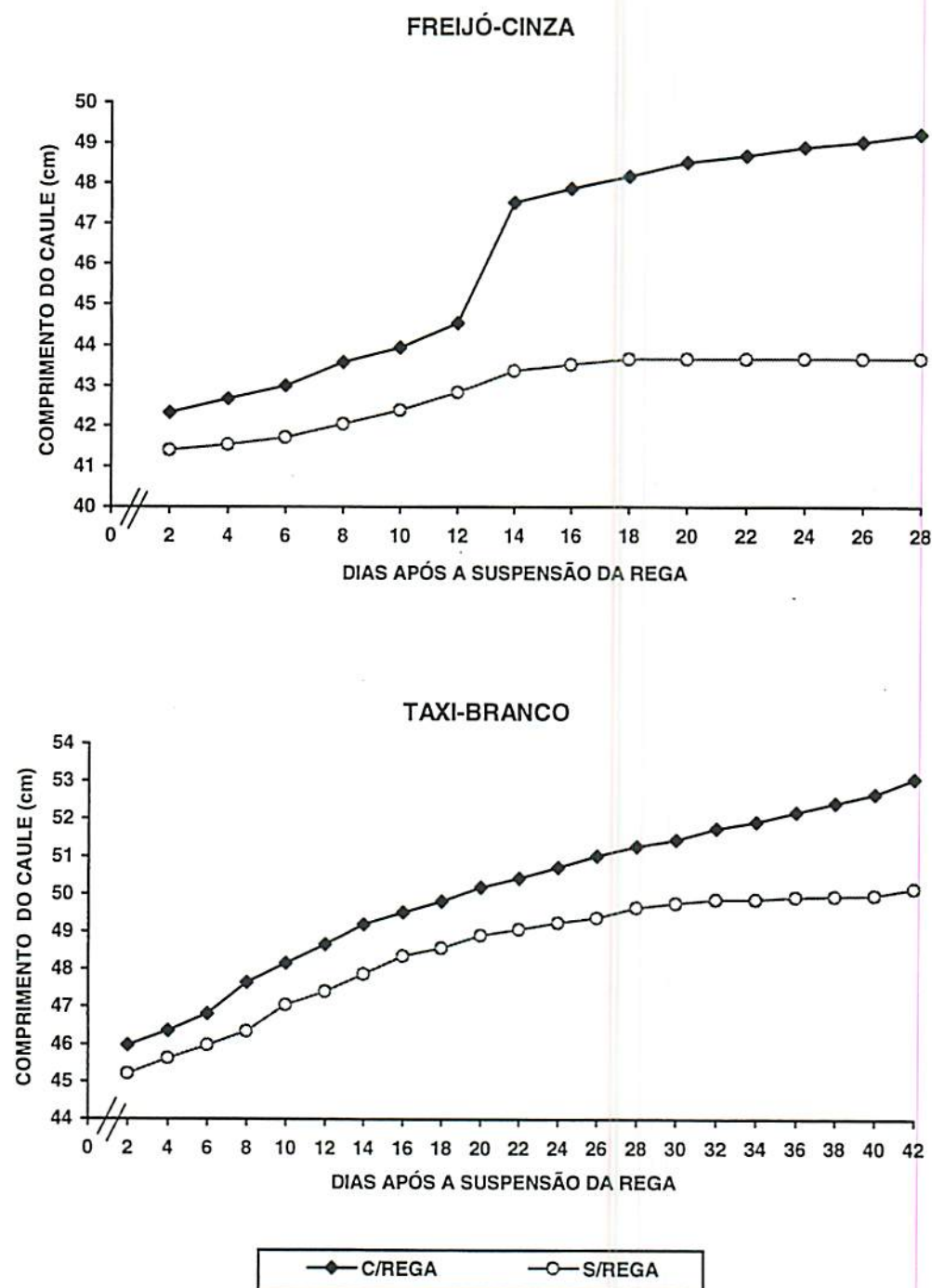


FIGURA 17 - Comprimento do caule de plantas de freijó-cinza e taxi-branco, com e sem rega, no período de 10/06 a 01/08/94. Média de dez plantas (eixo das ordenadas em escalas diferentes).

Apesar das plantas estressadas de ambos as espécies terem apresentado menor crescimento caulinar, do que as plantas controle, pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade, não houve diferença significativa entre os tratamentos (Quadro 4A - Apêndice).

O comprimento do caule das plantas estressadas de freijó-cinza, desde o início do estresse apresentou-se reduzido em relação às plantas controle (Figura 17). Este crescimento mesmo reduzido, estendeu-se até o 18^o DASR, todavia era esperado que houvesse uma estagnação do processo, no entanto, o que houve foi uma redução ainda maior ocasionada por sinais de murchamento no ápice das plantas, dando idéia de encolhimento do caule. Este fato, prejudicou a continuidade das avaliações dessa variável dificultando as medições.

Pelo que pode ser observado na Figura 17, as plantas de freijó-cinza tratadas com água, apresentaram um crescimento cuja tendência difere das demais espécies. Nos doze primeiros DASR, se caracterizou por um crescimento gradativo, em seguida ocorreu um pico, para depois retomar o crescimento normal. Tanto este aspecto, quanto os sinais de murchamento na extremidade da planta, contribuíram para um comportamento mais diferenciado entre ambos os tratamentos.

As plantas estressadas de freijó-cinza (Figura 17), aumentaram em comprimento mesmo apresentando TRA_f e Ψ_{wf} (Figura 3) com valores mais reduzidos do que os das plantas controle, no

entanto, este crescimento foi menor em relação ao das plantas hidratadas.

Nonami e Boyer (1990b) explicam a diminuição do crescimento provocada pelo déficit hídrico. Esses pesquisadores trabalhando com plantas de soja, observaram que o evento primário regulador de crescimento nas plantas estressadas foi a diminuição ocorrida no gradiente de potenciais hídricos existente entre o xilema e as células em expansão. A referida diminuição ocorreu devido a queda do potencial hídrico do xilema, mantendo o gradiente para a absorção de água no solo, atuando possivelmente como o precursor das respostas metabólicas observadas, tais como elevados teores de ABA.

O crescimento caulinar em taxi-branco foi pouco influenciado pelo déficit hídrico. Após a suspensão da rega as plantas sob estresse, mesmo apresentando um menor crescimento em relação às com oferta de água, continuaram o processo de expansão em comprimento do caule. A partir do 28º DASR, começou a paralisar esse crescimento, tornando-o quase constante (Figura 17). A paralisação do crescimento correspondeu ao período em que o TRA_f e o Ψ_{wf} (Figura 3) registravam valores mais baixos durante a fase experimental. Tudo indica que a diminuição da turgescência celular foi a causa principal da diminuição na taxa de crescimento. Nonami e Boyer (1990b) relatam que a expansão celular é o processo fisiológico a ser manifestado quando se inicia a redução do suprimento de água no solo. Esses

pesquisadores observaram em soja que o alongamento do caule diminuiu logo após a restrição da água. O presente estudo está de acordo com o resultado obtido pelos autores acima referenciados (Figura 17).

Segundo o teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade, não foram detectadas diferenças significativas entre os tratamentos com relação ao crescimento caulinar das plantas de freijó-cinza e taxi-branco (Quadro 4A - Apêndice)

O crescimento caulinar destas quatro espécies foi influenciado pelo estresse hídrico, talvez, porque trata-se de plantas de ciclo de vida longo, e o intervalo entre uma avaliação e outra foi muito curto para detectar diferenças significativas (Quadro 4A - Apêndice).

4.3.3. Distribuição de matéria seca entre parte aérea e raízes

De um modo geral, as plantas das quatro espécies em ambos os tratamentos alocaram para a parte aérea maior quantidade de matéria seca em relação às raízes, exceto a acácia mangium, que manteve uma equivalência na produção de biomassa entre os dois órgãos vegetativos (Figuras 18 e 19). O acúmulo de matéria seca desta espécie, parece ter sido mais sensível à escassez de água no solo que as demais, reduzindo tanto a biomassa da parte aérea quanto da raiz. As plantas estressadas de acácia mangium, mesmo apresentando uma quantidade consideravelmente menor de

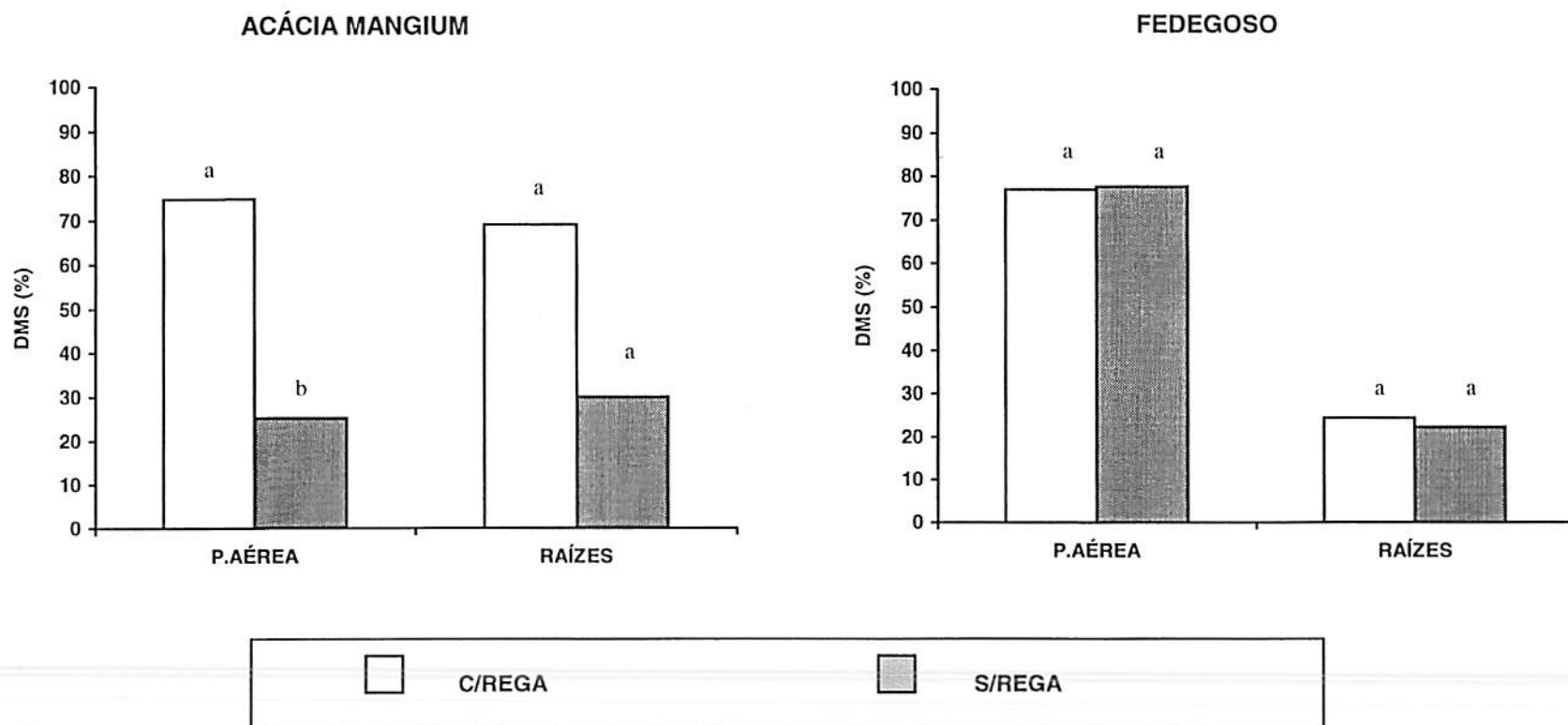


FIGURA 18 - Distribuição percentual de matéria seca (DMS) entre parte aérea e raízes em plantas de acácia mangium e fedegoso, submetidas aos tratamentos com e sem rega (média de cinco plantas). Letras iguais por segmento de planta não diferem entre si, pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.

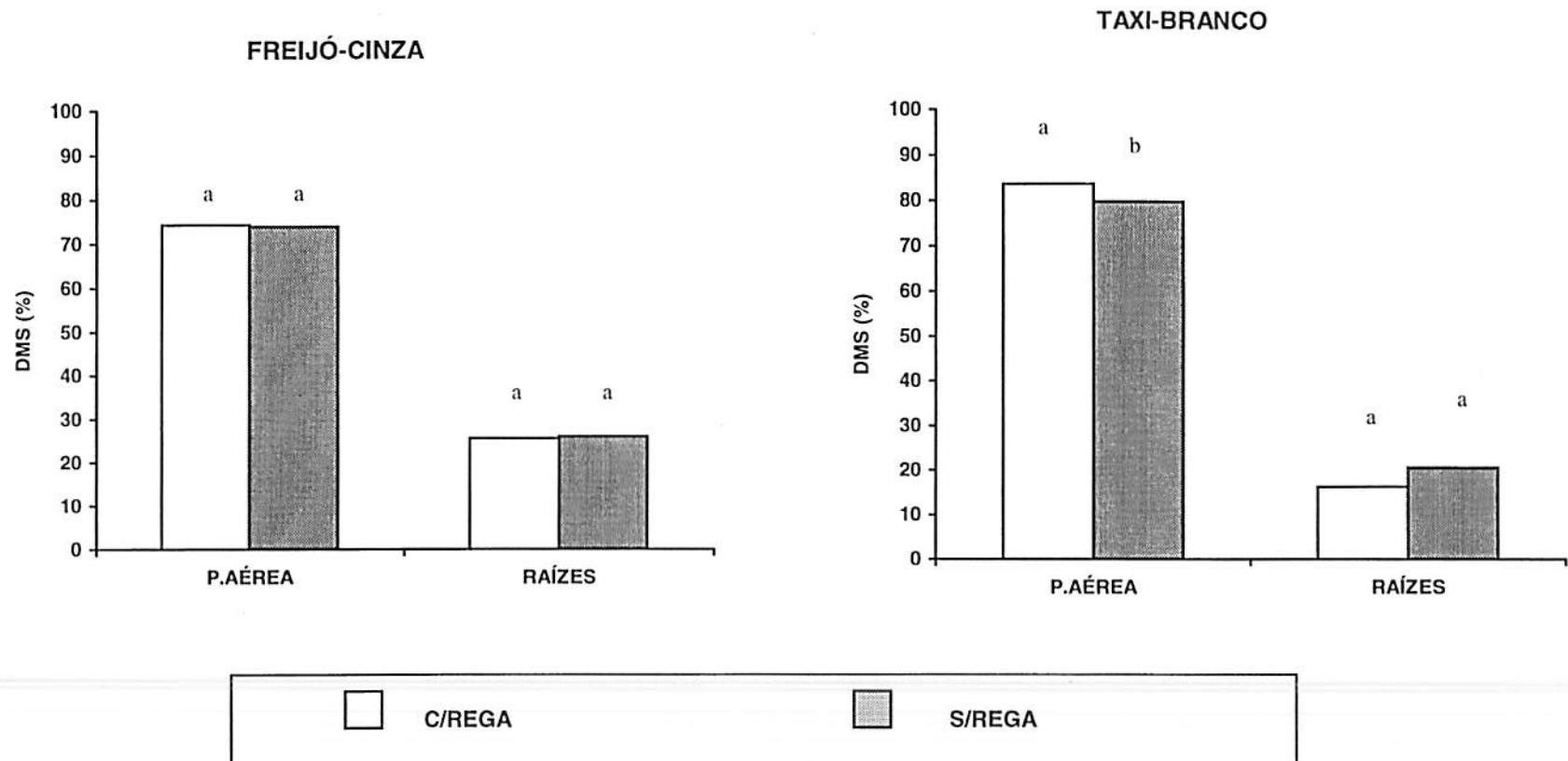


FIGURA 19 - Distribuição percentual de matéria seca (DMS) entre parte aérea e raízes em plantas de freijó-cinza e taxi-branco, submetidas aos tratamentos com e sem rega (média de cinco plantas). Letras iguais por segmento de planta não diferem entre si, pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.

matéria seca no sistema radicular, não diferiram significativamente ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey, em relação às plantas com rega. Com relação as plantas controle de acácia mangium, foi observado também uma equiparação desta variável entre a parte aérea e a raiz. Estes resultados são atribuídos a um possível comportamento peculiar desta espécie (Figura 18). Waring e Schlesinger (1985) e Wardlaw (1990), afirmam haver uma hierarquia entre drenos, e geralmente o crescimento da parte aérea predomina sobre aquele das raízes. O último autor, diz que a raiz é considerada geralmente como um órgão com menor prioridade na alocação de carbono, quando comparado à parte aérea. A redução do crescimento da parte aérea em plantas de acácia mangium, sob condições de esgotamento de água no solo, provavelmente resultou das reduções na assimilação de carbono, devido aos baixos valores de condutância estomática ao longo do experimento.

Pelo que pode ser observado nas Figuras 18 e 19, para ambas as partes vegetativas das plantas, a biomassa das demais espécies foi pouco afetada pelo estresse hídrico, cujos valores não diferiram ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey, entre as plantas controle e as estressadas. Seiler e Johnson (1988), trabalhando com *Pinus loblolly* sob condições de estresse hídrico encontraram resultado semelhante, o qual apresentou o crescimento de raiz mais reduzido do que a parte aérea. Outros pesquisadores como Arnott et al. (1993), submetendo

o cipreste amarelo ao estresse hídrico, constataram que o peso de matéria seca de raiz não diferiu significativamente entre os tratamentos. Enquanto que Oliveira (1987), verificou uma redução de 61% na produção de matéria seca de raízes em feijoeiro, quando submetidos a deficiência de água no solo durante o estágio de crescimento vegetativo. Presumivelmente, a resposta encontrada para estas espécies é decorrente do curto período do estresse.

Com exceção do taxi-branco, os valores médios da razão entre raiz e parte aérea das demais espécies estudadas, não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey, devido supostamente a idade e ao curto período de tempo em que as mesmas foram submetidas ao déficit de água no solo (Quadro 1). Resultados estes, que coincidem com os encontrados na distribuição de matéria seca entre parte aérea e sistema radicular, em plantas submetidas aos dois tratamentos. O valor mais elevado foi verificado em plantas de acácia mangium sob condições limitadas de água, mas mesmo assim, não foi considerado significativo com relação às plantas controle.

QUADRO 1. Valores da razão Raiz/Parte Aérea de plantas de freijó-cinza, taxi-branco, acácia mangium e fedegoso, em diferentes condições hídricas, ao final do experimento. UFLA, Lavras - MG, 1996.

TRATAMENTO	RAZÃO RAIZ/PARTE AÉREA (p/planta)			
	Freijó-Cinza	Taxi-Branco	Acácia mangium	Fedegoso
COM REGA	0,35 a	0,20 b	0,34 a	0,33 a
SEM REGA	0,36 a	0,26 a	0,44 a	0,30 a

Valores seguidos por uma mesma letra na coluna, dentro de cada espécie, não diferem entre si, pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.

5. CONCLUSÕES

Nas condições em que foi desenvolvido o experimento, acácia mangium (*Acacia mangium* Wild) foi a espécie mais sensível ao estresse hídrico, seguida do fedegoso (*Senna macranthera* (Collad.) Irwin et Barn.). Ambas apresentaram baixa capacidade de tolerância a deficiência de água no solo, sendo o crescimento e sobrevivência das mesmas afetadas pelas condições desse estresse. Não sendo portanto, indicadas para áreas sujeitas a veranicos mais intensos, salvo se houver fornecimento de água durante o período de escassez hídrica.

O taxi-branco (*Sclerolobium paniculatum* Vogel) apresentou grande capacidade de tolerância ao déficit de água, apesar de algumas variáveis fisiológicas (condutância estomática e potencial hídrico foliar) terem sido afetadas, no entanto, sem que suas características metabólicas e de crescimento tenham sido prejudicadas. Esta espécie pode ser recomendada para regiões com

deficiência hídrica mais rigorosa, uma vez que a mesma apresentou boa performance perante as condições de estresse hídrico.

O freijó-cinza (*Cordia goeldiana* Huber) apresentou também características de espécie tolerante à deficiência hídrica no solo, cujo crescimento foliar e distribuição de matéria seca (entre parte aérea e raiz) não foram severamente afetados por este estresse. Sendo esta espécie portanto, considerada adequada para utilização em áreas sujeitas à estiagens mais severas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAMS, M.D.; SHULTZ, J.C.; KLEINER, K.W. Ecophysiological responses in mesic versus xeric hardwood species to an early-season drought in Central Pennsylvania. **Forest Science**, Bethesda, v.36, n.4, p.970-981, Dec. 1990.
- ACEVEDO, E.; HSIAO, T.C.; HENDERSON, D.W. Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to change in water status. **Plant Physiology**, Washington, v.48, n.5, p.631-636, Nov. 1971.
- ACKERSON, R.C.; HEBERT, R.R. Osmoregulation in cotton in response to water stress. I. Alterations in photosynthesis, leaf conductance, translocation, and ultrastruture. **Plant Physiology**, Washington, v.67, n.3, p.484-488, Mar. 1981.
- ANDRADE, A.; WOLFE, D.W.; FERERES, E. Leaf expansion, photosynthesis, and water relations of sunflower plants grown on compacted soil. **Plant and Soil**, Netherlands, v.149, p.175-184, Feb. 1993.
- ARNOTT, J.T.; GROSSNICKLE, S.C.; PUTTONEN, P.; MITCHELL, A.K.; FOLK, R.S. Influence of nursery on growth, cold hardiness, and drought resistance of yellow cypress. **Canadian Journal Forest Research**, Canada, v.23, n.12, p.2537-2547, Dec. 1993.
- ATIPANUMPAI, L. *Acacia mangium*: studies on the genetic variation in ecological and physiological characteristics of a fast-growing plantation tree species. **Acta Forestalia Fennica**, Helsinki, v.206, p.7, Aug. 1989.
- BEADLE, C.L.; NEILSON, R.E., TALBOT, H.; JARVIS, P.G. Stomatal conductance and photosynthesis in a mature scots pine fores. I. Diurnal, seasonal and spatial variation in shots. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v.22, n.2, p.557-571, Aug. 1985.
- BEGG, J.E.; TURNER, N.C. Crop water deficits. **Advances in Agronomy**, New York, v. 28, p. 161-217, 1976.

- BERENGENA, J.M. **Necessidad de água y programación de riegos.** Brasília, PRONI, 1987. 170p.
- BOYER, J.S. Cell enlargement and growth-induced water potentials. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.73, n.2, p.311-316, Jun. 1988.
- BOYER, J.S. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials. **Plant Physiology**, Maryland, v.46, p.233-235, Aug. 1970.
- BRADFORD, M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein binding. **Analytical Biochemistry**, New York, v.72, p. 248-258, 1976.
- BRASIL. Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. Secretaria Nacional de Irrigação. Departamento Nacional de Meteorologia. **Normais Climatológicas.** Brasília, 1992. 84p.
- BRASIL. SUDAM. Departamento de Recursos Naturais. Centro de Tecnologia de Madeira. Espécies florestais da Amazônia. Freijó-cinza (*Cordia goeldiana* Huber). In: **Pesquisas e informações sobre essências florestais da Amazônia.** Belém:Ministério do Interior, 1979. p.49-51.
- CAIRO, P.A.R. **Aspectos biofísicos e metabólicos de plantas jovens de espécies florestais associados à disponibilidade de água no solo.** Lavras:ESAL, 1992. 124p. (Tese-Mestrado em Fisiologia Vegetal).
- CARPANEZZI, A.A.; COSTA, L.G. da S.; KAGEYAMA, P.Y.; CASTRO, C.F. de A. Espécies pioneiras para recuperação de áreas degradadas: A observação de laboratórios naturais. In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 6, Campos do Jordão, 1990. **Anais...** São Paulo: SBS/SBEF, 1990. cap. 7, p.216.

- CASCARDO, J.C. de M. **Comportamento biofísico nutricional e metabólico de plantas de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) em função da aplicação de gesso e da disponibilidade de água no solo.** Lavras:ESAL, 1991. 135p. (Tese-Mestrado em Fisiologia Vegetal).
- CASCARDO, J.C.M.; OLIVEIRA, L.E.M.; SOARES, A.M. Disponibilidade de água e doses de gesso agrícola nas relações hídricas da seringueira. **Revista Brasileira de Fisiologia vegetal**, São Carlos, v.5, n.1, p.31-34, jun. 1993.
- CASTONGUAY, Y.; MARKHART III, A.H. Leaf gas exchange in water-stressed common bean and tepary bean. **Crop Science**, Madison, v.32, n.4, p.980-986, Jul./Aug. 1992.
- COELHO, K.J.F. **Produtividade primária e eficiência no uso de água na mandioca (*Manihot esculenta* Crantz), submetida à deficiência hídrica.** Viçosa:UFV, 1980. 36p. (Tese-Mestrado em Fisiologia Vegetal).
- COHEN, S.; COHEN, Y. Field studies of leaf conductance response to environmental variables in citrus. **Journal Applied of Ecology**, Oxford, v.20, p.561-570, 1983.
- CONCEIÇÃO, H.E.O.; OLIVA, M.O.; LOPES, N.F. Resistência à seca em seringueira II. Crescimento e partição de assimilados em clones submetidos ao déficit hídrico. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.21, n.2, p.141-153, fev. 1986.
- DALE, J.E. The control of leaf expansion. **Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v.39, p.267-295, 1988.
- DOLMAN, A.J.; VAN DEN BERG, G.J. Stomatal behavior in an oak canopy. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v.43, n.2, p.99-108, Jun. 1988.
- DOWNTON, W.J.S.; LOVEYS, B.R.; GRANT, W.J.R. Non-uniform stomatal closure induced by water stress causes putative non-stomatal inhibition of photosynthesis. **The New Phytologist**, London, v.110, n.4, p.503-509, Dec. 1988.

- EL-SHARKAWI, M.; COOK, J.H.; HERNANDEZ, A.D.P. Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. **Photosynthesis Research**, Holanda, v.7, p.137-149, 1985.
- ENGEL, V.L. **Influência do sombreamento sobre o crescimento de mudas de essências nativas, concentração de clorofila nas folhas e aspectos de anatomia.** Piracicaba:ESALQ, 1989, 202p. (Tese-Mestrado em Ciências Florestais).
- FARIA, M.A. de. **Comportamento de seis genótipos de cevada (*Hordeum vulgare* L.) sob regime de sequeiro e de irrigação na região de Botucatu.** Botucatu:UNESP, 1990. 136p. (Tese-Doutorado em Irrigação).
- FIELD, C.B. Leaf-age effects on stomatal conductance. In. ZEIGER, E.; FARQUHAR, G.D.; Cowan, I.R. **Stomatal Function.** Stanford:Stanford University Press, 1987. p.367-384.
- FISCUS, E.I.; WUILLSHLEGER, S.D.; DUKE, H.R. Integrating stomatal opening as an indicator of water stress in *Zea*. **Crop science**, Madison, v.24, n.2, p.245-249, Mar./Apr. 1984.
- FORD, C.W.; WILSON, J.R. Changes in leaves of solutes during osmotic adjustment to water stress in leaves of four tropical pasture species. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v.8, p.77-91, 1981.
- FREIRE, A.L. de O. **Efeitos do déficit hídrico sobre alguns aspectos biofísicos, bioquímicos e no desenvolvimento do feijão-vagem (*Phaseolus vulgaris* L.).** Lavras:ESAL, 1990. 86p. (Tese-Mestrado em Fisiologia Vegetal).
- FUKUTOKU, Y.; YAMADA, Y. Sources of proline-nitrogen in water-stressed soybean (*Glycine max*). II. Fate of ¹⁵N-labelled protein. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.61, p.622-628, Aug. 1984.
- GUNASEKERA, D.; BERKOWITZ, G.A. Heterogenous stomatal closure in response to leaf water deficits is not a universal phenomenon. **Plant Physiology**, Washington, v.98, n.2, p.660-665, Feb. 1992.

- HANSON, A.D.; HITZ, W.D. Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. **Annual Review of plant Physiology**, Palo Alto, v.33, p.163-203, 1982.
- HSIAO, T.C. Variables affecting stomatal opening complicating effects. Measurement resistance. **Bulletin**, Washington, n.809, p.1-39, 1975.
- HSIAO, T.C.; ACEVEDO, E.; HENDERSON, D.W. Maize leaf elongation: continuous measurements and close dependence on plant water status. **Science**, Washington, v.168, n.3931, p.590-591, May 1970.
- HSIAO, T.C.; ACEVEDO, E.; HENDERSON, D.W. Plant responses to water stress. **Annual Review Plant Physiological**, Palo Alto, v.24, p.515-570, 1973.
- HSIAO, T.C.; O'TOOLE, J.C.; YAMBAO, E.B.; TURNER, N.C. Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza sativa* L.). **Plant physiology**, Washington, v.75, n.2, p.338-341, Jun. 1984.
- IZQUIERDO, J.A.; HOSFIELD, G.L. A collection receptacle for field abscission studies in common beans. **Crop Science**, Madison, v.21, n.4, p.522-525, Jul./Aug. 1981.
- JONES, H.G. Plant water relations. In: JONES, H.G. **Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology**. Cambridge: Cambridge University Press, 1983. p.60-84/p.212-237.
- KARAMANOS, A.J.; ELSTON, J.; WADSWORTH, R.M. Water stress and leaf growth of field beans (*Vicia faba* L.) in the field: Water potentials and lamina expansion. **Annals of Botany**, New York, v.49, n.6, p.815-826, Jun. 1982.
- KLAR, A.E. Métodos para detecção de resistência à seca em Trigo (*Triticum aestivum* L.). **Científica**, S. Paulo, v.12, p.91-101, 1984.

- KOEHLER, P.H.; MOORE, P.H.; JONES, C.A.; DELA CRUZ, A.; MARETZKI, A. Responses of drip-irrigated sugarcane to drought stress. **Agronomy Journal**, Madison, v.74, n.5, p.906-911, Sept./Oct. 1982.
- KOZLOWSKI, T.T., KRAMER, P.J.; PALLARDY, S.G. Water stress. In: KOLZLOWSKI, T.T., KRAMER, P.J.; PALLARDY, S.G. **The physiological ecological of woody plants**. San Diego:Academic Press, 1991. cap.7, p.247-302.
- KRAMER, P.J. Changing concepts regarding plant water relations. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v.11, p.565-568, 1988.
- KRAMER, P.J. **Plant and soil water relationships: a modern synthesis**. New York: McGraw-Hill Book, 1969. 482p.
- KRAMER, P.J. **Water relations of plants**. New York:Academic Press, 1983. 489p.
- KRAMER, P.J. Water stress and plant growth. **Agronomy Journal**, Madison, v.55, n.1, p.31-35, Jan./Feb. 1963.
- KUANG, J.; TURNER, N.C.; HENSON, I.E. Influence of xylem water potencial on leaf elongation and osmotic adjustment of Wheat and Lupin. **Journal of Experiment Botany**, Oxford, v.41, n.223, p.217-221, Feb. 1990.
- KUHNS, M.R.; STROUP, W.W.; GEBRE, G.M. Dehydratation tolerance of five bur oak (*Quercus macocarpa*) seed sources from Texas, Nebraska, Minnesota and New York. **Canadian Journal Forest Research**, Canada, v.23, n.3, p.387-393, Mar. 1993.
- LAFFRAY, D.; LOUGUET, P. Stomatal responses and drought resistance. **Bulletin de la Societe Botanique Francaise**, Paris, v.137, n.1, p.47-60, 1990.
- LORENZI, H. **Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**, Nova Odessa: Ed. Plantarum, 1992. p.165.

- LUDLOW, M.M. Adaptative significance of stomatal responses to water stress. In: Turner, N. C.; KRAMER, P.J. **Adaptation of plants to water and high temperature stress**. New York: Ed. Wiley, 1980. p. 123-138.
- LUDLOW, M.M.; FICHER, M.J.; WILSON, J.R. Stomatal adjustment to water deficits in three tropical grasses and a tropical legume grown in controlled conditions and the field. **Australian Journal of Plant Physiology**, East Melbourne, v.12, p.131-149, 1985.
- MACHADO, E.C.; LAGÔA, A.M.M.A. Relações fonte-dreno em trigo submetido à deficiência hídrica no estágio reprodutivo. **Revista Brasileira Fisiologia Vegetal**, São Carlos, v.5, n.2, p.145-150, 1993.
- MARKHART, A.H. Comparative water relations of *Phaseolus vulgaris* L. and *Phaseolus acutifolius* Gray. **Plant Physiology**, Washington, v.77, n.1, p.113-117, Jan. 1985.
- MEINZER, F.C.; GOLSTEIN, G.; HOLBROOK, N.M.; JACKSON, P.; CAVALIER, J. Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. **Plant Cell and environment**, Oxford, v.16, n.4, p.429-436, May 1993.
- MEYER, W.S.; GREEN, C. Composition of stomatal action of orange, soybean and wheat under field conditions. **Australian Journal of Plant Physiology**, Washington, v.8, p.65-76, 1981.
- *MICHELENA, V.A., BOYER, J.S. Complete turgor maintenance at low water potentials in the elongating region of Maize leaves. **Plant Physiology**, Washington, v.69, n.5, p.1145-1149, May 1982.
- MILLER, E.L. Use of dinitrosalicylic and reagent for determination of sugar. **Analytical Chemistry**, Washington, v.31, p.426- 428, 1959.
- MORGAN, J.M. Osmoregulation and water stress in higher plants. **Annual Review of plant physiology**, Palo Alto, v.35, p.229-319, 1984.

- NAVARI-IZZO, F.; QUARTACCI, M.F.; IZZO, R. Water-stress induced changes in protein and free amino acids in field-grown maize and sunflower. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v.28, p.531-537, 1990.
- NONAMI, H.; BOYER, J.S. Primary events regulating stem growth at low water potentials. **Plant Physiology**, Washington, v.93, n.4, p.1601-1609, Aug. 1990b.
- NONAMI, H.; BOYER, J.S. Wall extensibility and cell hydraulic conductivity decrease in enlarging stem tissues at low water potentials. **Plant Physiology**, Washington, v.93, n.4, p.1610-1619, Aug. 1990a.
- OLIVEIRA, M.S. Efeito do déficit hídrico aplicado em diferentes fases do ciclo fenológico do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) cv. Eriparsa. Lavras:ESAL,1987 .60p.(Tese-Mestrado em Fitotecnia).
- OLIVEIRA, L.E.M. de. Comportamento fisiológico de plantas de cana-de-açúcar (*Saccharum* sp.) sob condições de deficiência hídrica: alterações da assimilação do nitrato e mobilização de açúcares. Campinas:UNICAMP,1985. 126p.(Tese-Doutorado em Fisiologia Vegetal).
- PITA, F.A.O.; OLIVA, M.A.; SILVA, E.A.M. da Desenvolvimento morfológico de folhas de *Hevea brasiliensis* Muell Arg. e *H. pauciflora* Muell Arg. submetidas a dois regimes hídricos. **Acta Amazônica**, Manaus, v.16/17, n.único, p.175-188, 1986/1987.
- RAMBAL, S. From daily transpiration to seasonal water balance: an optimal use of water? In: Roy, J.; Castri, F.di. **Time scales of biological responses to water constraints: The case of Mediterranean Biota**. Berlin:Springer-verlag Press, 1988. p.107-121.
- RAO, G.G.; RAO, P.S.; RAJAGOPAL, R.; DEVAKUMA, A.S.; VIJAYAKUMAR, K.R.; SETHURAJ, M.R. Influence of soil plant and meteorological factors on water relations and yield in *Hevea brasiliensis*. **International Journal Biometeorology**, India, v.34, p.173-180, 1990.

- REIS, G.G.; HALL, A.E. Relações hídricas e atividade do sistema radicular em *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. em condições de campo. *Revista Árvore*, Viçosa, v.11, n.1, p.43-55, jan./jun. 1987.
- REIS, G.G.; HALL, A.E. Resistência à desidratação de *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. com restrição do sistema radicular. *Revista Árvore*, Viçosa, v.10, n.2, p.168-180, jul./dez. 1986.
- ROBINSON, N.; PREISS, J. Biochemical phenomena associated with stomatal function. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v.64, p.141-146, Jun. 1985.
- RODEN, J.; VAN VOLKENBURGH, E.; HINCKLEY, T.M. Cellular basis for limitation of poplar leaf growth by water deficit. *Tree Physiology*, Victoria, v.6, p.211-219, 1990.
- ROSA, L.M., DILLENBURG, L.R.; FORSETH, I.N. Responses of soybean leaf angle, photosynthesis and stomatal conductance to leaf and soil water potential. *Annals of Botany*, Cambridge, v.67, p.51-58, Jan. 1991.
- ROSSIELLO, R.O.P.; FERNANDES, M.S.; FLORES, J.P.P. Efeitos da deficiência hídrica sobre o crescimento e a acumulação de carboidratos solúveis de milho. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v.16, n.4, p.561-565, jul./ago. 1981.
- SEILER, J.R.; JOHNSON, J.D. Physiological and morphological responses of three half-sib families of *Loblolly pine* to water-stress conditioning. *Forest Science*, Bethesda, v.34, n.2, p.487-495, Jun. 1988.
- SHCHERBAKOVA, A.; KACPERSKA, A. Water stress injuries and tolerance as related to potassium eflux from winter rape hypocotylis. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v.57, p.296-300, 1983.
- SINCLAIR, T.R.; LUDLOW, M.M. Who taught plants thermodynamics? the unfulfilled potential of plant water potential. *Australian Journal Plant Physiology*, East Melbourne, v.12, p.213-217, 1985.

- SOLOMONSON, L.P.; BARBER, M.J. Assimilatory nitrate reductase: Functional properties and regulation. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v.41, p. 225-253, 1990.
- SWEET, W.J.; MORRISON, J.C.; LABAVITCH, J.M.; MATTHEWS, M.A. Altered synthesis and composition of cell wall of Grape (*Vitis vinifera* L.) leaves during expansion and growth-inhibiting water deficits. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, V.31, n.4, p.407-414, Jun. 1990.
- THOMAS, H. Accumulation and consumption of solutes in swards of *Lolium perenne* during drought and after rewetting. **The New Phytologist**, London, v.118, n.1, p.35-48, 1991.
- TURNER, N.C. Crop water deficits: a decade of progress. **Advances in Agronomy**, New York, v.39, p.1-51, 1986.
- VOLPE, C.A.; BRUNINI, O.; CAMARGO, M.B.P. de. Resistência estomática à difusão de vapor d'água de folhas de milho em função da radiação fotossinteticamente ativa em condições de campo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.25, n.6, p.915-924, Jun. 1990.
- VYAS, S.P.; KATHJU, S.; GARG, B.K.; LAHIRI, A.N. Performance and metabolic alterations in *Sesamum indicum* L. under different intensities of water stress. **Annals of Botany**, New York, v.56, n.3, p.323-331, Sep. 1985.
- WARDLAW, I.F. The control of carbon partitioning in plants. **The New Phytologist**, London, v.116, n.2, p.341-381, Oct. 1990.
- WARING, R.H.; SCHLESINGER, W.H. **Forest ecosystems concepts and management**. Orlando: Academic Press, 1985. 340p.
- WHITEHEAD, D. Assessment of water status in trees from measurements of stomatal conductance and water potential. **New Zealand Journal of Forestry Science**, Rotukua, v.1, n.1, p.159-165, 1980.

- WHITEHEAD, D.; OKALI, D.U.U.; FASEHUN, F.E. Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. **Journal Applied Ecology**, London, V.18, n.2, p.571-587, Aug. 1981.
- WILSON, R.F.; BURKE, J.J.; QUISENBERRY, J.E. Plant morphological and biochemical responses to field water deficits. **Plant physiology**, Washington, v.84, p.251-254, 1987.
- WINKEL, T.; RAMBAL, A. Stomatal conductance of some grapevines growing in the field under a mediterranean environment. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v.51, p.107-121, 1990.
- YEMM, E.W.; COCKING, E.C. The determination of amino acid with ninhydrin. **Analyst**, London, v.80, p.209-213, 1955.
- YEMM, E.W.; WILLIS, A.J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **The Biochemical journal**, London, v.57, p.508- 514, 1954.
- ZHANG, J.; DAVIES, W.J. Sequential response of whole plant water relations to prolong soil drying and the involvement on xilem sap ABA regulation in the regulation of stomatal behavior of sunflower plants. **New Phytologist**, London, v.113, p.167-174, Oct. 1989.

APÊNDICE

LISTA DE QUADROS DO APÊNDICE

quadro		página
A1	Resumo da Análise de Variância para potencial hídrico foliar (Ψ_{wf}) e teor relativo de água foliar (TRA_f) em plantas de acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi-branco, em diferentes condições hídricas, avaliados entre as 6:00 e 7:00 h, durante o período experimental. UFLA, Lavras - MG, 1996	114
A2	Resumo da Análise de Variância para condutância estomática em plantas de acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi-branco, em diferentes condições hídricas, avaliada entre as 11:00 e 17:00 h, durante o período experimental. UFLA, Lavras - MG, 1996	115
A3	Resumo da Análise de Variância para condutância estomática em plantas de acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi-branco, em diferentes condições hídricas, avaliada respectivamente aos 13, 13, 27 e 35 dias após a suspensão da rega, ao longo do dia. UFLA, Lavras - MG, 1996	116
A4	Resumo da Análise de Variância para o crescimento foliar e comprimento do caule de acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi-branco, em diferentes condições hídricas, avaliados durante o período experimental. UFLA, Lavras - MG, 1996	117

QUADRO A1 - Resumo da Análise de Variância para potencial hídrico foliar (Ψ_{wf}) e teor relativo de água foliar (TRA_f) em plantas de acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi-branco, em diferentes condições hídricas, avaliados entre as 6:00 e 7:00 h, durante o período experimental. UFLA, Lavras - MG, 1996.

CAUSAS DE VARIAÇÃO	QUADRADO MÉDIO							
	Acácia mangium		Fedegoso		Freijó-cinza		Taxi-branco	
	Ψ_{wf}	TRA_f	Ψ_{wf}	TRA_f	Ψ_{wf}	TRA_f	Ψ_{wf}	TRA_f
Tratamento	0,103*	1742,270*	2,484*	566,500ns	2,333*	320,215*	1,837*	943,829*
Resíduo (A)	0,001	4,831	0,066	47,315	0,011	15,124	0,034	30,732
Época	0,110*	951,176*	3,608*	702,117ns	0,653*	104,309*	0,390*	201,407*
Época x Tratamento	0,109*	999,038*	1,718*	375,313ns	0,951*	37,859ns	0,250*	157,064*
Resíduo (B)	0,002	5,684	0,147	86,696	0,0106	30,000	0,018	28,857
CV - (A) (%)	2,879	1,470	16,653	6,105	6,154	1,747	8,152	2,129
CV - (B) (%)	9,837	2,763	35,137	11,686	15,734	6,509	18,639	6,525
MÉDIA GERAL	0,465	86,300	1,092	79,676	0,656	84,147	0,717	82,327

* Significativo ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey.
ns - Não significativo.

QUADRO A2 - Resumo da Análise de Variância para condutância estomática em plantas de acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi-branco, em diferentes condições hídricas, avaliada entre as 11:00 e 17:00 h, durante o período experimental. UFLA, Lavras - MG, 1996.

CAUSAS DE VARIAÇÃO	QUADRADO MÉDIO			
	Acácia mangium	Fedegoso	Freijó-cinza	Taxi-branco
Tratamento	40015,8496739*	273480,6897550*	12614,9278220*	0,3802486ns
Resíduo (A)	1365,4680982	4807,9456845	282,6221101	380,3735805
Época	4403,5867110*	14234,9041554*	7704,0804527*	557,8666269*
Época x Tratamento	461,5744694ns	28880,3341241*	4015,6345774*	646,9946344*
Resíduo (B)	604,0244116	838,0360476	219,1516265	54,2811213
CV - (A) (%)	29,195	19,293	17,484	22,606
CV - (B) (%)	33,632	13,951	34,426	19,096
MÉDIA GERAL	73,075417	207,502501	43,001251	38,582500

* Significativo ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey.

ns - Não significativo.

QUADRO A3 - Resumo da Análise de Variância para condutância estomática em plantas de acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi-branco, em diferentes condições hídricas, avaliada respectivamente aos 13, 13, 27 e 35 dias após a suspensão da rega, ao longo do dia. UFLA, Lavras - MG, 1996.

CAUSAS DE VARIAÇÃO	QUADRADO MÉDIO			
	Acácia mangium	Fedegoso	Freijó-cinza	Taxi-branco
Tratamento	28053,9716512*	198164,7448235*	36516,6402325*	1852,59322201*
Resíduo (A)	224,6706669	1045,978413	1422,85900596	5,5560373
Hora	4181,4748429*	51944,6939968*	9007,5873565*	226,5034959*
Hora x Tratamento	3293,1071376*	35214,7306603*	6835,4002803*	149,3095136*
Resíduo (B)	89,4224995	622,2628636	512,854223	13,4676443
CV - (A) (%)	20,829	15,620	22,116	6,616
CV - (B) (%)	29,384	26,940	29,690	23,032
MÉDIA GERAL	32,182499	92,597000	76,275497	15,9335

* Significativo ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey.

NS - Não significativo.

QUADRO A4 - Resumo da Análise de Variância para o crescimento foliar e comprimento do caule de acácia mangium, fedegoso, freijó-cinza e taxi-branco, em diferentes condições hídricas, avaliados durante o período experimental. UFLA, Lavras - MG, 1996.

CAUSAS DE VARIAÇÃO	QUADRADO MÉDIO							
	Acácia mangium		Fedegoso		Freijó-cinza		Taxi-branco	
	Cresc. Foliar	Comp. do Caule	Cresc. Foliar	Comp. do Caule	Cresc. Foliar	Comp. do Caule	Cresc. Foliar	Comp. do Caule
Tratamento	5,805*	188,982ns	0,037ns	1152,921ns	3,966ns	1025,572ns	0,282ns	260,702ns
Resíduo (A)	0,040	210,113	0,373	1336,147	3,145	4380,752	0,936	283,325
Época	1,351*	31,543*	0,326ns	15,289*	1,963*	64,778*	1,596*	68,759*
Época x Tratamento	0,511*	8,963*	0,127ns	2,635*	0,071ns	16,724*	0,842*	1,891*
Resíduo (B)	0,006	0,811	0,322	0,855	0,069	0,811	0,169	0,325
CV - (A) (%)	4,200	15,547	11,487	45,548	20,296	71,103	9,865	34,164
CV - (B) (%)	4,277	0,966	30,162	1,149	11,231	4,056	19,205	1,157
MÉDIA GERAL	1,793	93,234	1,879	80,254	2,335	44,370	2,140	49,268

* Significativo ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey.

ns - Não significativo.