

**COMPORTAMENTO FOTOSSINTÉTICO E  
CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA DE FOLHAS DE  
DIFERENTES CLONES DE SERINGUEIRA (*Hevea* spp), EM  
LAVRAS – MG**

**AURÉLIO ANTAS MIGUEL**

**2005**

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

**AURÉLIO ANTAS MIGUEL**

**COMPORTAMENTO FOTOSSINTÉTICO E CARACTERIZAÇÃO  
MORFOANATÔMICA DE FOLHAS DE DIFERENTES CLONES DE  
SERINGUEIRA (*Hevea* spp), EM LAVRAS – MG**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Curso de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de “Doutor”.

Orientador

Prof. Dr. Luiz Edson Mota de Oliveira

LAVRAS  
MINAS GERAIS – BRASIL  
2005

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da  
Biblioteca Central da UFLA**

Miguel, Aurélio Antas

Comportamento fotossintético e caracterização morfoanatômica de  
folhas de diferentes clones de seringueira (*Hevea* spp), em Lavras – MG /  
Aurélio Antas Miguel. -- Lavras: UFLA, 2005.

155 p. : il.

Orientador: Luiz Edson Mota de Oliveira.

Tese (Doutorado) – UFLA.

Bibliografia.

1. Seringueira. 2. Fotossíntese. 3. Clones. Características anatômicas.  
4. Características morfológicas. 5. Ontogenia foliar. I. Universidade  
Federal de Lavras. II. Título.

CDD- 633.8952

**AURÉLIO ANTAS MIGUEL**

**COMPORTAMENTO FOTOSSINTÉTICO E CARACTERIZAÇÃO  
MORFOANATÔMICA DE FOLHAS DE DIFERENTES CLONES DE  
SERINGUEIRA (*Hevea* spp), EM LAVRAS – MG**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Curso de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de “Doutor”.

APROVADA em 03 de junho de 2005

Prof. Dr. Nelson Delú Filho

UNINCOR

Profª. Dra. Ângela Maria Soares

UFLA

Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro

UFLA

Pesq. Dr. Alessandro Carlos Mesquita

UFLA

Orientador

Prof. Dr. Luiz Edson Mota de Oliveira

LAVRAS  
MINAS GERAIS – BRASIL  
2005

## **À MINHA FAMÍLIA**

Especialmente aos meus pais, Antônio Miguel Neto e Lindalva Antas Miguel, pela lição de vida, cujos ensinamentos e exemplos norteiam meus passos, pelo incentivo, amor e pelos esforços para garantir-me mais uma vitória.

Aos meus irmãos, Aurinéia (*in memoriam*), Aurindo, Aureliano, Auflasiano, Auricleuson, Ana Lígia, Auvaneide e Toinho (cunhado).

À minha namorada Roseli Freire de Melo, pessoa que admiro, pelo amor, carinho, e também pela grande contribuição na parte final da realização deste trabalho.

**DEDICO**

## AGRADECIMENTOS

A Deus, por esta benção que é a vida.

À Universidade Federal de Lavras e ao Setor de Fisiologia Vegetal, pela oportunidade concedida para a realização do curso de pós-graduação.

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de estudos e financiamento parcial da pesquisa.

Ao Prof. Dr. Luiz Edson Mota de Oliveira, pela orientação e ensinamentos, que foram decisivos na elaboração deste trabalho, pela convivência e pela confiança que depositou em mim, acreditando na execução deste trabalho.

À Profª. Dra. Ângela Maria Soares e ao Prof. Dr. Nelson Delú Filho, pelas valiosas orientações, pelos ensinamentos, contribuições e incentivo.

Ao Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro, pelas contribuições e auxílio na realização das análises sobre anatomia.

Ao pesquisador Dr. Alessandro Carlos Mesquita, pelas contribuições e participação na defesa de tese.

Ao grande amigo Paulo Araquém Ramos Cairo (o Paulinho), pelo acolhimento, convívio, apoio, amizade e pela grande contribuição, imprescindível na realização deste trabalho, a quem serei eternamente grato.

Ao meu tio Cícero Miguel Lopes, mais uma vez, pela oportunidade concedida para realizar meus estudos, a qual me levou a conquistar mais esta grande vitória.

Aos professores das disciplinas cursadas, pelos conhecimentos transmitidos, imprescindíveis em minha formação.

Aos alunos de iniciação científica, voluntários e amigos, Renato Barbinha, Davi Melo, Marcelo, Leandro Ávila, Gustavo Milani, Lucas e Jorge, com os quais compartilho os méritos deste trabalho, devido à sua valiosa ajuda na realização de algumas análises.

Ao amigo Airton (Airtinho), pela amizade e valiosas contribuições nas análises estatísticas.

Aos funcionários do Setor de Fisiologia Vegetal: Lena, Joel, Odorêncio, Tanhan e Izonel, pela ajuda e atenção com que sempre me trataram.

Aos amigos Winder Alexandre, Jorge Romero, Marco Antônio, Max Wendel e Leandro Monteiro (Ceará), pela amizade e saudável convivência.

Aos amigos Peterson Gardin, Josy, Sidnei (Sid), Rairys, Claudinha, Giandrê Pásseri, Hilton Morbeck, Evaristo, Lisandro Bonome, Frederico Alberto, Antônio Augusto (Guto), Lílian Ribeiro, pela amizade sincera, apoio e incentivo.

Aos demais amigos da pós-graduação, Ednabel Caracas, Rodrigo, Roberto Cunha, Erivaldo, Girlene, Fran, Samantha, Carlos Vinício (espeto), Marco Antônio (Marquinhuss), Sílvia, Inês, João Paulo, Grécia, Andréa Shan, Teresa, Daniela Fries, Daniela Duarte, Ane Cybelle, Cristiano, Breno, Rupert, Darlam, Soami Deccetti, Cristina, Cláudio Nascimento, Érico, Cíntia, Ivana, Karina,

Gustavo Soares e Marina Seiffert, pelo convívio e troca de experiências durante este período de formação.

Aos amigos Renildo Ismael, Ricardo Pernambucano e Flávio, pela amizade e por terem me acolhido na minha chegada a Lavras.

Ao grande amigo Bal (Edivaldo), pela simplicidade e amizade sincera.

A toda a galera do futebol e da sinuca, pelos ótimos momentos de lazer, sem os quais seria impossível aliviar os estresses nos momentos difíceis.

Enfim, a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para realização deste trabalho.

**Agradeço.**

## BIOGRAFIA

AURÉLIO ANTAS MIGUEL, filho de Antônio Miguel Neto e Lindalva Antas Miguel, nasceu em 5 de junho de 1974, em Curral Velho, PB. Iniciou em 1994 o curso de Agronomia, no Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal da Paraíba, (CCA/UFPB), em Areia, PB, concluindo-o em fevereiro de 1999. Em março de 1999, iniciou o mestrado em agronomia/fitotecnia, pelo Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal do Ceará, (UFC), Campus do Pici, em Fortaleza, CE, concluindo-o em fevereiro de 2001, com a defesa da dissertação intitulada “Caracterização agrônômica de diferentes híbridos de melão amarelo (*Cucumis melo* L.), nas condições do litoral do Ceará”, desenvolvido na EMBRAPA/Agroindústria Tropical, em Fortaleza, CE. Em março de 2001, iniciou o doutorado em agronomia/fisiologia vegetal, pelo Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras, (UFLA), em Lavras, MG, concluindo-o em junho de 2005.

## SUMÁRIO

	<b>Página</b>
RESUMO GERAL.....	i
GENERAL ABSTRACT.....	iii
1 INTRODUÇÃO GERAL.....	1
2 REFERENCIAL TEÓRICO.....	4
2.1 Influência dos fatores ambientais.....	4
2.2 Comportamento fenológico.....	8
2.2.1 Desenvolvimento foliar.....	8
2.2.2 Características fisiológicas.....	11
2.2.3 Características anatômicas.....	15
2.2.4 Clorofilas e antocianinas.....	17
2.3 Trocas gasosas e deficiência hídrica.....	19
2.4 Aspectos anatômicos.....	26
2.5 Fluorescência.....	30
3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	32
CAPÍTULO 1 – CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS, MORFOLÓGICAS E COMPORTAMENTO FOTOSSINTÉTICO DE DIFERENTES CLONES DE SERINGUEIRA, DURANTE A ONTOGENIA FOLIAR, EM LAVRAS, MG.....	40
RESUMO .....	41
ABSTRACT .....	42
1 INTRODUÇÃO.....	43
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	45
2.1 Época e localização do experimento.....	45
2.2 Material vegetal.....	45
2.3 Características avaliadas.....	45
2.3.1 Caracterização do ambiente.....	45
2.3.2 Identificação dos estádios foliares.....	46
2.3.3 Comprimento do lançamento.....	48
2.3.4 Número de folhas por lançamento, comprimento e largura do folíolo central.....	48
2.3.5 Quantificação de clorofilas e antocianinas.....	49
2.3.6 Fluorescência da clorofila.....	50
2.3.7 Trocas gasosas.....	50
2.3.8 Características anatômicas de folhas.....	51
2.4 Delimitação experimental e análises estatísticas.....	52
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	53
3.1 Caracterização do ambiente.....	53
3.2 Desenvolvimento foliar.....	53

3.2.1 Comprimento do lançamento.....	53
3.2.2 Número de folhas por lançamento, comprimento e largura do folíolo central.....	57
3.3 Teores de clorofilas.....	61
3.4 Teores de antocianinas.....	63
3.5 Trocas gasosas.....	66
3.6 Fluorescência da clorofila.....	73
3.7 Características anatômicas de folhas.....	77
4 CONCLUSÕES.....	88
5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	90
CAPÍTULO 2 - CARACTERIZAÇÃO ANATÔMICA E COMPORTAMENTO FOTOSSINTÉTICO DE CLONES DE SERINGUEIRA EM DIFERENTES CONDIÇÕES CLIMÁTICAS, EM LAVRAS, MG.....	95
RESUMO.....	96
ABSTRACT.....	97
1 INTRODUÇÃO.....	98
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	100
2.1 Localização do experimento e material vegetal.....	100
2.2 Características avaliadas.....	100
2.2.1 Caracterização do ambiente.....	100
2.2.2 Potencial hídrico e trocas gasosas.....	102
2.2.3 Fluorescência da clorofila.....	102
2.2.4 Fotossíntese potencial (Apot).....	103
2.2.5 Quantificação de clorofilas.....	104
2.2.6 Características anatômicas de folhas.....	105
2.3 Delineamento experimental e análises estatísticas.....	106
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	107
3.1 Caracterização do ambiente.....	107
3.2 Potencial hídrico e trocas gasosas.....	107
3.3 Déficit de pressão de vapor e fluorescência da clorofila.....	123
3.4 Teores de clorofilas.....	127
3.5 Fotossíntese potencial (Apot).....	129
3.6 Características anatômicas de folhas.....	132
4 CONCLUSÕES.....	144
5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	145
6 ANEXOS.....	152

## LISTA DE TABELAS

### Página

TABELA 1	Número e diâmetros polar e equatorial de estômatos de clones de seringueira, durante a ontogenia, nos estádios foliares C e D, em condições de campo. Lavras, MG, 2004.....	77
TABELA 2	Espessuras da epiderme adaxial, parênquimas paliçádico adaxial e abaxial, parênquima lacunoso, epiderme abaxial, resistência do mesofilo (parênquima paliçádico total/parênquima lacunoso), espessura do mesofilo e do limbo foliar durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, em condições de campo. Lavras, MG, 2004.....	81
TABELA 3	Ancestralidade dos clones de seringueira ( <i>Hevea</i> spp) pertencentes ao jardim clonal da Universidade Federal de Lavras. Lavras, MG.....	101
TABELA 4	Observações meteorológicas da Estação Climatológica Principal de Lavras, MG, no período de fevereiro a novembro de 2004.....	108
TABELA 5	Médias sazonais do potencial hídrico foliar $\Psi_f$ (-MPa) de plantas de diferentes clones seringueira, às 6horas e às 12horas, nas condições de Lavras, MG, 2004.....	108
TABELA 6	Variações sazonais da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos, DFFFA ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e temperatura foliar, $T_f$ ( $^{\circ}\text{C}$ ) de plantas de diferentes clones seringueira nas condições de Lavras, MG, 2004.....	111
TABELA 7	Variações sazonais de fotossíntese líquida, A ( $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e transpiração, E ( $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) de plantas de diferentes clones seringueira, nas condições de Lavras, MG, 2004.....	113
TABELA 8	Variações sazonais de condutância estomática, gs ( $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e concentração interna de $\text{CO}_2$ , $C_i$ (vpm) de plantas de diferentes clones seringueira, nas condições de Lavras, MG, 2004. ....	119
TABELA 9	Variações sazonais correspondentes à eficiência no uso da água, EUA ( $\mu\text{mol CO}_2.\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ ) e eficiência de carboxilação, A/ $C_i$ ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{vpm}$ ) de plantas de diferentes clones seringueira, nas condições de Lavras, MG, 2004. ....	122

TABELA 10	Variações sazonais de déficit de pressão de vapor DPV (kPa) e fluorescência da clorofila Fv/Fm, de diferentes clones seringueira, nas condições de Lavras, MG, 2004...	124
TABELA 11	Valores de fotossíntese potencial máxima ( $\mu\text{mol O}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), respiração ( $-\mu\text{mol O}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) e percentual de respiração em relação à fotossíntese potencial de diferentes clones de seringueira, nas condições de Lavras, MG, 2004.....	131
TABELA 12	Número e diâmetros polar e equatorial dos estômatos de folhas de diferentes clones de seringueira, em condições de campo. Lavras, MG, 2004.....	133
TABELA 13	Espessuras da epiderme na face adaxial, dos parênquimas paliçádico, do parênquima lacunoso, da epiderme na face abaxial, paliçádico total, resistência do mesofilo (parênquimas paliçádico total/parênquima lacunoso), espessura do mesofilo e do limbo de folhas de clones de seringueira, em condições de campo. Lavras, MG, 2004..	141

## LISTA DE FIGURAS

### Página

FIGURA 1	Ilustrações dos diferentes estádios foliares, A (A gema apical e A* gema vegetativa), B (B1 e B2), C e D, durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, em condições de campo. Lavras, MG, 2004.....	47
FIGURA 2	Temperaturas máximas e mínimas diárias (A), umidade relativa do ar e insolação diária (B) e precipitação diária (C), referentes aos meses de maio, junho e julho, durante a estação seca. Lavras, MG, 2004.....	54
FIGURA 3	Comprimento do lançamento durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, na estação seca, em Lavras, MG, 2004.....	55
FIGURA 4	Número de folhas por lançamento (A), comprimento (B) e largura do folíolo central (C), durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, na estação seca, em Lavras – MG, 2004. As barras em cada coluna indicam o erro padrão da média de quatro repetições. ....	58
FIGURA 5	Teores de clorofilas <i>a</i> (A), <i>b</i> (B), total (C) e relação <i>a/b</i> (D), durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, na estação seca, em Lavras, MG, 2004.....	62
FIGURA 6	Teores de antocianinas, durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, na estação seca, em Lavras, MG, 2004.....	65
FIGURA 7	Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (A), temperatura foliar (B), concentração interna de CO <sub>2</sub> (C) e condutância estomática (D) durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, na estação seca, em Lavras, MG, 2004.....	67
FIGURA 8	Fotossíntese líquida (A), uso eficiente da água (B), eficiência de carboxilação (D) e transpiração (C) durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, na estação seca, em Lavras, MG, 2004.....	68
FIGURA 9	Fluorescência inicial (A), máxima (B) e variação da fluorescência da clorofila (C), durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, na estação seca em Lavras, MG, 2004.....	75

FIGURA 10	Cortes paradérmicos da epiderme da face abaxial de folhas de clones de seringueira nos estádios C e D. Lavras, MG, 2004.....	79
FIGURA 11	Seções transversais de folhas no estádio A, de plantas dos clones de seringueira, com destaque para a formação dos primeiros primórdios foliares. Lavras, MG, 2004.....	84
FIGURA 12	Seções transversais de folhas em estádios A (ponta do folíolo em formação), B1 e B2 das plantas de diferentes clones de seringueira. Lavras, MG, 2004.....	85
FIGURA 13	Seções transversais de folhas em estádios foliares C e D das plantas de diferentes clones de seringueira. Lavras, MG, 2004.....	86
FIGURA 14	Teores de clorofilas das folhas dos diferentes clones de seringueira. Lavras, MG, 2004.....	128
FIGURA 15	Relação entre fotossíntese potencial ( $A_{pot}$ ) versus densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) em folhas de diferentes clones de seringueira. Lavras, MG, 2004.....	130
FIGURA 16	Seções paradérmicas da epiderme da face abaxial de folhas de diferentes clones de seringueira. Lavras, MG, 2004. ....	135
FIGURA 17	Seções transversais de folhas dos diferentes clones de seringueira. Lavras, MG, 2004.....	138

## RESUMO GERAL

MIGUEL, Aurélio Antas. **Comportamento fotossintético e caracterização morfoanatômica de folhas de diferentes clones de seringueira (*Hevea spp*), em Lavras – MG.** Lavras: UFLA, 2005. 155p. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.<sup>1</sup>

O estado de Minas Gerais tem revelado grande potencial para expansão da heveicultura no Brasil. Entretanto, há uma carência de estudos sobre o comportamento fisiológico da seringueira nas condições edafoclimáticas deste estado, tendo em vista que as pesquisas, em sua maioria, têm sido realizadas em outras regiões do país ou no exterior. Tendo em vista que os diferentes comportamentos produtivos dos clones podem estar associados à sazonalidade dos fatores ambientais, bem como à variabilidade fotossintética, o presente estudo teve como um dos objetivos, avaliar as alterações anatômicas, morfológicas e fisiológicas, que ocorrem durante a ontogenia foliar e sua relação com o comportamento fotossintético, em três clones (PB 235, RRIM 600 e GT 1) de seringueira, potencialmente recomendáveis para cultivo. Além disso, objetivou-se avaliar as características anatômicas e o comportamento fotossintético de 17 clones de seringueira (IAN 3087, IAC 15, IAN 3156, IAN 2880, IAN 3193, RRIM 600, RRIM 701, PB 235, PR 255, GT 1, IPA 1, ESAL 1, ESAL 2, Fx 3899, Fx 2261, LCB 510 e PL PIM), quando cultivados sob as condições climáticas de Lavras, MG. Os trabalhos foram realizados em 2004, em condições de campo, no Setor de Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Lavras. No estudo sobre ontogenia foliar, os clones PB 235, RRIM 600 e GT 1 apresentaram perfis semelhantes de alterações de características anatômicas, morfológicas e fisiológicas durante esse período. Os lançamentos cresceram mais rapidamente, com maior número de folhas por lançamento, entre o 12º e o 32º dia de idade foliar (estádios B1 e B2), permanecendo constantes do 37º dia até a maturidade foliar, a qual foi atingida entre o 47º e o 52º dia (estádios C e D). O comprimento e a largura do folíolo cresceram até o 47º dia de idade foliar (estádio C), quando as folhas tornaram-se completamente expandidas. Até o 32º dia de idade foliar (estádio B2), a fotossíntese líquida foi negativa, devido à ineficiência do sistema fotossintético, sendo esta ocorrência provavelmente justificada pelos seguintes fatores: menor diferenciação e formação dos tecidos foliares nos estádios A e B, elevados teores de antocianinas, alta concentração interna de CO<sub>2</sub>, reduzidos teores de clorofilas, menor condutância estomática e baixa fluorescência. A partir do 37º dia de idade foliar, a fotossíntese líquida

---

<sup>1</sup>Comitê Orientador: Luiz Edson Mota de Oliveira – UFLA (Orientador), Ângela Maria Soares – UFLA e Nelson Delú Filho – UNINCOR (Co-Orientadores).

tornou-se positiva e gradativamente maior, estimulada por aumentos nos teores de clorofilas, eficiência fotoquímica do fotossistema II, eficiência de carboxilação, condutância estomática, transpiração e eficiência no uso da água, paralelamente à formação e estruturação dos tecidos parenquimáticos foliares e do limbo foliar e aumento da densidade estomática. Entre os clones, o comportamento fotossintético foi semelhante, atingindo desempenho máximo no 57º dia de idade foliar (estádio D). No trabalho referente aos efeitos da sazonalidade climática sobre a fotossíntese, constatou-se a existência de variabilidade no comportamento fotossintético dos clones – em cada estação e entre as estações –, podendo ser esta uma das possíveis causas do comportamento produtivo diferencial dos clones entre regiões. Os clones RRIM 600, PB 235, GT 1, Fx 3899, IAN 3087 e IAN 3156 apresentaram os maiores valores de fotossíntese líquida, transpiração, eficiência no uso da água, eficiência de carboxilação e eficiência fotoquímica do fotossistema II. Inversamente, os clones LCB 510, ESAL 1, ESAL 2 e Fx 2261 apresentaram os menores valores para estas características. Em todos os clones, os maiores valores médios sazonais de fotossíntese líquida, transpiração, temperatura foliar, condutância estomática, eficiência de carboxilação e eficiência fotoquímica do fotossistema II, e os menores valores de eficiência no uso da água, foram obtidos nas estações chuvosas de 2003-2004 (março-abril) e de 2004-2005 (novembro). Estas características tiveram comportamento inverso na estação seca de 2004 (maio-junho). As alterações anatômicas verificadas nos diferentes tecidos foliares podem, provavelmente, estar relacionadas aos distintos comportamentos das trocas gasosas ocorridas em cada clone, a exemplo das diferentes taxas de fotossíntese líquida registradas entre os clones.

## GENERAL ABSTRACT

MIGUEL, Aurelio Antas. **Photosynthetic behavior and morphoanatomic characterization of leaves of different clones of rubber tree (*Hevea spp.*) in Lavras – MG: UFLA, 20005. 155p.** Thesis (Doctorate in Plant Physiology) - Federal University of Lavras, Lavras, MG.<sup>2</sup>

The state of Minas Gerais has shown a great potential to the expansion of rubber culture in Brazil. However, there is a great lack of studies on the physiological behavior of the rubber tree under the edaphoclimatic conditions of that state, having in mind that the researches in their most part have been accomplished in other regions in the country or abroad. Having in mind that the different productive behaviors of clones may be associated with seasonality as well as photosynthetic variability, the aim of the present work was to evaluate the anatomic, morphologic and physiologic changes and their relationships with photosynthetic behavior in three rubber tree clones (PB 235, RRIM 600 and GT 1), which are potentially recommendable to cultivation. In addition, it was aimed to evaluate the anatomic characteristics and the photosynthetic behavior of 17 rubber tree clones (IAN 3087, IAC 15, IAN 3156, IAN 2880, IAN 3193, RRIM 6000, RRIM 701, PB 235, PR 255, GT 1, IPA 1, ESAL 1, ESAL 1, Fx 3899, Fx 2261, LCB 510 and PL PIM), when they were grown under the climatic conditions of Lavras, MG. The works were performed in 2004, under field conditions, in the Plant Physiology Sector of the Federal University of Lavras. In the study about leaf ontogeny, clones PB 235, RRIM 600 and GT 1 presented similar profiles of alterations of anatomic, morphologic and physiologic characteristics over this period. The flushes grew faster with increased number of leaves per flushes between the 12<sup>th</sup> and 32<sup>nd</sup> days of leaf age (stages B1 and B2), staying constant from the 37<sup>th</sup> till leaf maturity, which was reached between the 47<sup>th</sup> and the 52<sup>nd</sup> day (stages C and D). Both length and breadth of the leaflet grew till the 47<sup>th</sup> day of leaf age (stage C), when leaves turned fully expanded. Up to the 32<sup>nd</sup> day of leaf age (stage B2), net photosynthesis was negative due to inefficacy of the photosynthetic system, this occurrence being likely justified by the following factors: less differentiation and formation of leaf tissues at stages A e B, elevated contents of anthocyanins, high internal concentration of CO<sub>2</sub>, reduced contents of chlorophylls, less stomatal conductance and low fluorescence. From the 37<sup>th</sup> day of leaf age, net photosynthesis became positive and gradually higher, stimulated by increases in the chlorophyll contents, photochemical efficiency of photosystem II,

---

<sup>2</sup>Guidance Committee: Luiz Edson Mota de Oliveira – UFLA (Adviser), Angêla Maria Soares – UFLA and Nelson Delú Filho – UNINCOR (Co-advisers).

carboxylation efficiency, stomatal conductance, transpiration and efficiency in water use parallelly to the formation and structuring of the leaf parenchymal tissues and of the leaf blade and increase of the stomatal density. Among the clones, photosynthetic behavior was similar, reaching maximum performance on the 57<sup>th</sup> day of leaf age (stage D). In the work concerning the effects of climatic seasonality on photosynthesis, the existence of variability in the clones photosynthetic behavior was found – within each season and among the populations –, this one being able to one of the possible causes of the differential productive behavior of the clones among regions. Clones RRIM 600, PB 235, GT 1, Fx 3899, IAN 3087 and IAN 3156 presented the highest values of net photosynthesis, transpiration, efficiency in water use, carboxylation efficiency and photochemical efficiency of photosystem II. Inversely, clones LCB 510, ESAL 1, ESAL 2 and Fx 2261 presented the lowest values for these characteristics. In all the clones, the greatest mean seasonal values of net photosynthesis, transpiration, leaf temperature, stomatal conductance, carboxylation efficiency and photochemical efficiency of photosystem II and the lowest values of efficiency of water use were obtained in the rainy seasons of 2003-2004 (march-april) and of 2004 (may-june). The anatomic alterations found in the different leaf tissues may, likely, be related with the distinct behaviors of gas exchanges occurred in each clone, as an instance, the different net photosynthesis rates recorded among the clones.

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

O gênero *Hevea*, membro da família *Euphorbiaceae*, compreende cerca de onze espécies, das quais a *Hevea brasiliensis* [(Wild. ex. ADR. de Juss.) Muell. Arg.] é a mais importante e a única plantada e explorada comercialmente, por apresentar maior capacidade produtiva de látex e por possuir, também, látex de qualidade superior às demais.

A borracha natural é considerada matéria-prima fundamental para o agronegócio brasileiro. Entre 1992 e 2002, o Brasil despendeu cerca de US\$ 1,082 bilhão em importações de borracha natural. No mesmo período, a produção brasileira totalizou 693,5 mil toneladas, cerca de 0,95% da produção global (Gameiro, 2003). A expansão da heveicultura é a saída para minimizar a importação de borracha. Entretanto, no Brasil, essa expansão tem se dado em regiões diferentes daquelas de cultivo tradicional, justificada pela busca de condições edafoclimáticas desfavoráveis ao desenvolvimento do fungo *Microcyclus ulei*, causador do “mal das folhas” e considerado um dos mais importantes entraves à heveicultura.

O estado de São Paulo é, atualmente, o maior produtor brasileiro de borracha natural, seguido de Mato Grosso, Bahia, Minas Gerais e Espírito Santo. Os seringais paulistas alcançam produtividade anual de 1.500kg.ha<sup>-1</sup> de borracha seca, que é superior às médias anuais de tradicionais países produtores, como Tailândia com 1.100kg.ha<sup>-1</sup>, Indonésia com 750kg.ha<sup>-1</sup> e Malásia com 1.000kg.ha<sup>-1</sup> (IAC, 2003). Em Minas Gerais, diversas regiões apresentam bom potencial para expansão da heveicultura. Entretanto, para o desempenho de clones promissores, em função das características edafoclimáticas dessas regiões, esse potencial ainda precisa ser mais estudado, uma vez que as informações técnicas e recomendações de cultivo, oriundas de estudos realizados em regiões do trópico úmido brasileiro e de outros países (principalmente da

Malásia), têm-se revelado inadequadas às características edafoclimáticas das várias regiões de expansão da heveicultura no Brasil. Maiores avanços nesta área poderão ser obtidos de forma mais sustentável a partir de um maior direcionamento de pesquisas relacionadas com a ecofisiologia da seringueira.

Geralmente, os clones de seringueira são escolhidos em razão da sua adaptabilidade ao local. Estudos sobre as respostas fisiológicas e do desenvolvimento de seringueira já vêm sendo realizados, embora de modo bastante restrito e enfocando, principalmente, problemas relacionados a déficit hídrico. São poucos os trabalhos brasileiros realizados com seringueira, os quais têm sido realizados com sucesso em condições de laboratório por alguns pesquisadores (Brunini & Cardoso, 1998; Cascardo et al., 1993; Conceição et al., 1985; Rocha Neto et al., 1983). No entanto, sob condições naturais, a variação simultânea dos fatores ambientais torna esses estudos mais complexos (Cavalcante & Conforto, 2002; Coutinho & Conforto 2001; Lima et al., 2002; Miguel et al., 2002; Nascimento, 2002; Oliveira et al., 2004; Ortolani, 1985; Pásseri et al., 2002). Mesmo assim, a continuidade dessas pesquisas é fundamental para a compreensão dos processos adaptativos desta espécie nas mais variadas condições agrícolas.

No estado de Minas Gerais, a seringueira tem se expandido em áreas agroclimáticas bastante diferenciadas daquelas da região amazônica. Tal diversidade demanda estudos que comprovem a viabilidade da implantação da heveicultura nessa região, gerando tecnologias mais apropriadas de cultivo e exploração. Estudos ecofisiológicos são importantes porque analisam a influência de fatores ambientais, como temperatura e pluviosidade, sobre a produção de borracha e sobre alguns fatores relacionados à biossíntese de látex (Lima et al., 2002). Assim, conhecimentos sobre o comportamento dos clones nessas condições podem oferecer subsídios para vários estudos relativos ao seu desempenho.

Tendo em vista que a maioria das informações disponíveis sobre o comportamento dos clones recomendados para o plantio em Minas Gerais tem origem em estudos realizados em outras regiões, são de fundamental importância as avaliações do comportamento fisiológicos e anatômicos desses clones nas condições regionais, a fim de contribuir para escolha e recomendação destes clones ao produtor. Nesse contexto, objetivou-se avaliar as alterações anatômicas, morfológicas e fisiológicas, que ocorrem durante a ontogenia foliar e sua relação com o comportamento fotossintético, em três clones (PB 235, RRIM 600 e GT 1) de seringueira, potencialmente recomendáveis para cultivo. Neste trabalho foram também avaliadas as características anatômicas e fisiológicas foliares e os comportamentos fotossintéticos de 17 clones de seringueira, em diferentes épocas do ano, em Lavras, MG.

## **2 REFERENCIAL TEÓRICO**

### **2.1 Influência dos fatores ambientais**

No Brasil, a área tradicional de exploração da heveicultura estende-se pela Amazônia Tropical Úmida, Mato Grosso e Bahia. Em regiões não tradicionais, a seringueira é cultivada nos estados de Goiás, Mato Grosso do Sul, Pernambuco, Maranhão, Espírito Santo, Rio de Janeiro, Paraná, Minas Gerais e São Paulo (AGRIDATA, 2004). Em 1998, quase a totalidade da produção brasileira ocorreu nas regiões Sudeste e Centro-Oeste, e no estado da Bahia (IAC, 2003).

Em Minas Gerais, o cultivo da seringueira mostra-se viável, principalmente nas regiões Sul, Triângulo e Zona da Mata. Devido à diversidade edafoclimática, tornam-se necessários estudos nessas condições, com a finalidade de se conhecer as respostas fisiológicas da cultura em cada um desses agroecossistemas. O conhecimento sobre trocas gasosas, desenvolvimento foliar, características anatômicas e economia hídrica dos diferentes clones é de grande importância, pois esses aspectos estão, direta ou indiretamente, relacionados com a produção e o fluxo de látex no decorrer do dia, podendo explicar o desempenho de cada clone sob diferentes condições climáticas e ou fornecer subsídios para a escolha de clones promissores à expansão da heveicultura no estado.

De acordo com Ortolani (1986), os sistemas de produção de borracha natural, principalmente a indicação de clones, devem estar associados, preferencialmente, aos fatores climáticos, além dos tipos de solo. Por isso, o comportamento de clones requer estudos preliminares a fim de permitir recomendação mais segura daqueles que melhor se adaptam à determinada região.

A duração e a intensidade de formação dos fluxos foliares, variação existente no número de folíolos jovens, maduros e senescentes em plantas de clones de seringueira cultivadas em Piracicaba, SP, foram atribuídas a características genéticas, variações climáticas, disponibilidade de água e condições nutricionais do solo (Papa, 1998). Segundo Moraes (1985), sob condições favoráveis, forma-se uma brotação nova a cada 30 a 45 dias na região amazônica, e a cada 60 dias no planalto paulista (Camargo et al., 1967). Porém, com baixos níveis de nutrição mineral, mesmo na estação chuvosa, a duração dos ciclos é bem superior. Durante o período juvenil das plantas, a longevidade das folhas pode ultrapassar um ano, sob condições normais (Moraes, 1985). O hábito fenológico da maioria das plantas dos clones é pouco estudado e muito variável de região para região. Com este conhecimento, mesmo um clone sendo altamente suscetível, ele poderia ser recomendado para plantio, desde que este fator lhe seja favorável.

Segundo Moraes (1985), os principais fatores climáticos que favorecem a senescência simultânea, rápida e completa em pés francos de seringueira, são o encurtamento do dia e o déficit hídrico, que atuam conjuntamente. Os resultados obtidos por Camargo et al. (1967) apontam que este fenômeno se dá em função do fotoperíodo e do termoperíodo, devido à troca de folhas ocorrer em período completamente seco. Ortolani (1986) relata que, em latitudes maiores, com distribuição pluvial tropical, vão se acumulando os efeitos da termoperiodicidade e fotoperiodicidade, somando-se, dessa forma os três fatores condicionantes da curva fenológica da seringueira.

Alguns trabalhos vêm sendo realizados em seringueira, sobre os mecanismos fisiológicos que conduzem essas plantas a sustentar tão alta produção em diferentes localidades com condições climáticas distintas. Bergonci (1981), Brunini & Cardoso (1998), Cascardo et al. (1993), Conceição et al. (1985), Martins et al. (1993), Pita (1984), Rocha Neto et al. (1983) e Soares et

al. (1993) abordaram os efeitos do déficit hídrico principalmente na folha, isto é, no órgão onde ocorre a síntese dos assimilados. Sabe-se, entretanto, pelos resultados de Templeton (1969) em clones malásios, que a partição dos assimilados em seringueira apresenta estreita relação com a produção, sugerindo, inclusive, a existência de competição entre o crescimento e a produção de látex.

Oliveira (1999) realizou estudos sobre os efeitos das variações sazonais dos fatores ambientais sobre a atividade das enzimas invertases em tecidos foliares, casca e látex dos clones de seringueira RRIM 600 e GT 1. Este mesmo autor observou, em Lavras, MG, que as condições climáticas do mês de dezembro contribuíram para maior translocação e acúmulo de açúcares para a casca – local de síntese do látex – e para maior atividade de invertases nas lâminas foliares, casca e látex, coincidindo com um maior aumento da produção de borracha do clone RRIM 600 em relação ao GT 1. Lima et al. (2002), analisando os tecidos da casca do clone RRIM 600, coletados também em dezembro em Lavras, MG, observaram que a quase totalidade dos açúcares solúveis totais foi composta de açúcares redutores, correspondente ao baixo teor de sacarose neste período, sugerindo que a sua hidrólise pela invertase foi intensa, levando à maior disponibilidade de hexoses para a rota glicolítica e, conseqüentemente, possibilitando a maior produção de borracha por planta.

Em Manaus, AM, pesquisas realizadas em casa de vegetação mostraram que a partição de assimilados entre raiz, caule e folhas provocou uma notória variação entre plantas de clones de seringueira (Conceição et al., 1986). As taxas de crescimento que condicionam significativamente a alocação de assimilados é fixada geneticamente, o que conduz a diferenças intra-específicas (Brouwer 1962). Entretanto, condições do meio, tais como disponibilidade de nutrientes e água, temperatura, competição, toxidez, etc., podem causar modificações

adaptativas nos indivíduos (Conceição et al., 1986; Lima et al., 2002; Oliveira, 1999).

Lima (1998) observou, em Lavras, MG, que o aumento na produção de borracha do clone RRIM 600 não foi proporcional às variações nas taxas fotossintéticas, sugerindo maior relação com a disponibilidade de água no solo. Entretanto, este autor verificou também que temperaturas elevadas e maior ocorrência de chuvas, registradas em dezembro, favoreceram maior acúmulo e translocação de açúcares para os locais de síntese de látex, relacionando estes fatores com a maior produção de borracha neste período.

Alterações nas taxas transpiratória podem levar ao surgimento de deficiência hídrica na planta, com conseqüente redução na turgescência ou potencial de pressão do sistema vascular. Este, por sua vez, relaciona-se intimamente com o potencial de pressão do sistema laticífero e, portanto, com a produção de látex durante o dia. As alterações da pressão de turgescência durante o dia, ou potencial de pressão, estão correlacionadas positivamente com a umidade relativa do ar e, negativamente, com alterações da temperatura, déficits hídricos e abertura dos estômatos (Martins et al., 1993).

Avaliando sistemas de produção de porta-enxertos de seringueira nas condições edafoclimáticas de Lavras, MG, Soares et al. (1993) observaram uma menor taxa de crescimento de abril a julho, quando ocorreram temperaturas mais baixas e menores precipitações. Em geral, independente do tratamento hídrico aplicado, foram observados nesse período uma estabilização do crescimento em altura, diâmetro e número de folhas das plantas.

Estudos conduzidos por Zong Dao & Xueqin (1983), com plantas de seringueira na China, mostram que, sob temperatura ambiente superior a 40°C, a taxa de respiração excede à taxa de fotossíntese, resultando em diminuição do crescimento. Os limites térmicos mais favoráveis para a fotossíntese estão entre 27°C e 30°C. Para o fluxo de látex, o intervalo entre 18°C e 28°C é o mais

indicado. A 18°C, as células se dividem normalmente e a 10°C ou temperatura inferior, a fotossíntese é descontínua ou nula. Os mesmos autores comentam que a temperatura média inferior a 18°C é crítica para o crescimento e, quando esse valor médio é inferior a 15°C, já é crítico para a diferenciação dos tecidos.

## **2.2 Comportamento fenológico**

### **2.2.1 Desenvolvimento foliar**

De acordo com o seu comportamento fenológico, plantas adultas de seringueira, a partir do terceiro ano de idade, após a formação da copa, deixam de emitir fluxos sucessivos de lançamentos. Estes fluxos passam a apresentar proeminente periodicidade anual, caracterizada pela senescência e queda das folhas, seguida de novo fluxo, após um período de cerca de duas a seis semanas em que a planta fica desfolhada. Esse comportamento é típico de *H. brasiliensis* e *H. benthamiana*. O hábito fenológico das plantas adultas dos clones obtidos do cruzamento de *H. brasiliensis* com *H. benthamiana* é caracterizada por apresentar senescência tardia, escalonada e sem uniformidade. Os híbridos de *H. brasiliensis* com *H. pauciflora* apresentam hábito perenifólio, isto é, queda de folhas e emissão de novos lançamentos durante o ano todo (Moraes, 1985).

Moraes (1985) definiu o desfolhamento natural como sendo a queda das folhas senescentes e o reenfolhamento natural como brotação e desenvolvimento de novos fluxos de folhas até o estágio maduro, após o período de hibernação, fase compreendida entre a senescência e queda das folhas e o início do reenfolhamento.

Segundo Papa (1998), na região de Piracicaba, SP, plantas dos clones RRIM 600 e PR 261 apresentaram semelhanças no período de hibernação, sendo o início considerado quando as plantas tinham desfolhado cerca de 80% de sua copa. Estes clones iniciaram a hibernação em julho e começaram a reenfolhar em agosto, diferindo apenas no número de dias em que as plantas permaneceram

desfolhadas, mais de 20 dias para o RRIM 600 e 14 dias para o PR 261. Ainda de acordo com este autor, plantas de clones de seringueira que reenfolham compactamente em períodos com baixa precipitação pluvial e ou molhamento de folhas apresentam menor intensidade de antracnose. Mecanismos de escape podem ser explorados no sistema de produção da cultura, necessitando, para isso, do conhecimento sobre o comportamento fenológico dos clones na região de plantio, em plantas adultas.

De acordo com Gasparotto et al. (1997) e Hallé et al. (1978), os ciclos da ontogenia foliar de plantas de seringueira compreendem quatro fases (estádios A, B, C e D), relacionadas com o nível de atividade do meristema apical e com as fases de desenvolvimento foliar. No estágio A, a gema apical anteriormente em repouso entra em atividade de divisão celular e morfogênese (formação de primórdios foliares e gemas axilares). O intumescimento de gema é facilmente visível graças ao afastamento das escamas protetoras que expõem as interiores. Esse estágio tem duração média de nove dias.

No estágio B, correspondente à fase de alongamento, a atividade mitótica (divisão celular) no meristema apical reduz-se sensivelmente a partir do início do alongamento, sendo quase nula quando o crescimento torna-se mais rápido, ficando restrita ao folíolo, à gema em desenvolvimento e ao meristema subapical, responsável pelo crescimento longitudinal, juntamente com o alongamento celular. Neste estágio, que dura em média 10 dias, são caracterizados dois subestádios. No B1, os folíolos estão na posição vertical com o ápice voltado para cima, fortemente carregados de antocianinas. Os primórdios basais formam escamas ou catafilos, que portam uma gema axilar, com maior distância entre si do que entre as folhas verdadeiras. Nesses catafilos, há, geralmente, nectários extraflorais visitados por formigas. No B2, os ápices dos folíolos estão voltados para baixo, com coloração antociânica intensa.

No estágio C, os folíolos encontram-se pendentes, flácidos, de cor verde. Os últimos primórdios foliares, que chegam a atingir o formato de pequeninas folhas trifoliadas, abortam e caem em seguida. Os primórdios foliares que surgem após as folhas pequenas que caem não se desenvolvem até o estágio de folhas, mas transformam-se em escamas que protegem o meristema apical e os primórdios foliares internos, paralisando o crescimento. A duração é de cerca de oito dias. O estágio D corresponde à fase de dormência da gema apical com folhas totalmente amadurecidas. Esta fase dura, geralmente, 13 dias sob condições normais de crescimento ativo (Gasparotto et al., 1997; Hallé et al., 1978).

Durante a seqüência de formação dos primórdios de gemas axilares, o primeiro primórdio visível de gema axilar é precedido de quatro a seis primórdios foliares (distância plastocrônica). Algumas células da base do primórdio foliar permanecem meristemáticas e dão origem aos primórdios das gemas. Os primeiros primórdios foliares recém-formados aparecem a partir do início do estágio A, que se caracteriza como a fase organogênica mais ativa. No estágio B1, há redução da organogênese, sendo interrompida a formação de novos primórdios a partir da fase de mais rápido alongamento caulinar, no estágio B2 (Moraes, 1982).

Ainda segundo Moraes (1982), nos estádios B1 e B2 predominam as mitoses nos primórdios foliares e em gemas axilares. No entanto, o reinício da atividade mitótica, após a dormência, já é bastante nítido no final do estágio D, em gemas com o topo alargado, mas com escamas externas ainda fechadas.

De acordo com Bergonci (1981), em plantas jovens, no início da fase juvenil, os folíolos de seringueira mostram-se acentuadamente avermelhados, rígidos, friáveis e prostrados. Porém, após os primeiros 15 dias da emergência foliar, estes começam a perder a coloração avermelhada, passando a verde-claro, de textura macia e flexível.

Observando a ontogenia de plantas jovens irrigadas de *H. brasiliensis* (IAN 873) e *H. Pauciflora*, Pita (1984) verificou, com a idade foliar, no comprimento do folíolo central, aumento de matérias seca e fresca, área foliar, ângulo formado entre o folíolo central e o pecíolo, comprimento do lançamento e número de folhas por lançamento, tendo este aumento sido maior nas plantas do clone IAN 873 de *H. brasiliensis*.

Conceição et al. (1986) observaram em plântulas de alguns clones de seringueira (IAN 717, IAN 873, IAN 2903, IAN 3087, IAN 6323 e FX 3899) sem déficit hídrico, após 185 dias de crescimento, diferenças no número de lançamentos e no número de folhas. O clone IAN 873 apresentou o maior número de folhas e lançamentos, quando túrgidos, enquanto o IAN 2903 e o IAN 6323 apresentaram os menores números de folhas e lançamentos, respectivamente.

A manutenção de baixo potencial hídrico foliar, em dias com maior radiação solar e calor, resulta em redução do crescimento do lançamento de plântulas de seringueira (Pita, 1984). Já as altas temperaturas concorrem para a redução do número de folhas em plântulas de seringueira com deficiência hídrica (Rocha Neto et al., 1983).

A ocorrência de tensões hídricas em plantas jovens de seringueira durante o período de rápido alongamento do caule ou das folhas pode induzir a uma sensível diminuição das taxas de crescimento, afetando o tamanho do lançamento e a produção. Uma característica sensível a estas mudanças é o acúmulo de matéria seca total da planta (Conceição et al., 1986).

### **2.2.2 Características fisiológicas**

Existem poucos estudos, sejam relativos à ontogenia foliar da seringueira, sejam sobre o balanço de CO<sub>2</sub> durante este processo (Bergonci, 1981; Moraes, 1982; Pita, 1984; Soares et al., 1993; Schwob et al., 1998).

Realizados predominantemente em casa de vegetação ou viveiros, eles sugerem uma demanda de informações sobre esses processos sob condições de campo.

Bergonci (1981) observou que, durante a ontogenia foliar de seringueira, o ponto de compensação de CO<sub>2</sub>, determinado por meio da relação entre fotossíntese líquida e concentração de CO<sub>2</sub>, mostrou uma progressiva diminuição, à medida que a folha do clone Fx 2261 se desenvolvia, estabilizando com a sua maturidade. Em folhas jovens, o ponto de compensação de CO<sub>2</sub> é alto e as células do mesófilo são mais densamente arranjadas do que em folhas maduras (Samsuddin & Impens, 1979a).

As maiores taxas de fotossíntese líquida em folhas de plantas jovens de seringueira foram observadas por Bergonci (1981) quando a condutância estomática ao CO<sub>2</sub> apresentou os maiores valores aos 40 dias após a emergência foliar. Já em folhas jovens, com dez dias, a fotossíntese líquida apresentou-se negativa ou nula, enquanto que a fotossíntese bruta atingiu valores significativos, os quais corresponderam a altos valores de respiração. Este autor sugeriu, ainda, que os baixos valores de fotossíntese líquida das folhas jovens podem estar associados com baixa atividade da enzima a Rubisco. Em folhas jovens de feijoeiro, verificou-se também que o aparelho fotossintético ainda não é totalmente desenvolvido, e a quantidade de pigmentos, em relação às folhas adultas é sensivelmente mais reduzida (Oelze-Karow & Butler, 1971). Em plantas de *Populus deltoides*, o balanço positivo de CO<sub>2</sub> na folha foi correlacionado com a atividade da Rubisco, pois o mecanismo fotossintético, em folhas jovens, é inoperante até que os níveis mínimos das enzimas do ciclo de Calvin sejam sintetizados (Dickmann, 1971).

O incremento de matéria seca em folhas de seringueira está associado diretamente com o balanço de CO<sub>2</sub>, isto é, com a diferença entre o CO<sub>2</sub> assimilado e o CO<sub>2</sub> liberado nos processos de respiração. Durante a fase juvenil, o balanço de CO<sub>2</sub> em seringueira é especialmente afetado pela respiração,

significativamente alta nesta fase. Isto indica que as elevadas taxas respiratórias, verificadas durante os primeiros estádios de desenvolvimento foliar, parecem indicar uma alta atividade metabólica (respiração de crescimento), necessária ao fornecimento de energia para processos de síntese de compostos estruturais e de clorofila, bem como para a manutenção de compostos formados (respiração de manutenção) (Bergonci, 1981). Segundo este autor, as folhas jovens precisam de maior concentração de CO<sub>2</sub> para atingir fotossíntese líquida, devido ao alto ponto de compensação de CO<sub>2</sub> nesta fase.

Samsuddin & Impens (1979a,b), ao estudarem plantas jovens de quatro clones malaios de seringueira, também constataram que folhas jovens exibem alta respiração e baixa taxa fotorrespiratória. Verificaram também que a taxa máxima de fotossíntese líquida é atingida aos 34 dias de idade da folha, estágio D, em plantas cultivadas em solução nutritiva, quando ocorrem os menores valores de resistência estomática e ponto de compensação de CO<sub>2</sub>, embora ocorram os maiores valores de fotorrespiração.

Comparando os dados de área foliar com o acúmulo de matéria seca durante a ontogenia foliar de seringueira, Bergonci (1981) observou que, aos 20 dias após a emergência foliar, embora a folha estivesse totalmente expandida, a condutância estomática ao CO<sub>2</sub> ainda era relativamente baixa. Segundo esse autor, a condutância estomática ao CO<sub>2</sub>, durante o desenvolvimento foliar, depende principalmente da transformação das células pré-estomáticas em estômatos funcionais.

Coutinho & Conforto (2001) verificaram, em plantas de seringueira de um ano de idade, no Planalto Paulista, que os clones RRIM 600, RRIM 701, GT 1, PB 235 e IAN 873 não diferiram significativamente quanto ao desenvolvimento vegetativo, mas diferiram quanto à espessura foliolar e à densidade estomática. As taxas fotossintéticas médias também não diferiram significativamente entre plantas dos clones, porém, o RRIM 701 apresentou

menores valores para condutância estomática e transpiração, indicando melhor eficiência no uso da água em relação aos demais.

Sob déficit hídrico acentuado (50%) foi verificado um estacionamento na taxa transpiratória das plântulas de dois clones seringueira, em níveis muito baixos, sendo a sua manutenção controlada, provavelmente, pela resistência estomática e camada cuticular. As folhas de seringueira apresentam a epiderme superior dotada de células bem unidas, sem espaços intercelulares e com uma fina camada protetora de cutícula. Esta estrutura é aparentemente adaptada para prevenir a face abaxial da folha quanto a condições ambientais adversas (Bobilioff, citado por Rocha Neto et al., 1983).

Em folhas de seringueira, a cutícula inferior apresenta formações rugosas e, sobretudo, maiores, nas áreas estomáticas. Medri & Lleras (1983) observaram que tais rugosidades foram mais pronunciadas em plantas dos clones P 10, IAN 6484 e IAN 717, e muito pouco no clone IAC 222.

Em condições de casa de vegetação, plantas do clone de seringueira IAN 873 com quatro meses de idade apresentam a alta resistência estomática à difusão de vapor de água, tanto em estado de turgidez quanto em condições de déficit hídrico (Rocha Neto et al., 1983). O estresse hídrico reduziu a atividade de processos fisiológicos, como fotossíntese líquida, resistência estomática, respiração e acúmulo de clorofila, durante a ontogenia foliar de plantas de um ano de idade do clone FX 2261 (Bergonci, 1981).

Em plantas do clone IAN 873, as baixas taxas fotossintéticas foram relacionadas com a elevada resistência estomática (Pita, 1984). Nas folhas, o controle da perda de água, trocas gasosas e diferenças no comportamento estomático podem ter relação com a densidade e o tamanho dos estômatos, e com a espessura e cutinização das folhas (Samsuddin, 1980). A diminuição do potencial hídrico foliar reduz a assimilação de CO<sub>2</sub>, por causa do fechamento dos estômatos e da redução do crescimento. As grandes variações na fotossíntese

líquida, entre as plantas de clones malaios de seringueira, foram causadas por variações genotípicas (Samsuddin & Impens, 1979a,b).

Por outro lado, comparações entre as variáveis fisiológicas de uma folha com as de outra folha podem ser rotineiramente mascaradas por variações de genótipo, idade foliar e histórico do ambiente, bem como do período do dia em que as medições são efetuadas (Pita, 1984). Além disso, vários processos de controle interno modificam a atividade fotossintética em várias partes da mesma folha (Cavalcante & Conforto, 2002; Coutinho & Conforto, 2001). Assim, esse somatório de variáveis dificulta a interpretação dos estudos fisiológicos.

### **2.2.3 Características anatômicas**

De acordo com Coutinho & Conforto (2001), o limbo foliolar de plantas jovens de seringueira apresenta-se diferenciado em epiderme superior, parênquima lacunoso, parênquima paliçádico e epiderme inferior. Plantas de seringueira apresentam estômatos apenas na epiderme abaxial e a densidade é variável em função das espécies e de seus híbridos interespecíficos (Samsuddin & Impens, 1979a; Samsuddin, 1980; Medri & Lleras, 1980, 1981). Contudo, em folhas jovens, os estômatos ainda não são funcionais e, morfologicamente, as estruturas internas dos folíolos apresentam-se bem compactas, o que reduz a perda de água (Albert et al., 1975).

Segundo Pita (1984), em plantas irrigadas de *H. brasiliensis* (IAN 873) e *H. pauciflora*, as espessuras de mesófilo, parênquimas paliçádico e lacunoso e folíolo aumentam com a idade da folha, enquanto a espessura da epiderme se reduz. Nas duas espécies estudadas ocorreu diferença de desenvolvimento na formação dos vários tecidos foliares, porém, em ambos os tratamentos (com e sem déficit hídrico), *H. pauciflora* apresentou maior espessamento de epiderme, lâmina foliolar e tecidos paliçádico e lacunoso, evidenciando características anatômicas mais adequadas para prevenir a perda de água.

A espessura do parênquima paliçádico em folíolos diplóides em clones de seringueira apresentou diferenças significativas ao ser comparada com a de folíolos com características poliplóides, havendo um incremento de 80% do diplóide para o poliplóide. O parênquima lacunoso, em termos de espessura, não apresentou diferenças significativas quando comparado com folíolos diplóides e folíolos com características poliplóides (Lleras & Medri, 1978).

Medri & Lleras (1980) verificaram um aumento da densidade estomática em seringueira à medida que aumentava a altura da folha na planta de onde se coletava o material para estudo. Martins et al. (1993), por sua vez, constataram uma variação nas diferentes regiões da folha e verificaram a presença de maior número de estômatos na região mediana foliolar em plantas de seringueira de maior idade (quatro anos e meio), com uma densidade média de 597 e 491 estômatos/mm<sup>2</sup> para as plantas dos clones RRIM 600 e GT 1, respectivamente.

Coutinho & Conforto (2001) constataram diferenças significativas entre a espessura do limbo foliolar e o número estomático nos clones RRIM 600, RRIM 701, GT 1, PB 235 e IAN 873, em condições de campo em São José do Rio Preto. Mas, a frequência estomática só se correlacionou com restrição na taxa de transpiração para o clone RRIM 701. A densidade e o tamanho destes estômatos são usualmente correlacionados negativamente. Assim sendo, a velocidade de fechamento dos estômatos é mais importante ao escape à desidratação do que suas diferenças em tamanho e frequência (Kozłowski, 1972).

Samsuddin (1980) observou grande sobreposição nos valores das densidades estomáticas para sete espécies de *Hevea*, incluindo quatro clones de *H. brasiliensis*, tendo encontrado a maior sobreposição para RRIM 600, cujo número médio de estômatos foi de 465,09/mm<sup>2</sup>, bastante superior ao verificado por Coutinho & Conforto (2001) na parte mediana do folíolo central, nos clones

IAN 873 (207,3/mm<sup>2</sup>), RRIM 701 (203,3/mm<sup>2</sup>), GT 1 (239,8/mm<sup>2</sup>), RRIM 600 (247,5/mm<sup>2</sup>) e PB 235 (275,8/mm<sup>2</sup>).

#### **2.2.4 Clorofilas e antocianinas**

Estudos realizados por Pita (1984), em *H. brasiliensis* (IAN 873) e *H. pauciflora*, mostraram que, durante a ontogenia, os teores de clorofila *a* e a relação *a/b* aumentaram com a idade da folha, enquanto a clorofila *b* diminuiu até o 20º dia e, em seguida, aumentou com a idade da folha em ambas as espécies, em plantas irrigadas. A razão clorofila *a/b* sofreu variações significativas com a deficiência hídrica do solo e com a idade foliar, demonstrando que tanto a síntese como a degradação da clorofila *a* foram influenciadas pelo baixo potencial hídrico foliar.

O acúmulo de clorofila em plantas do clone FX 2261 apresentou-se como bifásico (dupla sigmóide), tendo a fase I se situado entre os dias zero e 20 após a emergência foliar, e a fase II, do 20º dia até a maturidade (Bergonci, 1981). O acúmulo de clorofila durante a segunda fase, que começou a partir do 20º dia, duplicou o teor de clorofila, aumentando até os 40 dias, entrando, em seguida, numa fase estacionária até os 70 dias após a emergência foliar. Pita (1984) verificou que o acúmulo de clorofila em dupla sigmóide só foi observado quando o teor de clorofila foi expresso com base na área foliar ou na matéria fresca, em tratamentos com plantas de seringueira irrigadas.

Em seringueira, os teores de clorofila podem decrescer, mesmo sob condições de déficit hídrico moderado. Neste caso, é possível que o “turnover” da clorofila, ou seja, a relação síntese/degradação seja alterada, e decréscimos no potencial hídrico foliar possam provocar redução na taxa de síntese e ou aumento na taxa de degradação de clorofila (Bergonci, 1981).

A grande quantidade de antocianinas nas folhas jovens de diversas plantas tropicais vem despertando a atenção de alguns pesquisadores. Os clones

de seringueira, em sua maioria mostram, nas folhas jovens, elevado teor de pigmentos antociânicos. Esses pigmentos perduram até o estágio B2, atingindo valores mínimos após o 20º dia de idade dos folíolos (Moraes, 1985). Os teores de antocianinas encontrados em grande quantidade em folhas jovens de plantas de seringueira têm sido associados com a suscetibilidade das folhas ao fungo *Microcyclus ulei*.

Segundo Pita (1984), os teores de antocianinas presentes nos folíolos jovens de plantas seringueira são acumulados na camada inferior das células do mesofilo. As antocianinas existentes em maior quantidade nestas células de plantas de seringueira são a peargonidina e a quercetina. São insuficientes as informações sobre a concentração e a função das antocianinas durante a formação foliar. Entretanto, sabe-se que a quantidade de antocianinas nas folhas depende mais de fatores genéticos que do ambiente.

O teor de antocianinas em relação à idade foliar de plantas de seringueira apresenta uma taxa de degradação e ou diluição exponencial, verificando-se uma queda brusca no teor destes pigmentos até o 20º dia após a emergência foliar e com concentrações mínimas no quadragésimo dia (Moraes, 1985; Pita, 1984). Essa queda no teor antocianinas é, provavelmente, consequência da sua degradação para formação de compostos fenólicos. Foi verificado também que, durante os primeiros 20 dias de desenvolvimento foliar, o estresse hídrico acelerou a taxa de degradação dos pigmentos antociânicos em ambas as espécies de *H. pauciflora* e *H. brasiliensis* (Pita, 1984).

A resistência de espécies vegetais a patógenos específicos, causada pelo acúmulo de substâncias fungitóxicas – especialmente compostos fenólicos –, foi estudada por alguns pesquisadores como possível solução para as suas suscetibilidades (Biehn et al., 1968; Kosuge, 1969; Pita, 1984). A presença e o efeito de substâncias fenólicas tóxicas a *Microcyclus ulei* em folhas de clones de seringueira, IAN 710, resistente e GA 1126, suscetível, foram estudados por

Figari (1965), que verificou ser inibida a germinação dos conídios em extratos de folhas de plantas resistentes.

Pita (1984) constatou que a resistência da seringueira (*Hevea* spp.) à infecção por *M. ulei* parece estar associada à variação do teor de fenóis em suas folhas. No clone P10 (*H. pauciflora*), considerado resistente, as plantas apresentaram elevado conteúdo inicial de fenóis totais, o qual aumentou após a inoculação com o fungo *M. ulei*, constituindo uma vantagem para possível defesa contra a colonização pelo patógeno. Os clones FX 25 e FX 2804 (*H. brasiliensis*) apresentaram baixo teor inicial de fenóis, o que demonstrou serem eles suscetíveis ao ataque do patógeno, que completavam todo o ciclo em suas folhas. Ainda conforme este autor, a concentração inicial de antocianinas parece ser inversamente proporcional ao teor de fenóis. A concentração de clorofila diminui nos clones suscetíveis infectados, promovendo a diminuição da produção de fotoassimilados e, conseqüentemente, a redução da produção da seringueira. A síntese de flavonóides depende da fotossíntese e do metabolismo dos carboidratos que controlam a síntese de antocianina (Creasy, 1968).

O melhoramento da seringueira, visando estudos com pigmentos ou outros metabólitos, como, por exemplo, o aumento do teor de fenóis em suas folhas, possibilitaria o aumento da resistência a patógenos e, conseqüentemente, da produtividade nas áreas tradicionais e evitaria que as próprias áreas de escape viessem a apresentar a doença (Pita, 1984).

### **2.3 Trocas gasosas e deficiência hídrica**

Uma vez que a fotossíntese contribui com cerca de 90% do peso da matéria seca total da planta, presume-se que existe uma correlação entre fotossíntese líquida e produção de matéria seca (Ozbun, 1978). Sendo assim, devido ao fato da taxa de produção de matéria seca variar com a cultivar, isto significa que as trocas gasosas de CO<sub>2</sub> podem também variar com o cultivar.

Entretanto, variações na taxa de trocas de CO<sub>2</sub> em seringueira têm sido mostradas por vários autores (Dey et al., 1995; Devakumar et al., 1998; Krishna et al., 1991; Nataraja & Jacob, 1999). Em geral, porém, a hereditariedade de trocas gasosas de CO<sub>2</sub> tem sido baixa e tem dificultado pesquisas em programa de melhoramento (Ozbun, 1978).

Diferenças extremas em taxas fotossintéticas podem ser evidentes apenas durante períodos de estresse, quando carboidratos estão sendo transportados para serem armazenados ou para dentro de órgãos reprodutivos, ou durante a senescência (Ozbun, 1978). Quick et al. (1989), trabalhando com trigo, mostraram que o comportamento estomático nem sempre é a causa direta das variações da fotossíntese em plantas submetidas a condições adversas. Outros fatores, como diminuição na atividade das enzimas de fixação e redução do carbono, podem causar decréscimos na taxa assimilatória líquida.

Cavalcante & Conforto (2002) observaram que, no período úmido, os valores das trocas gasosas não diferiram significativamente entre os clones RRIM 600, GT 1, RRIM 701, IAN 873 e PB 235, os quais apresentaram valores médios de 9,45 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  para a taxa fotossintética, 3,84 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  para a taxa de transpiração e 0,096 $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  para a condutância estomática. Diferenças entre os valores de trocas gasosas ocorreram apenas no período seco, com redução mais acentuada para PB 235. Considerando o conjunto dos caracteres analisados, o desempenho dos clones IAN 873 e RRIM 600 foi superior, enquanto que o do clone PB 235 apresentou-se inferior.

Coutinho & Conforto (2001) compararam cinco clones de seringueira (RRIM 600, RRIM 701, GT 1, PB 235 e IAN 873) quanto a desenvolvimento vegetativo, anatomia foliar e monitoração das trocas gasosas, em condições de campo. Observaram que os valores médios da taxa fotossintética, ao redor de 7 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , não diferiram significativamente entre os clones. Excetuando

RRIM 701, a condutância estomática ficou próxima de  $0,070\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  e a taxa transpiratória em torno de  $2,70\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

Em plantas de seringueira irrigadas, Rocha Neto et al. (1983) verificaram que as progênies do clone IAN 717 exibiram maiores taxas de fotossíntese líquida ( $9,5\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), em relação ao clone IAN 873 ( $7,0\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). De acordo com esses autores, é possível que o déficit hídrico foliar e a diminuição da transpiração tenham provocado um excessivo aquecimento dos folíolos dos clones IAN 717 e IAN 873, concorrendo, deste modo, para a queda das taxas de fotossíntese líquida. De modo geral, o movimento estomático, em resposta ao estado hídrico das folhas, foi o principal controlador da troca de  $\text{CO}_2$ , determinando, desse modo, as taxas de fotossíntese líquida obtidas. Resultados obtidos por Samsuddim & Impens (1978a,b) mostraram que plantas túrgidas de seringueira dos clones PB 5/51 e GT 1 apresentaram taxas fotossintéticas de  $7,5\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  e  $8,5\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , respectivamente.

Devakumar et al. (1998) verificaram que em condições normais (350 ppm  $\text{CO}_2$ ), antes da exposição à elevada concentração de  $\text{CO}_2$ , plantas dos clones RRII 105 e GT 1 apresentaram taxas de fotossíntese líquida de 7,9 e  $8,2\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , respectivamente. No entanto, quando expostas a 700 ppm de  $\text{CO}_2$  e posteriormente retiradas para condições normais, as taxas de fotossíntese líquida das plantas foram reduzidas, em ambos os clones estudados.

Nataraja & Jacob (1999), avaliando as diferenças fotossintéticas entre clones de seringueira, verificaram uma variação nas taxas de fotossíntese líquida entre  $10,8\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  a  $14,7\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

Nugawela & Aluthhewage (1990) compararam a assimilação de  $\text{CO}_2$  em seringais adultos, submetidos ou não a sangria e observaram que houve um decréscimo na taxa fotossintética nas árvores sangradas. Durante o processo de sangria, além da extração de sacarose, ocorre uma lixiviação de nutrientes inorgânicos, como  $\text{Mg}^{+2}$ ,  $\text{Ca}^{+2}$  e K, proteínas e água, resultando numa

diminuição na atividade da Rubisco e outras enzimas, além da diminuição na taxa de transporte, afetando assim a assimilação de CO<sub>2</sub>.

Samsuddin et al. (1987) avaliaram a assimilação de CO<sub>2</sub> com analisador de gás por infravermelho (IRGA), em plantas de seringueira cultivadas em sacos plásticos e mantidas em condições controladas, e verificaram que não houve correlação significativa entre taxa fotossintética e produção precoce. Segundo Dey et al. (1995), uma das possíveis explicações para este fato estaria na correlação negativa entre a assimilação de CO<sub>2</sub> e a área foliar. Entretanto, Sondahl et al. (1976) compararam as taxas fotossintéticas de espécies de *Coffea arabica* e *Coffea canephora* e constataram que as taxas fotossintéticas mais elevadas foram encontradas em plantas de *C. arabica*, consideradas as mais produtivas.

Nugawela et al. (1995a) demonstraram que a assimilação de CO<sub>2</sub> em folhas sombreadas foi significativamente inferior àquelas mantidas a pleno sol. No entanto, mesmo sob sombreamento, estas folhas contribuíram significativamente para a produção total de matéria seca da planta. Senevirathna et al. (2003) verificaram taxa de fotossíntese líquida média de aproximadamente 16 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> em plantas controle, cultivadas em pleno sol com DFFFA de cerca de 2000 μmol m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>.

Diferenças significativas nas taxas de fotossíntese líquida entre genótipos de *Hevea* têm sido observadas, mesmo em plantas em boas condições hídricas (Samsuddin & Impens, 1978a,b). A resistência do mesófilo à difusão de CO<sub>2</sub> é de três a sete vezes maior que a resistência estomática à difusão deste gás. Contudo, a resistência do mesófilo apresenta pouca variação entre os clones, quando comparada com a resistência estomática.

Os resultados obtidos por Samsuddin & Impens (1978a,b) indicam que as variações nas resistências estomática e mesofílica em clones de seringueira é fator de grande importância para maior ou menor eficiência no uso de água.

Segundo Coutinho & Conforto (2001), as plantas do clone RRIM 701 apresentaram menores taxas de transpiração e igual taxa fotossintética para um mesmo grau de abertura estomática, em plântulas crescidas sob condições de campo, sugerindo uma maior eficiência no uso da água. Esta eficiência é considerada como a relação entre o número de moles de CO<sub>2</sub> assimilados para cada mol de molécula de água perdida por transpiração.

Resultados conclusivos sobre os valores de eficiência no uso de água também foram obtidos em plântulas dos clones IAN 717 e IAN 873, a partir da relação entre fotossíntese líquida e transpiração (Rocha Neto et al., 1983). As plantas do clone IAN 717 foram mais eficientes na utilização de água do que as do IAN 873, porquanto, com menores teores relativos de água, mostraram maior eficiência no uso de água. Segundo os autores, isto, em parte, foi devido às maiores taxas fotossintéticas apresentadas pelo IAN 717, mesmo quando as trocas gasosas foram diminuídas pelo fechamento parcial dos estômatos, ocasionado pelo déficit de água na folha. De acordo com Medri & Lleras (1983), a resistência estomática representa entre 40% e 50%, em magnitude de importância, quanto à resistência à desidratação e à seca.

Os principais aspectos avaliados para se analisar a tolerância da planta a déficit hídrico elevado, principalmente sob baixa disponibilidade de água no solo, referem-se à sensibilidade estomática às trocas gasosas e à capacidade de manter alto teor hídrico na folha e suportar a desidratação imposta pelo ambiente adverso. Tais aspectos resumem-se à medida da resistência oferecida pelos estômatos a estas trocas gasosas e pela análise do potencial da água na folha (Brunini & Cardoso, 1998).

Quando submetidas a um desequilíbrio hídrico, as plantas apresentam diferentes tipos de respostas: fechamento precoce dos estômatos com redução de fotossíntese, desenvolvimento de mecanismos adaptativos para suportar as alterações na turgescência por meio de osmoreguladores ou, mesmo, recorrer a

outros tipos de mecanismos (Corrêa et al., 1987). Embora a redução na taxa de perda de água possa representar uma vantagem imediata para prevenir a desidratação do tecido, ela pode, no entanto, afetar diretamente o balanço de calor sensível sobre o vegetal, a absorção de CO<sub>2</sub> e, conseqüentemente, a taxa fotossintética (Brunini & Cardoso, 1998).

Conceição et al. (1985) observaram que o potencial hídrico de folha de seringueira decresce linearmente com a diminuição do potencial hídrico do solo, da mesma maneira que a taxa fotossintética e a condutância estomática. Castro & Virgens (1986) verificaram amplas variações de potencial hídrico foliar no decorrer do dia, em plantas do clone RRIM 600 com cinco anos de idade, durante o período seco. Pela manhã, o potencial hídrico foliar mostrou-se mais baixo na parte superior da árvore (-1,30 MPa) do que na parte inferior (-0,72 MPa). No turno da tarde, o potencial hídrico foliar na região superior da árvore (-0,72 MPa) foi maior que na região inferior (-0,87 MPa). As variações de potencial hídrico foliar no perfil da copa foram maiores durante a manhã do que à tarde.

A seringueira apresenta alta sensibilidade estomática ao déficit hídrico. Em plantas com um ano de idade, submetidas a ciclo de tensão hídrica no solo, observou-se que o potencial hídrico das folhas durante o dia era regulado pela resistência dos estômatos à difusão da água (Resnik & Mendes, 1979). Segundo Martins et al. (1993), as características da copa da seringueira são importantes no equilíbrio hídrico da árvore, uma vez que as superfícies de transpiração são determinadas pela área foliar e a taxa transpiratória está relacionada com a organização espacial das folhas, determinante do microclima no interior da copa. Seus estudos mostraram que as plantas do clone GT 1 possuem taxas transpiratórias inferiores às dos clones RRIM 600 e C 228, tendo as maiores reduções na turgescência relativa sido observadas no clone C 228, as quais

foram explicadas pelo maior índice de área foliar e, conseqüentemente, pela maior superfície total transpirante apresentada em relação aos demais clones.

O fechamento estomático prematuro, em face de déficits hídricos relativamente suaves, provoca um bloqueio parcial ou total não só à perda de água, como também à entrada de CO<sub>2</sub> (Resnik & Mendes, 1979; Rocha Neto et al., 1983). Isto pode reduzir o esfriamento da folha, devido à menor dissipação de calor latente. O resultado pode ser um aumento da temperatura foliar a níveis bastante elevados, com previsíveis efeitos sobre os processos redutivos e oxidativos do metabolismo do carbono (Conceição et al., 1985).

Medri & Lleras (1983) observaram correlações inversas entre resistências em folhas de seringueira com maiores déficits hídricos. Os menores valores de transpiração foram verificados em casa de vegetação, em comparação aos obtidos em condições de campo, devido à ação de fatores abióticos, como menor radiação, menor ventilação, maior temperatura e maior umidade relativa do ar. Tais fatores aumentaram a resistência estomática, diminuindo sensivelmente as perdas de água, constituindo-se em prevenção a condições adversas.

Em seringueira, Rocha Neto et al. (1983) observaram que as plantas, quando túrgidas, apresentam taxas transpiratórias aparentemente elevadas, sugerindo que, nestas condições, elas se apresentam como uma espécie consumidora de água. Entretanto, estes valores representam, apenas, cerca de 15% a 20% da taxa de evaporação de uma superfície livre, determinada sob as mesmas condições, proporcionando a transpiração relativa consideravelmente baixa. Este fato deve estar relacionado com a espessa camada cuticular que a seringueira apresenta, bem como com o fechamento estomático prematuro.

Gomes & Kozlowski (1988) encontraram taxas de transpiração maiores em clones de seringueira, quando comparados com clones de cacau. O declínio diário da taxa transpiratória e da condutância estomática de ambas as espécies

pode estar associado com a progressiva desidratação da folha, que conduz ao fechamento parcial dos estômatos. Tal desidratação foliar ocorre porque a resistência à remoção de água de tecidos túrgidos pela transpiração é menor que a resistência à absorção por meio das raízes.

#### **2.4 Aspectos anatômicos**

Lleras & Medri (1978) postularam várias hipóteses sobre a provável interpretação de caracteres anatômicos, à luz de evidências fisiológicas e ecológicas. Mais tarde, Medri & Lleras (1983), por meio de análises de regressão linear, evidenciaram uma alta dependência entre as características fisiológicas e as anatômicas, estando a fotossíntese líquida correlacionada diretamente com as seguintes características anatômicas: resistência do mesofilo, índice de eficiência hídrica (corrigida ou não pela resistência do mesofilo), comprimento e volume de células crivadas, e diâmetro de laticíferos de pecíolo e de caule. Verificaram uma estreita correlação entre a estrutura da folha e seu comportamento, indicando que a anatomia pode ser utilizada eficientemente como indicador de tolerância à desidratação, eficiência fotossintética e, conseqüentemente, produtividade. Ainda de acordo com esses autores, as características anatômicas e fisiológicas não devem ser analisadas isoladamente para diagnosticar e ou compreender mecanismos de plantas de seringueira em determinadas regiões, mas sim pelas inter-relações das duas áreas de estudos. Os índices de correlação significativos, encontrados entre as características anatômicas e fisiológicas em clones de seringueira, mostraram que estes caracteres podem ser utilizados como informação valiosa na caracterização e escolha de plantas mais adaptadas.

Samsuddin & Impens (1978a,b), correlacionando resistência estomática e número de estômatos de plantas quatro diferentes clones de seringueira, encontraram maiores resistências difusivas em plantas do clone que apresentou

maior número de estômatos. Medri & Lleras (1983) observaram, em plantas dos clones de seringueira P10 e IAN 6484, os maiores valores de resistência estomática, os quais apresentaram também mais estômatos por unidade de área. No entanto, a baixa densidade estomática não justificou os resultados obtidos para a elevada resistência estomática (Lleras & Medri, 1978; Medri & Lleras, 1980).

Gomes & Kozlowski (1988) observaram que a eficiência na transpiração relaciona-se com a densidade estomática e com a capacidade regulatória desses poros, nem sempre existindo correspondência entre ambos. Em plantas jovens do clone RRIM 701, foi constatada uma boa correlação entre quantidade de estômatos e transpiração (Coutinho & Conforto, 2001). Entretanto, em estudos realizados por Samsuddin (1980), com plantas de 11 clones de *Hevea* (sendo quatro de *H. brasiliensis*), nenhuma correlação foi verificada entre tais características.

De acordo com Medri & Lleras (1983), plantas do clone IAC 222 registraram as maiores taxas fotossintéticas e transpiratórias e as menores resistências estomáticas, em períodos críticos de déficit hídrico, apresentando estômatos maiores e pouco numerosos, enquanto o clone P10 registrou as menores taxas transpiratórias e fotossintéticas, apresentando estômatos menores e mais numerosos. Correlações entre caracteres anatômicos e morfológicos de folhas mostraram que a maior espessura da lâmina foliolar, o maior tamanho das células e o maior número de elementos de xilema dariam maior capacidade de resistência a condições extremas de seca, atuando como mecanismo tampão ou aumentando a capacidade de transporte de água (Medri & Lleras, 1980).

Diferenças significativas foram verificadas em plantas do clone IAN 717 entre as áreas de células (excluindo estômatos) epidérmicas de folíolos com características diplóides e poliplóides, tanto superiores quanto inferiores (Lleras & Medri, 1978). Epidermes de folíolos diplóides ou epidermes com

características diplóides de folíolos poliplóides apresentam diferenças altamente significativas ao serem comparadas com epidermes que apresentaram característica poliplóide. O número de estômatos em epidermes com características diplóides foi, aproximadamente, duas vezes o apresentado por epidermes poliplóides. Os estômatos de epidermes com características poliplóides apresentaram comprimentos significativamente superiores, equivalendo, em média, a um incremento de quase 50% em comprimento.

Diferenças significativas foram constatadas por Coutinho & Conforto (2001) entre plântulas dos clones de seringueira RRIM 600, RRIM 701, IAN 873, GT 1 e PB 235 em condições de campo, para as características de espessura do limbo e dos parênquimas clorofilianos. Quanto à espessura do limbo, os clones RRIM 701, GT 1 e PB 235 apresentaram os maiores valores em relação aos demais. No entanto, o parênquima lacunoso mostrou-se mais desenvolvido em relação ao paliádico em todos os clones.

De acordo com Coutinho & Conforto (2001), a espessura foliolar em seringueira parece ser influenciada pela idade da planta. Estes autores, trabalhando com plântulas de clones de um ano de idade, oriundas de sementes, verificaram uma faixa de valores para espessura foliar um pouco superiores a 100 $\mu$ m. No entanto, em plantas enxertadas de clones de um ano de idade, foram encontrados valores para espessura do limbo variando entre 190 e 210 $\mu$ m (Paiva et al., 1983). Conforme Medri & Lleras (1980), a espessura foliolar é condicionada por fatores como o local de cultivo e a altura da coleta e, quanto mais alta estiver a folha coletada, maior será a espessura do limbo. Alguns autores consideram que a espessura foliar deve ser considerada na seleção de plantas mais produtivas (Gonçalves et al., 1982; Paiva et al., 1983).

A determinação da região da folha que apresenta maior densidade estomática é de grande importância nos estudos de trocas gasosas. De acordo com Coutinho & Conforto (2001), para plantas dos clones IAN 873 e RRIM

701, qualquer região da folha poderia ser utilizada, enquanto em GT 1, RRIM 600 e PB 235, a região mediana seria a ideal, pois contém maior número de estômatos. Essa precaução se faz necessária, pois, embora a relação entre o número estomático e a eficiência do seu funcionamento não sejam muito evidentes, a manutenção do controle hídrico, via número estomático, é bastante significativa (Martins et al., 1993; Medri & Lleras, 1983; Resnick & Mendes, 1979), já que o aparelho estomático da seringueira é bastante sensível às mudanças ambientais.

Em trabalho realizado com diferentes sistemas de cultivo em Lavras, MG, Oliveira et al. (2004) verificaram que o número de estômatos/mm<sup>2</sup> nas plantas do clone GT 1 foi significativamente superior ao encontrado em plantas do clone PB 235, no sistema de monocultivo. No entanto, as plantas do clone PB 235 no sistema de consórcio apresentaram um maior número de estômatos em relação às plantas em monocultivo.

Variações significativas entre plantas dos clones diplóides e poliplóides, com menores valores de densidade estomática para os últimos, também foram verificadas por Medri & Lleras (1981). Mesmo entre plantas de clones diplóides, existem variações entre os clones e dentro de plantas do mesmo clone, que podem ser decorrentes da idade foliar e do local de amostragem da folha (Gomez & Hamzah, 1980).

Martins & Zieri (2003) realizaram estudos comparativos na anatomia e morfologia foliar entre os clones RRIM 600 e GT 1 de seringueira sob as mesmas condições edafoclimáticas, em Votuporanga, SP e verificaram que não houve diferenças relativas a espessura de células epidérmicas, espessura e número de camadas do parênquima lacunoso, para o comprimento e para a maior largura do limbo foliolar. Porém, houve variação para a espessura das células do parênquima paliádico, tendo o clone GT 1 apresentado maior

espessura em relação ao RRIM 600. O clone GT1 apresentou também maior número de estômatos em relação ao RRIM 600, porém, com menor tamanho.

## 2.5 Fluorescência

Estudos sobre a fluorescência da clorofila têm sido uma outra alternativa para avaliar o comportamento fotossintético das plantas, com análises não-destrutivas, estimulando assim as pesquisas em processos reguladores da fotossíntese. A indução da fluorescência rápida pode ser interpretada em termos de mudanças no *quenching* fotoquímico, o qual é determinado pelo estado dos centros de reação. Quando todos os centros de reação estão abertos, ou seja, o primeiro acceptor de elétrons estável do fotossistema II ( $Q_A$ ) está completamente oxidado, observa-se a fluorescência inicial ( $F_0$ ), ao passo que a fluorescência máxima ( $F_m$ ) é encontrada quando os centros de reação estão fechados, ou seja,  $Q_A$  completamente reduzido. A relação  $F_v/F_m$ , em que  $F_v = F_m - F_0$  é considerada proporcional à produção de *quantum* da fotoquímica (PSII) e mostra um alto grau de correlação com a produção de *quantum* da fotossíntese líquida. Conforme Björkman & Demmig (1987), a relação  $F_v/F_m$  para uma grande variedade de espécies corresponde a valores entre 0,800 e 0,833.

Oliveira (1995), acompanhando a fotossíntese líquida e a cinética de emissão de fluorescência da clorofila *a* de plantas de café (*Coffea arabica* L), observou que o tratamento de suspensão da irrigação, com referência ao período de medição relativo à maior condutância estomática (8h às 9h:30 min.), não afetou a assimilação de  $CO_2$  (fase bioquímica) nem a atividade dos fotossistemas PSII e PSI (fase fotoquímica); porém, com o tempo de suspensão da irrigação, houve uma queda na fotossíntese líquida.

Lima (1998) observou, em plantas de seringueira, um declínio na relação  $F_v/F_m$  (0,76) ao meio-dia, resultante da redução dos valores de  $F_m$ , sem quaisquer variações em  $F_0$ . A estabilidade em  $F_0$  sugere, segundo Matta (1995),

distúrbios seletivos nos centros de reação do fotossistema II (PSII), uma vez que efeitos sobre as antenas modificariam, simultaneamente, a amplitude de  $F_m$  e  $F_o$ . Em outras palavras, o decréscimo de  $F_m$  sem alteração de  $F_o$  deve ser atribuído a incrementos na dissipação de energia térmica por centros de reação inativos do PSII (Van Wijk & Krause, 1991), servindo como uma resposta adaptativa à alta temperatura e à radiação, o que explica a manutenção das taxas fotossintéticas, mesmo sob declínio da relação  $F_v/F_m$  (Lima, 1998).

### 3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRIDATA. **Agricultura:** seringueira. Disponível em:  
<<http://www.agridata.mg.gov.br/sering.htm>>. Acesso em: 23 nov. 2004.
- ALBERT, R. S.; FISCUS, E. L.; NAYLOR, A. W. The effects of stress on the development of photosynthetic apparatus in greening leaves. **Plant Physiology**, Amsterdam, v. 55, n. 2, p. 317-321, Feb. 1975.
- BERGONCI, J. I. **Estudos ecofisiológicos relacionados com o balanço de CO<sub>2</sub> durante a ontogenia foliar em (*Hevea brasiliensis* Müell. Arg.)**. 1981. 53 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.
- BIEHN, W. L.; WILLIAMS, E. B.; KUC, J. Fungitoxicity of phenols accumulating in *Glycine max* – fungi interactions. **Phytopathology**, St. Paul, v. 58, n. 9, p. 1261-1264, Sept. 1968.
- BJÖRKMAN, O.; DEMMIG, B. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. **Planta**, New York, v. 170, n. 2, p. 489-504, June 1987.
- BROUWER, R. Distribution of dry matter in plant. **Netherland Journal of Agricultural Sciences**, Amsterdam, v. 10, p. 361-375, 1962.
- BRUNINI, O.; CARDOSO, M. Efeito do déficit hídrico no solo sobre o comportamento estomático e potencial da água em mudas de seringueira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 33, n. 7, p. 39-48, jun. 1998.
- CAMARGO, A. P.; CARDOSO, R. M. G.; SCHMIDT, N. C. Comportamento do mal-das-folhas da seringueira nas condições do planalto. **Bragantia**, Campinas, v. 26, p. 1-8, 1967. Único.
- CASCARDO, J. C. M.; OLIVEIRA, L. E. M.; SOARES, A. M. Disponibilidade de água e doses de gesso agrícola nas relações hídricas de seringueira. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Londrina, v. 5, n. 1, p. 31-34, jun. 1993.
- CASTRO, P. R. C.; VIRGENS, A. C. Fisiologia da seringueira. In: SIMPÓSIO SOBRE A CULTURA DA SERINGUEIRA NO ESTADO DE SÃO PAULO, 1986, Piracicaba. **Anais...** . Campinas: Fundação Cargill, 1986. p. 253-270.

CAVALCANTE, J. R.; CONFORTO, E. C. Desempenho de cinco clones jovens de seringueira na região do Planalto Ocidental paulista. **Bragantia**, Campinas, v. 61, n. 3, p. 237-245, 2002.

CONCEIÇÃO, H. E. O.; OLIVA, M. A.; LOPES, N. F. Resistência à seca em seringueira. II. Crescimento e partição de assimilados em clones submetidos a déficit hídrico. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 21, n. 2, p. 141-153, fev. 1986.

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

CORRÊA, A. F. F.; RANZANI, G.; FERREIRA, L. G. R. Relações entre o déficit hídrico e alguns processos fisiológicos e bioquímicos em quatro clones de seringueira. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 16-17, p. 3-12, 1987. Único.

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

CREASY, L. L. The increase in phenylalanine ammonia-lyase activity in strawberry leaf disks and its correlation with flavonoid synthesis. **Phytochemistry**, Oxford, v. 7, p. 441-446, 1968.

DICKMANN, D. I. Chlorophyll, ribulose-1,5-diphosphate carboxylase, and Hill reaction activity in developing leaves of *Populus deltoides*. **Plant Physiology**, Rockville, v. 48, n. 2, p. 143-145, Aug. 1971.

DEVAKUMAR, A. S.; SHESHA SHAYEE, M. S.; UDAYAKUMAR, M.; PRASAD, T. G. Effect of elevated CO<sub>2</sub> concentration on seedling growth rate and photosynthesis in *Hevea brasiliensis*. **Journal of Biosciences**, Bangalore, v. 23, n. 1, p. 33-36, Mar. 1998.

DEY, S. K.; SOBHANA, P.; SETHURAJ, M. R.; VIJAYAKUMAR, K. R. Photosynthetic rate and its relation with leaf characteristics in seedlings of *Hevea brasiliensis*. **Indian Journal of Natural Rubber Research**, Kottayam, v. 8, n. 1, p. 66-69, 1995.

FIGARI, A. Substâncias fenólicas tóxicas al hongo *Dothidella ulei* em folhas de clones de *Hevea brasiliensis*. **Turrialba**, San José, v. 15, n. 2, p. 103-110, apr./jun. 1965.

GAMEIRO, A. H. Importação e produção de borracha natural no Brasil. **Cepea**, 1992 a 2002. Disponível em: <[www.cepea.esalq.usp.br](http://www.cepea.esalq.usp.br)>. Acesso em: 02 dez. 2003.

GASPAROTTO, L.; SANTOS, A. F.; PEREIRA, J. C. R.; FERREIRA, F. A. **Doenças da seringueira no Brasil**. Brasília: EMBRAPA, 1997. 168 p.

GOMES, A. R. S.; KOZLOWSKI, K. K. Stomatal characteristics, leaf waxes and transpiration taxes of *Theobroma cacao* and *Hevea brasiliensis* seedling. **Annals of Botany**, London, v. 64, n. 4, p. 425-432, Apr. 1988.

GOMEZ, J. B.; HAMZAH, S. B. Variations in leaf morphology and anatomy between clones of *Hevea*. **Journal of the Research Institute of Malaysia**, Kuala Lumpur, v. 28, n. 2, p. 157-172, 1980.

GONÇALVES, P. S.; PAIVA, J. D.; TRINDADE, D. R.; VALOIS, A. C. C.; VIÉGAS, I. J. M. Comportamento preliminar de alguns clones de seringueira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 17, n. 10, p. 1447-1456, out. 1982.

HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A.; TOMLINSON, P. B. **Tropical trees and forest**. Berlim: Springer-Verlag, 1978. 441 p.

IAC. **RRIM 600**: Importância da cultura. [Online]. Disponível em: <<http://www.iac.br/~rrim600/importcult.htm>>. Acesso em: 16 nov. 2003.

KOSUGE, E. T. The role of phenolics in host response to infection. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v. 7, p. 195-225, 1969.

KOZLOWSKI, T. T. Shrinking and swelling of plant tissue. In: KOZLOWSKI, T. T. **Water deficits and plant growth**. New York: Academic Press, 1972. v. 3, p. 1-64.

KRISHNA, T. M.; BHASKAR, C. V. S.; RAO, P. S.; CHANDRASHEKAR, T. R.; SETHURAJ, M. R.; VIJAYAKUMAR, K. R. Effect of irrigation on physiological performance of immature plants of *Hevea brasiliensis* in north Konkan. **Indian Journal of Natural Rubber Research**, Kottayam, v. 4, n. 1, p. 36-45, 1991.

LIMA, D. U. **Avaliação sazonal da produção e do metabolismo do carbono e nitrogênio em plantas de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) cultivadas em Lavras, Minas Gerais.** 1998. 71 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

LIMA, D. U.; OLIVEIRA, L. E. M.; SOARES, A. M.; DELÚ-FILHO, N. Avaliação sazonal da produção de borracha e da dinâmica de carboidratos solúveis em plantas de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) cultivadas em Lavras, Minas Gerais. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 36, n. 3, p. 377-383, jul./set. 2002.

LLERAS, F.; MEDRI, M. F. Comparação anatômica entre folhas diplóides e poliplóides do híbrido *Hevea brasiliensis* x *benthamiana* (IAN 717). **Acta Amazônica**, Manaus, v. 8, n. 4, p. 565-575, dez. 1978.

MARTINS, A. L. C.; CASTRO, P. R.; CORRENTE, J. E.; BERNARDES, M. S. Índice de área foliar, transpiração e turgescência relativa do tronco de cultivares de seringueira. **Revista de Agricultura**, Piracicaba, v. 68, n. 1, p. 43-55, mar. 1993.

MARTINS, B. G. M.; ZIERI, R. Leaf anatomy of rubber-tree clones. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 60, n. 4, p. 709-713, Oct./Dec. 2003.

MATTA, F. M. da. **Desempenho fotossintético do cafeeiro em resposta a tensões abióticas.** 1995. 67 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

MEDRI, E. M.; LLERAS, E. Aspectos da anatomia ecológica de folhas de *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 10, n. 3, p. 463-493, set. 1980.

MEDRI, E. M.; LLERAS, E. Comparação anatômica entre folhas de um cultivar diplóide (IAN 873) e dois cultivares poliplóides (IAC 207, 222) de *Hevea brasiliensis* x *benthamiana* Müell. Arg. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 11, n. 1, p. 35-47, jan./mar. 1981.

MEDRI, E. M.; LLERAS, E. Quantificação e uso de caracteres anatômicos e fisiológicos de folhas na determinação de eficiência hídrica em clones de *Hevea* spp. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 13, n. 2, p. 261-288, abr./jun. 1983.

MIGUEL, A. A.; MESQUITA, A. C.; OLIVEIRA, L. E. M. ; DELÚ-FILHO, N.; ALENCAR, M. A. A. de; PASSERI, G. T.; CUNHA, R. L.; VIANA, A. A.; MILANI, G. L. Avaliação de trocas gasosas entre diferentes clones de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell Arg.) In: CONGRESSO DE PÓS-GRADUAÇÃO DA UFLA, 11., 2002, Lavras. **Resumos...** Lavras, 2002. p. 26-30. 1CD-ROM.

MORAES, V. H. F. **Fisiologia da seringueira.** Belém: SUDHEVEA/FCAP, 1985. 40 p. (Curso de especialização em heveicultura).

MORAES, V. H. F. Organogênese em meristema apical do caule de seringueira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 17, n. 6, p. 893-897, jun. 1982.

NASCIMENTO, E. A. **Comportamento ecofisiológico e produção do cafeeiro (*Coffea arabica* L.) e da seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) em diferentes sistemas de cultivo em Varginha - MG.** 2002. 76 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

NATARAJA, K. N.; JACOB, J. Clonal differences in photosynthesis in *Hevea brasiliensis* Müll. Arg. **Photosynthetica**, Prague, v. 36, n. 1/2, p. 89-98, 1999.

NUGAWELA, A.; ABEYSINGHE, D. C. A.; SAMARASEKERA, R. K. Diurnal variation in gas exchange characters of leaves of *Hevea brasiliensis* exposed to sunlight at different canopy levels and their contribution to dry matter production. **Journal of Rubber Research Institute of Sri Lanka**, Sri Lanka, v. 75, n. 1, p. 1-12, 1995.

NUGAWELA, A.; ALUTHHEWAGE, R. K. The effect of tapping on the CO<sub>2</sub> assimilation rates of *Hevea brasiliensis* (Muell. Arg.) leaves. **Journal of Rubber Research Institute of Sri Lanka**, Craydon v. 70, n. 1, p. 45-51, 1990.

OELZE-KAROW, H.; BUTLER, W. L. The development of photophosphorylation and photosynthesis in greening bean leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v. 48, n. 5, p. 621-625, May 1971.

OLIVEIRA, C. R. M. de; SOARES, A. M.; OLIVEIRA, L. E. M. de; CASTRO, E. M. de; BARBOSA, J. P. R. A. D. Crescimento e características anatômicas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.) e seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) em diferentes sistemas de cultivo: monocultivo e consórcio. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 28, n. 2, p. 352-359, mar./abr. 2004.

OLIVEIRA, D. P. **Avaliação sazonal da produção de látex e atividade de invertase em dois clones de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.), cultivados em Lavras, Minas Gerais.** 1999. 71 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

OLIVEIRA, J. G. de. **Acompanhamento da fotossíntese líquida e da cinética de emissão de fluorescência da clorofila *a* de plantas de café (*Coffea arabica* L.) submetidas a um ciclo de suspensão e restabelecimento da irrigação.** 1995. 55 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

ORTOLANI, A. A. Agroclimatologia e o cultivo da seringueira. In: SIMPÓSIO SOBRE A CULTURA DA SERINGUEIRA NO ESTADO DE SÃO PAULO, 1., 1986. Piracicaba. **Anais...** Campinas: Fundação Cargill, 1986. p. 11-32.

ORTOLANI, A. A. Aptidão climática para cultura da seringueira em Minas Gerais. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 11, n. 121, p. 8-12, jan. 1985.

OZBUN, J. L. Photosynthetic efficiency and crop production. **HortScience**, Alexandria, v. 13, n. 6, p. 678-679, Dec. 1978.

PAIVA, J. R.; GONÇALVES, P. S.; VALOIS, A. C. C. Avaliação preliminar do comportamento de novos cultivares de seringueira em Manaus. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 18, n. 2, p. 147-158, fev. 1983.

PAPA, M. de F. S. **Comportamento de cultivares de seringueira (*Hevea* spp.) a *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz & Sacc.** 1998. 67 p. Tese (Doutorado) - Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Piracicaba, SP.

PASSERI, G. T.; NASCIMENTO, E. A.; OLIVEIRA, L. E. M. .; DELÚ-FILHO, N.; MIGUEL, A. A. Avaliação da produção e características biofísicas de plantas de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell Arg. – clone RRIM 600) e cafeeiro (*Coffea arabica* L. – cultivar Mundo Novo) em diferentes sistemas de cultivo em Varginha-MG. In: CONGRESSO DE PÓS-GRADUAÇÃO DA UFLA, 11., 2002, Lavras. **Resumos...** Lavras, 2002. p. 32-36, 1CD-ROM.

PITA, F. A. O. **Ontogenia foliar em plântulas de seringueira (*Hevea* spp.) submetidas a dois regimes hídricos.** 1984. 92 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

- QUICK, P.; SIELG, G.; NEUHAUS, E. short-term water stress leads to stimulation of sucrose synthesis by activation sucrose-phosphate synthase. **Planta**, New York, v. 117, p. 535-546, 1989.
- RESNIK, M. E.; MENDES, L. F. Water relations of young rooted rubber plants subjected to various degree of water stress. **Revista Theobroma**, Itabuna, v. 9, n. 4, p. 85-95, 1979.
- ROCHA NETO, O. G.; CANO, M. A. O.; TIEBAUT, J. T. L. Eficiência no uso da água em plântulas de seringueira submetidas a déficit hídrico. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 18, n. 4, p. 363-369, abr. 1983.
- SAMSUDDIN, Z. Differences in stomatal density, dimension and conductances to water vapour diffusion in seven *Hevea* species. **Biologia Plantarum**, Copenhagen, v. 22, n. 2, p. 154-156, 1980.
- SAMSUDDIN, Z.; IMPENS, I. Comparative net photosynthesis of four *Hevea brasiliensis* clonal seedlings. **Experimental Agriculture**, New York, v. 14, n. 4, p. 337-340, Oct. 1978a.
- SAMSUDDIN, Z.; IMPENS, I. The development of photosynthetic rates with leaf age in *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. clonal seedlings. **Photosynthetica**, Prague, v. 13, n. 3, p. 267-270, 1979a.
- SAMSUDDIN, Z.; IMPENS, I. Photosynthetic rates and diffusion resistances of seven *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. clones. **Biologia Plantarum**, Copenhagen, v. 21, n. 2, p. 154-156, 1979b.
- SAMSUDDIN, Z.; IMPENS, I. Water vapour and carbon dioxide diffusion resistances of four *Hevea brasiliensis* clonal seedlings. **Experimental Agriculture**, New York, v. 14, n. 2, p. 173-177, Apr. 1978b.
- SAMSUDDIN, Z.; TAN, H.; YOON, P. K. Correlation studies on photosynthetic rates, girth and yield in *Hevea brasiliensis*. **Journal of Natural Rubber Research**, Kuala Lumpur, v. 2, n. 1, p. 46-54, Mar. 1987.
- SCHWOB, I.; DUCHER, M.; SALLANON, H.; COUDRET, A. Growth and gas exchange responses of *Hevea brasiliensis* seedlings to inoculation with *Glomus mosseae*. **Trees – Structure and Function**, New York, v. 12, n. 4, p. 236-240, Feb. 1998.

SENEVIRATHNA, A. M. W. K.; STIRLING, C. M.; RODRIGO, V. H. L. Growth, photosynthetic performance and shade adaptation of rubber (*Hevea brasiliensis*) grown in natural shade. **Tree Physiology**, Victoria, v. 23, n. 10, p. 705-712, July 2003.

SOARES, A. M.; OLIVEIRA, L. E. M. de; ROCHA NETO, O. G. da. Avaliação do sistema de produção de porta-enxertos de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell Arg.) sob as condições edafoclimáticas de Lavras – Minas Gerais. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 17, n. 2, p. 235-246, maio/ago. 1993.

SONDHAL, M. R.; CROCOMO, O. J.; SODEK, L. Measurements of  $^{14}\text{C}$  incorporation by illuminated intact of coffee plants from gas mixtures containing  $^{14}\text{CO}_2$ . **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 27, n. 101, p. 1187-1195, Dec. 1976.

TEMPLETON, J. K. Partition of assimilates. **Journal of Rubber Research Institute Malaysian**, Kuala Lumpur, v. 21, p. 259-263, 1969.

VAN WIJK, K. J.; KRAUSE, G. H. Oxygen dependence of photoinhibition at low temperature in intact protoplasts of *Valerianella locusta* L. **Planta**, New York, n. 1, p. 135-142, 1991.

ZONG DAO, H.; XUEQIN, Z. Rubber cultivation in China. In: PLANTERS' CONFERENCE, 1983, Kuala Lumpur. Persidangan Pelandang, 1983. 15 p.

## **CAPÍTULO 1**

### **CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS, MORFOLÓGICAS E COMPORTAMENTO FOTOSSINTÉTICO DE DIFERENTES CLONES DE SERINGUEIRA, DURANTE A ONTOGENIA FOLIAR, EM LAVRAS, MG**

## RESUMO

MIGUEL, Aurélio Antas. Características anatômicas, morfológicas e comportamento fotossintético de diferentes clones de seringueira, durante a ontogenia foliar, em Lavras, MG. In: **Comportamento fotossintético e caracterização morfoanatômica de folhas de diferentes clones de seringueira (*Hevea spp*), em Lavras – MG**. 2005. Cap 1, p. 40-94. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, MG.<sup>3</sup>

Os efeitos causados por variações nos fatores ambientais, ou pela interação destes, sobre os vegetais, ocorrem em função de alterações no aparelho fotossintético e ou no fluxo de gases, sendo as respostas a estes fatores diferenciadas entre as espécies e, provavelmente, durante a sua formação foliar e entre suas fases de desenvolvimento. O presente trabalho propôs-se a investigar mudanças nas características morfológicas, fisiológicas e anatômicas e seus possíveis efeitos sobre o comportamento fotossintético durante a ontogenia foliar dos clones de seringueira PB 235, RRIM 600 e GT 1. O experimento foi realizado (10 de maio a 06 de julho de 2004) em condições de campo, no Setor de Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Lavras. Os três clones apresentaram perfis semelhantes de alterações de características anatômicas, morfológicas e fisiológicas durante esse período. Os lançamentos cresceram mais rapidamente, com maior número de folhas por lançamento, entre o 12º e o 32º dia de idade foliar (estádios B1 e B2), permanecendo constantes do 37º dia até a maturidade foliar, a qual foi atingida entre o 47º e o 52º dia (estádios C e D). O comprimento e a largura do folíolo cresceram até o 47º dia de idade foliar (estádio C), quando atingiu a expansão completa. Até o 32º dia de idade foliar (estádio B2), a fotossíntese líquida foi negativa, devido à ineficiência do sistema fotossintético, sendo esta justificada pelos seguintes fatores: menor diferenciação e formação dos tecidos foliares nos estádios A e B, elevados teores de antocianinas, alta concentração interna de CO<sub>2</sub>, reduzidos teores de clorofilas, menor condutância estomática e baixa fluorescência. A partir do 37º dia de idade foliar, a fotossíntese líquida tornou-se positiva e gradativamente maior, estimulada por aumentos nos teores de clorofilas, eficiência fotoquímica do fotossistema II, eficiência de carboxilação, condutância estomática, transpiração e eficiência no uso da água, paralelamente à formação e estruturação dos tecidos parenquimáticos foliares e do limbo foliar e aumento da densidade estomática. Entre os clones, o comportamento fotossintético foi semelhante, atingindo desempenho máximo no 57º dia de idade foliar (estádio D).

---

<sup>1</sup>Comitê Orientador: Luiz Edson Mota de Oliveira – UFLA (Orientador), Ângela Maria Soares – UFLA e Nelson Delú Filho – UNINCOR (Co-Orientadores).

## ABSTRACT

MIGUEL, Aurelio Antas. Anatomic, morphologic characteristics and photosynthetic behavior of different rubber tree clones during leaf ontogeny in Lavras, MG. In: **Photosynthetic behavior and morphoanatomic characterization of leaves of different clones of rubber tree (*Hevea spp.*) in Lavras – MG**: UFLA, 2005. Cap 1, p. 40-94. Thesis (Doctorate in Plant Physiology) - Federal University of Lavras, Lavras, MG.<sup>4</sup>

The effects caused by variations in environmental factors or by the interaction of these on the plants occur as related with alterations in the photosynthetic apparatus and/or in the gas flux, the responses to these factors being distinct among the species and, likely, during their leaf formation and among their developmental phases. The present work proposed to investigate changes in the morphologic, physiologic and anatomic characteristics and their possible effects upon the photosynthetic behavior during the leaf ontogeny of the rubber tree clones PB 235, RRIM 600 and GT 1. The experiment was performed (may 10<sup>th</sup> to July 6<sup>th</sup> of 2004) under field conditions in the Plant Physiology Sector of the Federal University of Lavras. The three clones presented similar profiles of alterations of anatomic, morphologic and physiologic characteristics over this period. The flushes grew faster with increased number of leaves per flushes between the 12<sup>th</sup> and 32<sup>nd</sup> day of leaf age (stages B1 and B2) staying constant from the 37<sup>th</sup> till leaf maturity, which was reached between the 47<sup>th</sup> and the 52<sup>nd</sup> day (stage C and D). Both length and breadth of the leaflet grew till the 47<sup>th</sup> day of leaf age (stage C), when leaves turned fully expanded. Up to the 32<sup>nd</sup> day of leaf age (stage B2), net photosynthesis was negative due to inefficacy of the photosynthetic system, this occurrence being likely justified by the following factors: less differentiation and formation of leaf tissues at stages A e B, elevated contents of anthocyanins, high internal concentration of CO<sub>2</sub>, reduced contents of chlorophylls, less stomatal conductance and low fluorescence. From the 37<sup>th</sup> day of leaf age, net photosynthesis became positive and gradually higher, stimulated by increases in the chlorophyll contents, photochemical efficiency of photosystem II, carboxylation efficiency, stomatal conductance, transpiration and efficiency in water use parallelly to the formation and structuring of the leaf parenchymal tissues and of the leaf blade and increase of the stomatal density. Among the clones, photosynthetic behavior was similar, reaching maximum performance on the 57<sup>th</sup> day of leaf age (stage D).

---

<sup>4</sup>Guidance Committee: Luiz Edson Mota de Oliveira – UFLA (Adviser), Angéla Maria Soares – UFLA and Nelson Delú Filho – UNINCOR (Co-advisers).

## 1 INTRODUÇÃO

Em virtude da grande demanda por borracha natural e dos aspectos fitossanitários, a seringueira vem sendo cultivada em condições edafoclimáticas distintas de seu hábitat natural. Ainda assim, tem apresentado um bom desenvolvimento vegetativo, mesmo em regiões como o sul de Minas Gerais, onde o inverno é marcado pela ocorrência de baixas temperaturas e por um baixo índice pluviométrico (Lima et al., 2002).

O processo de assimilação de CO<sub>2</sub>, a evolução do aparelho fotossintético e a biossíntese de pigmentos e proteínas têm grande importância durante a ontogenia foliar da seringueira. Em folíolos jovens, torna-se importante também o conhecimento das características anatômicas e fisiológicas durante o seu desenvolvimento, para que se possa caracterizar a fase de maior sensibilidade e de melhor resposta destas características entre as plantas de clones de seringueira em diferentes regiões.

Durante o período de desenvolvimento, avaliam-se os caracteres que determinam vigor e produção de borracha, além da incidência de doenças. Em geral, o próprio vigor do material tende a refletir sua adaptabilidade ao meio ambiente em que está sendo testado (Gonçalves et al., 1993). Esses aspectos confirmam a necessidade de estudos acerca do desenvolvimento fenológico foliar de plantas de clones de seringueira, desde a diferenciação até a sua maturidade foliar, com o propósito de verificar como ocorre a formação da estrutura foliar e, principalmente, do aparelho fotossintético e o comportamento fisiológico sob determinadas condições climáticas.

Estudos mostram que, em plantas de seringueira, a maturidade foliar é atingida em torno de 35 a 40 dias após a emergência foliar. Além do equilíbrio fitormonal, a maturidade foliar pode ser conceituada em termos de balanço de CO<sub>2</sub> (Bergonci, 1981; Pita, 1984; Samsuddin et al., 1978). Este último, por sua

vez, é o resultado de uma série de características, tais como expansão foliar, acúmulo de clorofila, formação do aparelho fotossintético (fotossistemas I e II e enzimas carboxilativas), formação do aparelho estomático, formação da parede celular e estruturas de sustentação. O conhecimento acerca do comportamento fenológico da seringueira adquire importância especial quando se pretende determinar também o tempo requerido para que a folha comece a apresentar fotossíntese líquida. Este conhecimento é importante, sob o ponto de vista da produtividade, uma vez que, quando este estágio é alcançado, os assimilados começam a se acumular, podendo sustentar uma elevada taxa de crescimento em órgãos de armazenamento.

Alguns clones, mesmo sendo altamente produtivos em determinada região, podem não o ser em outros locais, já que as características de desenvolvimento estão sujeitas às condições ambientais (Moreti et al., 1994). Os efeitos causados por variações nos fatores ambientais, ou pela interação destes sobre os vegetais, ocorrem em função de alterações no aparelho fotossintético e ou no fluxo de gases, sendo as respostas a estes fatores diferenciadas entre as espécies e, provavelmente, durante a sua formação foliar e entre suas fases de desenvolvimento.

O presente trabalho propôs-se a investigar mudanças nas características morfológicas, fisiológicas e anatômicas e seus possíveis efeitos sobre o comportamento fotossintético durante a ontogenia foliar dos clones de seringueira PB 235, RRIM 600 e GT 1, no período de maio a julho em Lavras, MG.

## **2 MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Época e localização do experimento**

O experimento foi realizado no período de 10 de maio a 06 de julho de 2004, em condições de campo, no jardim clonal instalado na área experimental do Setor de Fisiologia Vegetal no Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA), no município de Lavras, região Sul do estado de Minas Gerais, situado a 21°14' de latitude sul e 45°00' de longitude Oeste de Greenwich, com altitude média de 918m.

### **2.2 Material vegetal**

Para o estudo da ontogenia foliar foram usados, como tratamentos, os clones PB 235, RRIM 600 e GT 1, cujas plantas foram selecionadas em um jardim clonal e, em seguida, podadas a 90cm de altura do solo, para que houvesse um acompanhamento desde o início do desenvolvimento das brotações das gemas vegetativas, quando ocorre a formação dos primeiros primórdios foliares.

### **2.3 Características avaliadas**

#### **2.3.1 Caracterização do ambiente**

Os dados meteorológicos referentes às temperaturas máxima e mínima do ar, umidade relativa do ar, precipitação e insolação, foram obtidos durante todo o período experimental, na Estação Climatológica Principal de Lavras, localizada a cerca de 300 metros da área experimental.

### 2.3.2 Identificação dos estádios foliares

Para o estudo da ontogenia foliar, foram realizadas observações diárias durante todo o período experimental, em cinco estádios de desenvolvimento da folha (A, B1, B2, C e D). O acompanhamento e a identificação desses estádios foram feitos baseando-se na caracterização e descrição de Hallé et al. (1978).

Na Figura 1 estão apresentadas fotografias características dos estádios de desenvolvimento foliar dos clones de seringueira. Na Figura 1-A, observa-se a formação de um novo lançamento foliar na gema apical de um lançamento anterior, que se encontrava no estádio D. A gema é facilmente visível, graças à abertura das escamas externas que protegem as interiores, de cor verde mais claro, as quais formam pequeninos folíolos curvados. Observa-se, na Figura 1-A\* uma gema vegetativa no estádio A, nos mesmos processos de desenvolvimento foliar.

No estádio B1, os folíolos encontram-se na posição vertical, com o ápice para cima, com a face adaxial fechada e forte concentração de antocianina. No estádio B2, os folíolos apresentam-se com ápices voltados para baixo, coloração vermelha intensa, a qual vai gradativamente diminuindo à medida que se aproxima do estádio C. No estádio C, a gema apical pára de emitir primórdios foliares. Os folíolos apresentam-se pendentes, flácidos, de cor verde ligeiramente amarelado e bastante flexíveis. No estádio D, a gema apical encontra-se dormente, os folíolos estão estruturalmente mais consistentes e completamente expandidos, com coloração verde mais escuro (Figura 1 – B1, B2, C e D).

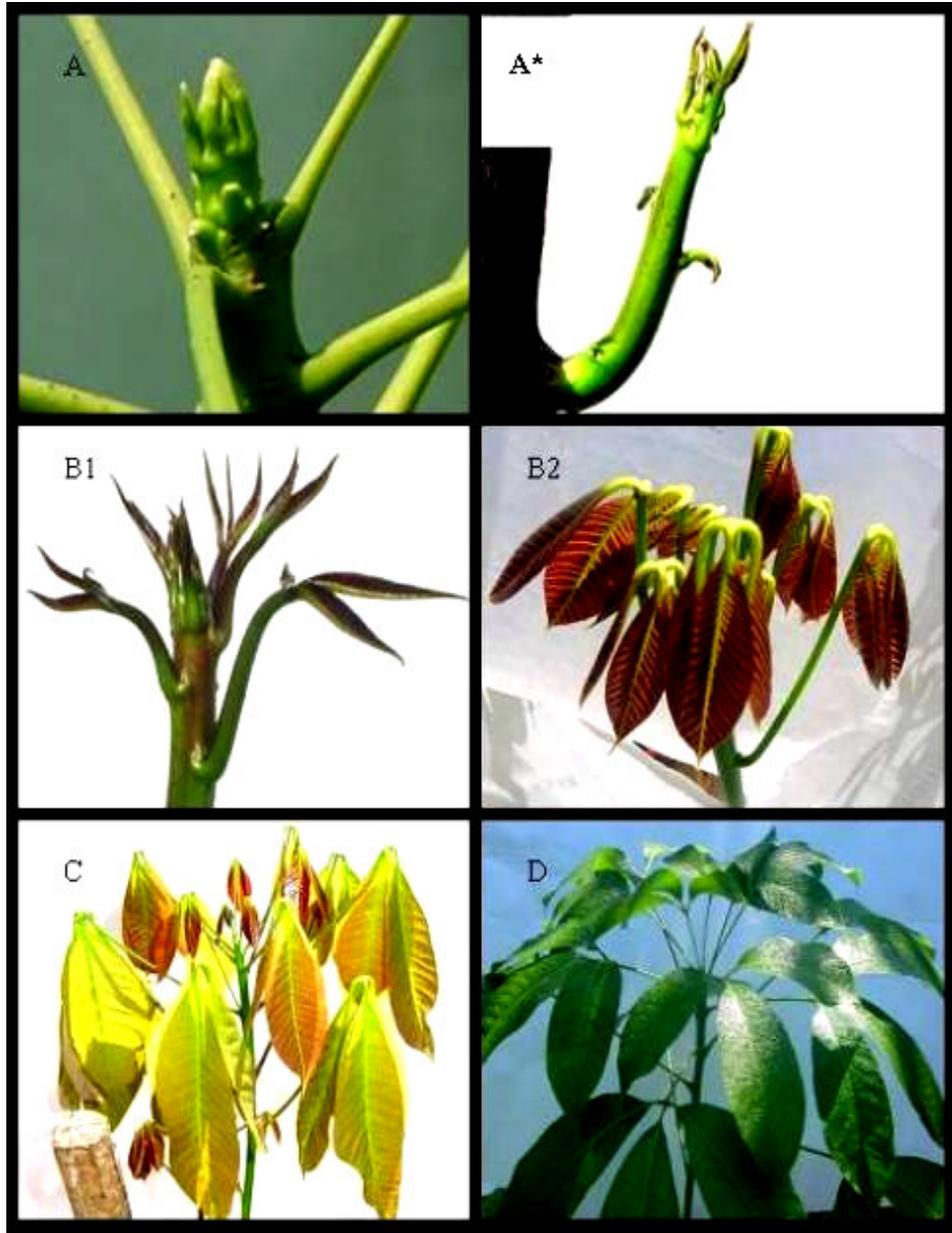


FIGURA 1. Ilustrações dos diferentes estádios foliares, A (A gema apical e A\* gema vegetativa), B (B1 e B2), C e D, durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, em condições de campo. Lavras, MG, 2004.

As avaliações da ontogenia foliar dos clones foram realizadas durante 57 dias, com intervalos de três dias do estágio A ao B1, e de cinco dias durante o desenvolvimento dos estádios B2, C e D (0, 3, 6, 9, 12, 17, 22, 27, 32, 37, 42, 47, 52 e 57 dias). As observações foram realizadas a partir da emergência da brotação, ou seja, logo após a abertura total das escamas protetoras e formação dos primeiros primórdios foliares (estádio A). Estas brotações foram escolhidas e marcadas com fitas coloridas, nas plantas dos três clones, quando tinham aproximadamente 2cm de comprimento. Os dados das variáveis biométricas, trocas gasosas e fluorescência foram obtidos da média de quatro repetições, em que cada parcela experimental foi constituída de duas plantas.

### **2.3.3 Comprimento do lançamento**

Para determinação do comprimento do lançamento, duas brotações (2cm, em média) por planta foram marcadas em cada tratamento. Foi realizado o acompanhamento do crescimento de cada lançamento foliar, a partir do primeiro até 57º dia após a formação dos primeiros primórdios foliares, em intervalos mencionados anteriormente.

### **2.3.4 Número de folhas por lançamento, comprimento e largura do folíolo central**

O número de folhas por lançamento e o comprimento e largura do folíolo central foram determinados obedecendo às mesmas especificações citadas anteriormente, inclusive nos mesmos lançamentos, do 9º dia, no início da formação do estágio B1, quando os folíolos encontravam-se na posição vertical com o ápice voltado para cima, até o 57º dia. As determinações do comprimento e largura do folíolo central foram realizadas nas três primeiras folhas inferiores da base de cada lançamento marcado.

### **2.3.5 Quantificação de clorofilas e antocianinas**

As quantificações de clorofilas e antocianinas nas plantas dos clones de seringueira foram realizadas simultaneamente, durante o período experimental (6, 12, 17, 22, 27, 32, 37, 42, 47, 52 e 57 dias). As análises foram realizadas em gemas e folhas coletadas de brotações (lançamentos) previamente selecionadas e marcadas na mesma época e nas mesmas plantas em que foram determinadas as variáveis anteriores, porém, em lançamentos diferentes. As quantificações destas características foram feitas em folhas de mesma idade e com as mesmas características e tamanho, de acordo com o acompanhamento do seu desenvolvimento.

Os teores de clorofilas foram determinados em extratos obtidos após a maceração de discos foliares de 0,1g de massa fresca, em acetona 80%, os quais foram recortados evitando-se a nervura central. No estágio A, utilizou-se 0,1g do ápice de gemas. O volume final foi completado para 30ml, sendo realizadas as leituras espectrofotométricas. As concentrações de clorofilas foram determinadas conforme metodologia de Arnon (1949).

As antocianinas foram extraídas de discos foliares de 0,1g de massa fresca (no estágio A, utilizou-se 0,1g do ápice de gemas), os quais foram tomados evitando-se a nervura central, previamente pesados e mantidos por 24 horas, em 5mL de metanol – HCl (99:1, v:v), em refrigerador (Pita, 1984). O extrato metanólico foi filtrado e o volume completado para 10ml. Procedeu-se a leitura das absorvâncias, em espectrofotômetro, a 530nm ( $A_{530}$ ), para antocianina (Siegelman & Hendricks, 1958) e a 620 e 650nm ( $A_{620}$  e  $A_{650}$ ), para eliminar a interferência dos pigmentos clorofílicos (Creasy, 1968a,b; Siegelman & Hendricks, 1958).

As absorvâncias encontradas foram convertidas em moles de antocianina, utilizando-se o coeficiente de extinção molar de 34.300 para a

absorção máxima a 530nm (Siegelman & Hendricks, 1958), empregando-se a seguinte fórmula:

$$\text{Antocianinas} = (A_{530} - A_{620}) - 0,1 (A_{650} - A_{620})$$

### 2.3.6 Fluorescência da clorofila

As avaliações de fluorescência foram realizadas a partir do estágio B2 (17, 22, 27, 32, 37, 42, 47, 52 e 57 dias) até o estágio D, quando os folíolos encontravam-se com tamanho e condições de serem avaliados. Para isso, foram utilizadas as mesmas plantas (lançamentos) em que foram medidos os comprimentos do lançamento, o número de folhas por lançamento e o comprimento e a largura dos folíolos centrais.

A eficiência fotoquímica do fotossistema II foi avaliada utilizando-se um fluorômetro PEA (*Plant Efficiency Analyser, Hansatech, King's Lynn, Norfolk, UK*) e, que antes das medições, os folíolos foram adaptados ao escuro, durante 30 minutos, com auxílio de cliques foliares. Foram mensuradas as seguintes variáveis de fluorescência: inicial ( $F_o$ ), máxima ( $F_m$ ) e variável ( $F_v = F_m - F_o$ ). Para as análises de eficiência fotoquímica, foi utilizada a relação  $F_v/F_m$ . Todas as avaliações foram realizadas em dias claros, às 10 horas (horário solar).

### 2.3.7 Trocas gasosas

As avaliações de trocas gasosas foram realizadas a partir do final do estágio B2 (32, 37, 42, 47, 52 e 57 dias) até o estágio D, quando os folíolos encontravam-se com tamanho e condições de serem avaliados. Para isso, foram utilizadas as mesmas plantas (lançamentos) em que foram medidos os comprimentos do lançamento, o número de folhas por lançamento, o comprimento e a largura dos folíolos centrais e a fluorescência da clorofila.

As trocas gasosas foram medidas em folhas intactas, utilizando-se o analisador de gás por infravermelho (IRGA), sistema aberto, portátil, modelo

LCA-4 (Hoddesdon, UK). As características avaliadas foram: taxa fotossintética líquida (A), concentração subestomática de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>), condutância estomática (g<sub>s</sub>), transpiração (E), densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), temperatura da folha (T<sub>f</sub>). A eficiência de carboxilação (CE) e a eficiência no uso da água instantânea (EUA) foram obtidas pelas relações A/C<sub>i</sub> e A/E, respectivamente. Todas as avaliações foram realizadas em dias claros, às 10 horas (horário solar).

### **2.3.8 Características anatômicas de folhas**

Para a realização das análises anatômicas foram coletadas apenas amostras de folhas características de cada estágio foliar (A, B1, B2, C e D), em todos os clones (tratamentos). Depois de coletadas, as folhas foram fixadas em álcool etílico 70% e armazenadas. Posteriormente, foram submetidas a cortes anatômicos e respectivas medições. Para estas avaliações, foram coletadas amostras de cinco plantas por tratamento.

Para medições das espessuras das epidermes abaxial e adaxial e dos parênquimas paliádico e lacunoso, foram feitos cortes transversais manuais. As observações foram realizadas por meio do preparo de cinco lâminas com visualização de três medições em cada lâmina, num total de 15 repetições por tratamento. De cada folíolo ou primórdio foliar foram extraídos fragmentos da região mediana, nos quais foram efetuados os estudos anatômicos com base no exame microscópico de secções obtidas à mão livre. As secções foram clarificadas em solução a 50% de hipoclorito de sódio, sendo, em seguida, lavadas em água destilada e montadas em glicerina a 50%. O corante usado foi uma mistura azul de astra e safranina, seguindo-se os métodos descritos por Bukatsch (1972).

Para as avaliações relativas ao número médio de estômatos por mm<sup>2</sup>, diâmetro polar e equatorial (epiderme da face abaxial), foram realizados cortes

paradérmicos, utilizando-se o método da dissociação de epidermes, com clorato de potássio e ácido nítrico, apenas nos estádios C e D. Os cortes foram realizados na região mediana das folhas e, em seguida, colocados sobre uma lâmina com safranina e água glicerinada, e observados com o auxílio de câmera clara, em microscópio Olympus CBB, segundo Labouriau et al. (1961). As observações foram realizadas em cinco lâminas, sendo quatro campos de cada uma, totalizando 20 repetições por cada clone.

A resistência do mesofilo foi calculada com base na razão entre parênquimas paliçádico total (parênquima paliçádico adaxial + paliçádico abaxial) e lacunoso (Medri & Lleras, 1983).

#### **2.4 Delineamento experimental e análises estatísticas**

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, com tratamentos compostos de três clones de seringueira e cinco estádios foliares, utilizando-se de quatro repetições para todas as variáveis, com exceção das características anatômicas, nas quais foram usadas cinco repetições. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância e os efeitos de tratamentos, quando significativos, pelo teste F. As médias foram comparadas pelo teste de Scott-Knott, a 5% de significância.

## **3 RESULTADOS E DISCUSSÃO**

### **3.1 Caracterização do ambiente**

Na Figura 2 estão apresentados os dados meteorológicos referentes ao período experimental, compreendido entre os dias 10 de maio e 6 de julho de 2004. Os maiores valores de temperatura máxima do ar durante o período foram registrados em maio, e os menores valores no início de junho e final de julho (Figura 2A). O período compreendido entre maio e início de junho foi caracterizado como o de menor insolação (Figura 2B), maior precipitação (Figura 2C) e maior umidade relativa do ar (Figura 1B). Apesar da referência como estação seca, no período entre maio e início de junho choveu cerca de 80mm, o que pode ter contribuído para um maior potencial hídrico do solo neste período. As menores porcentagens de umidade relativa, durante o período experimental, devem ser atribuídas às reduzidas precipitações nesta estação em relação aos demais períodos do ano, que contribuíram para maior insolação diária.

### **3.2 Desenvolvimento foliar**

O comprimento do lançamento, número de folhas por lançamento e comprimento e largura do folíolo central aumentaram nas plantas dos três clones estudados, em função da idade da folha, durante o período seco (Figuras 3 e 4).

#### **3.2.1 Comprimento do lançamento**

Em geral, árvores com regime de crescimento por lançamento apresentam organização apical diferente da de outras espécies. Todos os primórdios foliares podem ser iniciados ao mesmo tempo e apresentam avançado estágio de desenvolvimento antes da abertura da gema apical (Figura 1 – A). De acordo com Hallé et al. (1978) e Moraes (1982; 1985), isso ocorre

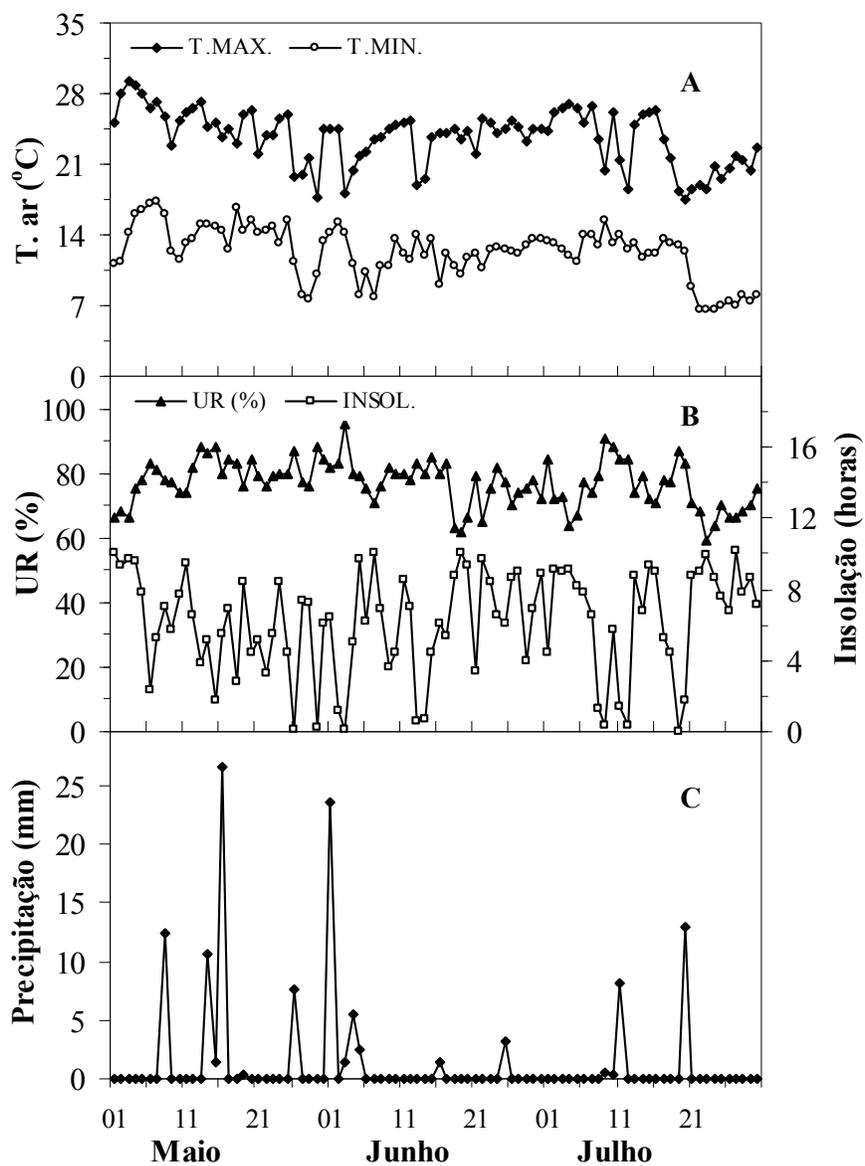


FIGURA 2. Temperaturas máximas e mínimas diária (A), umidade relativa do ar e insolação diária (B) e precipitação diária (C), referentes aos meses de maio, junho e julho, durante a estação seca. Lavras, MG, 2004.

porque a organização meristemática do caule de seringueira apresenta uma alta atividade mitótica no estágio A, caracterizada por fase organogênica ativa. No entanto, é no estágio A que aparecem os primeiros primórdios foliares recém-formados, após a abertura das escamas protetoras (Figura 1 – A), com brotações que podem variar de 2 a 5cm de comprimento (Figura 3).

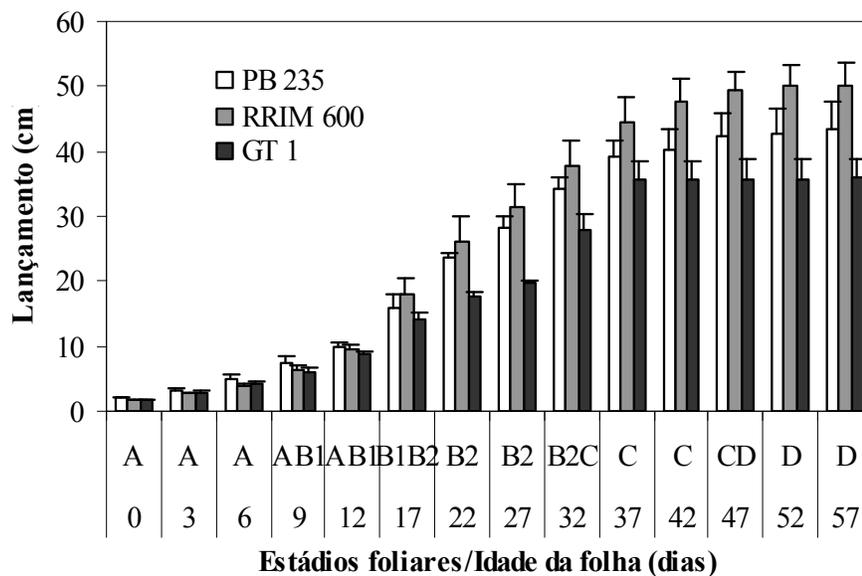


FIGURA 3. Comprimento do lançamento durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, na estação seca, em Lavras, MG, 2004 (as barras em cada coluna indicam o erro padrão da média de quatro repetições).

O maior crescimento do lançamento foliar ocorreu durante a fase de desenvolvimento no estágio B (B1 e B2), no período de 12 a 32 dias, tendo este aumento sido mais acentuado no estágio B2. Estes resultados estão de acordo com os encontrados por Hallé et al. (1978) e Moraes (1982), que caracterizaram o estágio B2 como a fase de maior velocidade de alongamento do eixo caulinar. Isso ocorre porque a atividade mitótica no meristema apical é reduzida na fase inicial do alongamento. Quando o crescimento torna-se mais rápido, esta

atividade fica restrita ao folíolo, à gema em desenvolvimento e ao meristema subapical, responsável pelo crescimento longitudinal, juntamente com o alongamento celular.

A partir do 37º dia, o crescimento do lançamento das plantas permaneceu praticamente constante, mas isso não significa que pararam de crescer. Em plantas de regime de crescimento por lançamento, como seringueira, existe um período de repouso entre o término de um lançamento e o início da formação de outro, que irá depender da região, da época e dos fatores ambientais atuantes, tais como umidade, temperatura, precipitação, etc. Flutuações dos períodos de atividade e de repouso nos lançamentos podem ocorrer também em função da origem não clonal das sementes (Barrueto Cid, 1979).

Durante o desenvolvimento do lançamento, o clone GT 1 apresentou os menores valores de comprimento em relação aos clones PB 235 e RRIM 600 (Figura 3). No entanto, diferenças significativas só foram verificadas aos 22, 27 e 32 dias após a formação dos primórdios foliares, quando os clones PB 235 e RRIM 600 se destacaram em relação ao GT 1. Mesmo após o término da formação do lançamento, o clone GT 1 apresentou menor desenvolvimento em relação aos demais.

De acordo com Vasconcelos et al. (1983), a seleção para arquitetura de copa mais compacta e o manejo para o engalhamento mais baixo poderiam conduzir ao ideótipo de seringueira para o máximo de produção de borracha. Segundo Moraes (1985), em condições naturais, o entrenó longo é um caráter adaptativo muito eficiente na competição pela luz, mas no melhoramento genético, a característica do entrenó curto poderia atuar benéficamente, uma vez que deixariam de ser consumidas grandes quantidades de fotoassimilados para a construção de galhos e ramos muito longos, os quais não contribuem para a produção, e representam apenas tecidos de consumo. No entanto, esse comportamento do clone GT 1 (Figura 3) pode ter sido influenciado pela

presença dos fatores ambientais atuantes durante o período experimental, como baixas temperaturas, baixa precipitação e umidade do ar.

O comprimento máximo do lançamento atingido nas plantas dos clones PB 235, RRIM 600 e GT 1, no final do período experimental, aos 57 dias de idade foliar (estádio D), foi de 43,5, 50,3 e 35,9cm, respectivamente (Figura 3), com o RRIM 600 se diferenciando dos demais, com um maior comprimento médio. Estes resultados assemelham-se aos de Pita (1984) que trabalhou com plantas irrigadas de *H. pauciflora* em casa de vegetação (50,0cm); porém, foi superior aos encontrados por aquele autor para *H. brasiliensis* (IAN 873), nas mesmas condições (26,0cm).

### **3.2.2 Número de folhas por lançamento, comprimento e largura do folíolo central.**

Durante o desenvolvimento, as folhas apresentam mudanças de textura, coloração e área, acompanhadas de mudanças fisiológicas e anatômicas que serão analisadas no decorrer deste trabalho. O número de folhas por lançamento e o comprimento e a largura do folíolo central dos clones PB 235, RRIM 600 e GT 1, durante o período seco, estão representados na Figura 4. No início da fase juvenil, os folíolos mostravam-se acentuadamente avermelhados, rígidos, friáveis e prostrados (Figura 1 – B1 e B2). Logo após a emergência foliar, que ocorreu dos nove aos 12 dias, estendendo-se até o 27º dia após o aparecimento dos primeiros primórdios foliares (Figura 4A), os folíolos apresentavam-se com coloração bastante avermelhada (estádio B1 e B2). Em seguida, estes foram mudando a cor para verde-claro e adquirindo uma textura mais macia, dos 32 aos 47 dias, correspondendo ao estágio C (Figuras 1C e 4A). No estágio D, a partir dos 47 dias de idade, as folhas apresentaram-se consistentes e totalmente expandidas (Figuras 1D e 4A).

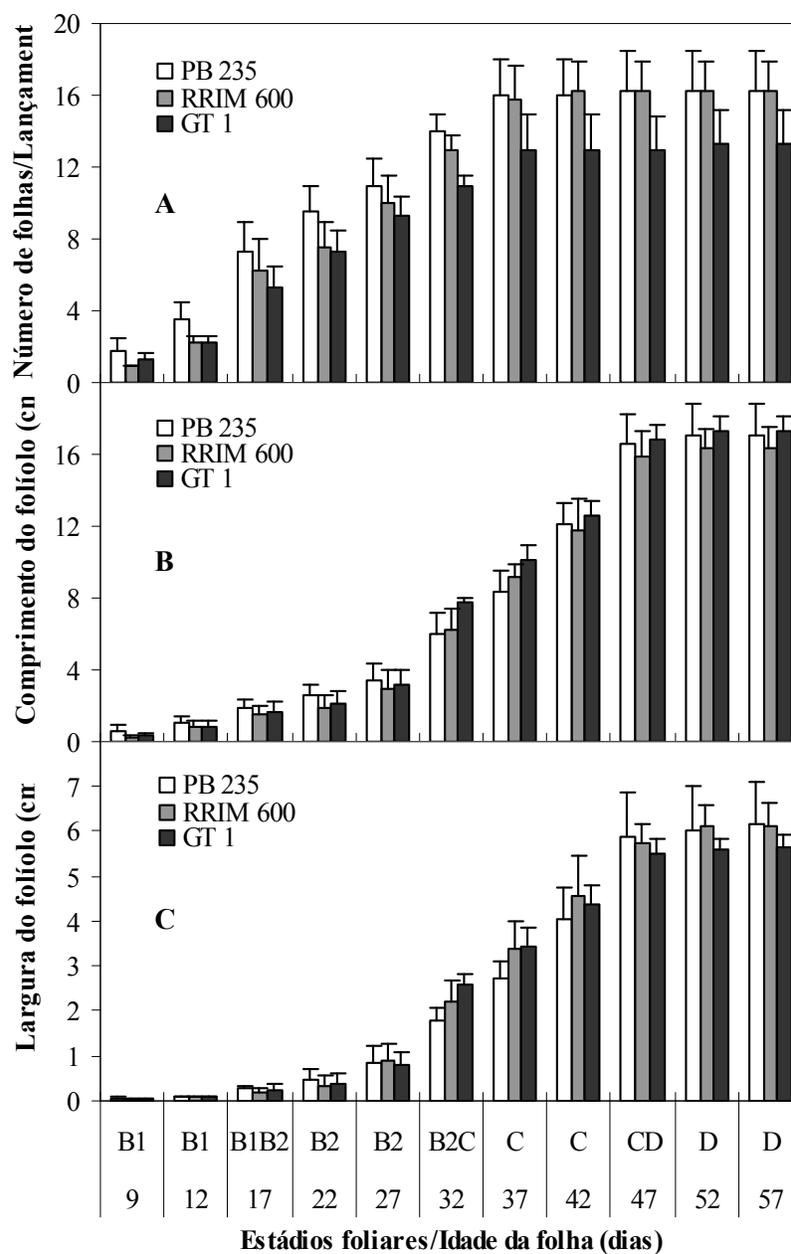


FIGURA 4. Número de folhas por lançamento (A), comprimento (B) e largura do folíolo central (C), durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, na estação seca, em Lavras, MG, 2004 (as barras em cada coluna indicam o erro padrão da média de quatro repetições).

O número de folhas por lançamento, das plantas dos clones estudados, aumentou do 9º ao 37º dia de idade foliar, quando atingiram o estágio C (Figura 4A). Nesta fase, o lançamento deixou de emitir novas folhas e os últimos primórdios foliares, que chegaram a atingir o formato de pequeninas folhas, caíram logo em seguida. Isso ocorre, provavelmente, porque os meristemas subapical e apical entram em repouso até o início da formação de um novo lançamento, paralisando a diferenciação e divisão celular. Além disso, de acordo com Moraes (1982), o índice mitótico (percentagem de células em mitose, em relação ao total de células) de promeristemas e primórdios foliares em diferentes clones de seringueira nos estádios C e D foi igual a zero, indicando não haver diferenciação. Portanto, os primórdios foliares que surgem no estágio C não se desenvolvem até o estágio de folhas, permanecendo constante o número, a partir desta fase (Gasparotto et al., 1997; Hallé et al., 1978).

O clone GT 1 apresentou número de folhas inferior aos clones PB 235 e RRIM 600, permanecendo assim até a expansão total da folha, isto é, até a maturidade foliar. No entanto, diferenças significativas entre os clones somente foram verificadas aos 32 dias após a formação dos primeiros primórdios foliares, tendo o clone GT 1 apresentado menor número de folhas (Figura 4A). Mesmo com um número de folhas do clone GT 1 apresentando-se inferior aos demais, este foi semelhante ao encontrado por Schwob et al. (1998), em estudos realizados durante a ontogenia foliar de plantas do clone PR 255 em condições controladas.

Os resultados do número de folhas por lançamento no estágio D dos clones PB 235 (16), RRIM 600 (16) e GT 1 (13), (Figura 4A) foram superiores aos verificados por Pita (1984), que encontrou dez em *H. brasiliensis* e 14 em *H. pauciflora*, para plantas irrigadas, sob condições de casa de vegetação. Estes resultados foram também superiores aos encontrados por Soares et al. (1993) para o número de folhas do último lançamento de mudas de seringueira de raiz

nua, irrigadas e não irrigadas, cultivadas a céu aberto em Lavras, MG, no mesmo período (maio a julho). Estas diferenças podem estar associadas aos fatores ambientais atuantes no período experimental (Figura 2), além das condições e idade das plantas, pois, no presente estudo, as avaliações foram realizadas em campo, em plantas adultas pertencentes a um jardim clonal.

Os resultados mostraram, ainda, que não houve diferenças entre os clones de seringueira estudados, com relação ao comprimento e largura foliolar (Figura 4B e C), durante a ontogenia foliar.

O número de folhas por lançamento aumentou, juntamente com comprimento e largura do folíolo central (Figura 4). Embora o número de folhas máximo por lançamento tenha sido atingido aos 37 dias (Figura 4A), o incremento de expansão foliolar (comprimento e largura) continuou até os 47 dias após a formação dos primeiros primórdios foliares (Figura 4B e C). Estes resultados estão de acordo com os encontrados por Bergonci (1981) e Pita (1984), porém, esses autores verificaram também que, mesmo após a expansão foliar completa, a matéria seca e a matéria fresca continuam aumentando na folha. Segundo Hallé et al. (1978), a ontogenia foliar da seringueira pode ser separada em dois estádios distintos: o primeiro, em que o crescimento ocorre por divisão celular e o segundo, por alongamento celular.

A expansão mais ou menos uniforme das folhas, no lançamento não ocorre antes do final do crescimento da gema apical, sugerindo que ela tenha um papel inibidor do mesmo (Taylor, 1970). As folhas de seringueira, durante o período inicial, desenvolvem-se rapidamente (Figuras 3 e 4), o que sugere que nesta fase sejam diretamente dependentes de um grande suprimento de água, fotoassimilados e nutrientes, além da interação de fatores ambientais adequados, como alta radiação e temperatura e umidade do ar elevadas.

Em seringueira, a maturidade foliar é atingida em torno de 35 a 40 dias após a emergência foliar (Bergonci, 1981; Pita, 1984; Samsuddin et al., 1978).

Os resultados obtidos no presente trabalho se assemelham aos encontrados por esses pesquisadores, já que a maturidade foliar foi atingida entre 47 e 52 dias de idade, após a formação dos primeiros primórdios foliares. Cabe esclarecer que as observações feitas no presente trabalho iniciaram-se 12 dias antes das realizadas por aqueles autores, ou seja, no estágio A.

### 3.3 Teores de clorofilas

Os teores de clorofila *a*, *b*, total e relação *a/b*, durante o período seco, aumentaram para os diferentes clones, com a idade foliar (Figura 5). Este comportamento se assemelha aos observados por Pita (1984), em estudos realizados com as espécies *H. brasiliensis* e *H. pauciflora*, e ao de Bergonci (1981), com plantas do clone Fx 2261.

Na Figura 5, verifica-se também que houve um aumento sensível nos teores de clorofilas *a* (Figura 5A), *b* (Figura 5B) e total (Figura 5C), a partir do estágio A até o 22º dia (estádio B2), quando ocorreu uma redução nestes teores, permanecendo mais ou menos constante até o 37º dia (estádio C). Em seguida, houve aumentos significativos nos teores de clorofilas nos clones PB 235, RRIM 600 e GT 1, com o avanço da idade foliar. Estes resultados demonstram que o acúmulo de clorofilas é maior, à medida que as folhas vão atingindo a maturidade.

Durante a ontogenia foliar, a redução nos teores de clorofilas *a*, *b* e total, ocorrida nos clones PB 235, RRIM 600 e G T 1, no período compreendido entre os estádios B2 e C, coincide com o estágio de maior expansão foliar (Figura 4B). De acordo com Samsuddin et al. (1978), o declínio na concentração de clorofilas, durante a fase de expansão foliar, deve-se a uma diluição, pois a taxa de expansão foliar é mais rápida que a taxa de síntese de clorofilas.

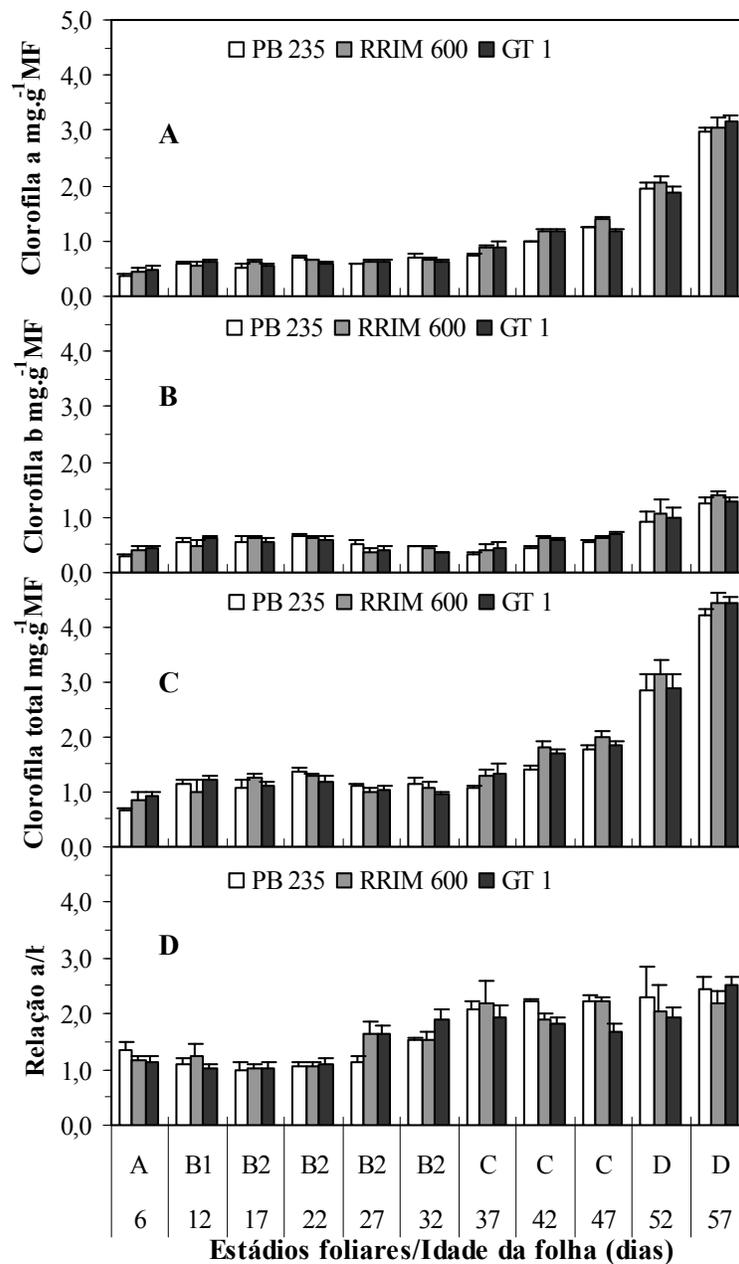


FIGURA 5. Teores de clorofilas *a* (A), *b* (B), total (C) e relação *a/b* (D), durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, na estação seca, em Lavras, MG, 2004 (as barras em cada coluna indicam o erro padrão da média de quatro repetições).

O clone RRIM 600 apresentou-se superior aos clones GT 1 e PB 235 com relação ao teor de clorofila total (Figura 5C), dos 42 aos 57 dias de idade da folha. Estas diferenças possivelmente estão relacionadas a comportamentos diferenciados na fotossíntese destes clones.

Nas plantas dos clones de seringueira estudados, o acúmulo de clorofilas nas folhas durante a sua ontogenia parece apresentar-se em duas fases distintas (Figura 5). A primeira fase estende-se do dia zero até o 37º dia, passando por um período estacionário, que dura aproximadamente 10 dias (27-37 dias). Durante esta fase, a razão clorofila *a/b* declina até um valor de cerca de 1,0 (17-22 dias de idade), aumentando significativamente a partir deste período até os 37 dias de idade da folha (Figura 5D). Os altos valores da relação clorofila *a/b* indicam uma formação mais rápida de clorofila *a* do que de *b* (Albert et al., 1975).

Uma segunda fase começa aos 37 dias, com duplicação nos teores de clorofilas, embora a relação clorofila *a/b* entre os clones tenha se mantido, o que sugere que os aumentos nos teores de clorofilas *a* e *b* ocorrem de forma semelhante. Durante esta fase, os teores de clorofilas *a* (Figura 5A), *b* (Figura 5B) e total (Figura 5C) continuaram aumentando até os 57 dias, quando as folhas atingiram completamente sua maturidade. O acúmulo de clorofilas em duas fases distintas assemelha-se aos encontrados por outros pesquisadores, durante a ontogenia foliar do clone Fx 2261 (Bergonci, 1981) e em duas espécies de seringueira (Pita, 1984) cultivadas em casa de vegetação. No entanto, Pita (1984) observou esse aumento em apenas duas fases, quando o teor de clorofila foi expresso com base na área foliar ou na matéria fresca de plantas irrigadas.

### **3.4 Teores de antocianinas**

A coloração vermelha dos folíolos jovens de seringueira surgiu no estágio inicial do desenvolvimento foliar, permanecendo com maior intensidade a partir do estágio B1 até o estágio B2 (Figuras 1 e 6). Pita (1984) relatou que os

teores de antocianinas presentes nos folíolos jovens de plantas de seringueira são acumulados na camada inferior das células do mesofilo. Informações a respeito de concentrações e funções destes pigmentos, durante o desenvolvimento foliar, ainda são insuficientes. No entanto, sabe-se que a coloração vermelha das folhas de seringueira, que reflete os teores de antocianinas e a concentração de compostos fenólicos durante a ontogenia foliar (Pita, 1984), tem sido associada à suscetibilidade das folhas ao fungo *Microcyclus ulei* (Moraes, 1985).

Os teores de antocianinas aumentaram rapidamente do estágio A até os estádios B1 e B2 (12 e 17 dias de idade foliar, respectivamente), cujos valores variaram de 13,8 a 356mmol.g<sup>-1</sup>MF, entre os estádios A e B2, respectivamente. Após um período de estabilidade no estágio B2, ocorreu um rápido declínio, dos 22 aos 32 dias de idade da folha (Figura 6), sugerindo que a rápida degradação dos pigmentos do estágio B2 para o estágio C pode estar associada à formação de outros compostos ou a diluição dos mesmos, com o aumento da expansão da folha durante este período. Estes resultados assemelham-se aos encontrados por Pita (1984) na ontogenia foliar de duas espécies de seringueira, nos quais o teor de antocianinas apresentou uma taxa de degradação e ou diluição exponencial, com uma queda brusca no teor de antocianinas até o 20º dia após a emergência foliar, considerando o início das observações no estágio B1.

A redução dos teores de antocianinas foi menos acentuada nas plantas do clone PB 235, cujos teores mostraram-se significativamente superiores aos dos demais clones, durante o período dos 12 aos 32 dias após a formação dos primórdios foliares. Os teores de antocianina atingiram valores mínimos aos 42 dias de idade da folha (Figura 6). As folhas apresentaram maiores concentrações de antocianinas, principalmente no estágio B2. Estes resultados assemelham-se aos de Moraes (1985) e Pita (1984), em plantas de seringueira.

Relacionando-se os teores de clorofilas dos clones avaliados (Figura 5) com os de antocianinas (Figura 6), verifica-se que houve uma correlação inversa

entre estas variáveis, isto é, à medida que aumentam os teores de clorofilas, ocorre um declínio nos teores de antocianinas, chegando a valores próximos de zero, aos 47 dias de idade da folha, no estágio C. Enquanto isso, os teores de clorofila total continuaram aumentando, até atingir valores superiores a  $4\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{MF}$  no estágio D de desenvolvimento foliar. O declínio no teor de antocianinas é justificado pela sua degradação, visando à formação de compostos fenólicos (Pita, 1984).

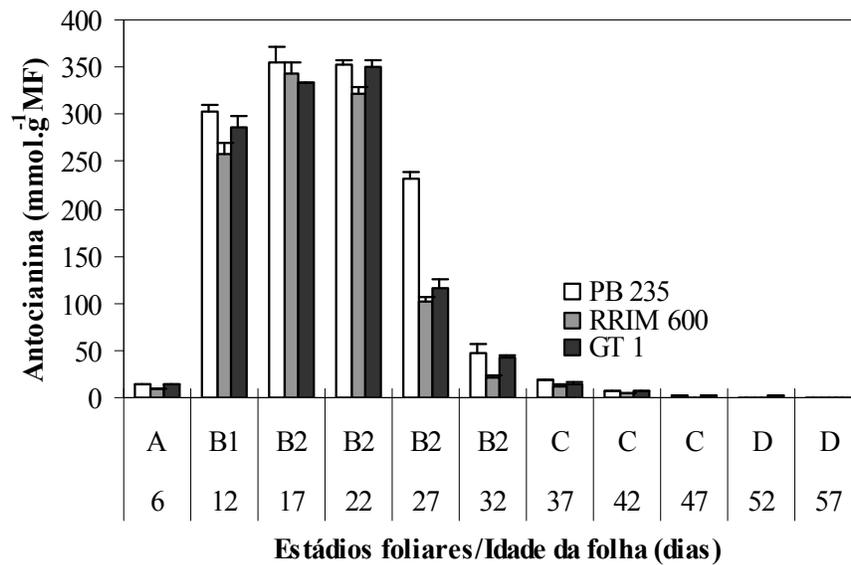


FIGURA 6. Teores de antocianinas, durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, na estação seca, em Lavras, MG, 2004 (as barras em cada coluna indicam o erro padrão da média de quatro repetições).

Em trabalho desenvolvido com plantas de clones de *Hevea* spp., Pita (1984) verificou que a concentração inicial de antocianinas é inversamente proporcional ao teor de fenóis e que, nos clones considerados suscetíveis, quando infectados pelo fungo *M. ulei*, a concentração de clorofila diminuiu,

promovendo a redução da produção de fotoassimilados. No presente trabalho, o clone PB 235 apresentou menor quantidade de clorofila total (Figura 5C) em relação aos clones RRIM 600 e GT 1 e teores mais elevados de antocianinas (Figura 6) por muito mais tempo, durante o desenvolvimento da folha. Tais resultados permitem inferir que este clone pode ser considerado como suscetível, não só ao *M. ulei*, como a outros patógenos, em condições favoráveis ao desenvolvimento destas doenças, uma vez que os compostos fenólicos somente serão formados mais tarde, e em menores concentrações.

### 3.5 Trocas gasosas

Os valores referentes às trocas gasosas dos clones PB 235, RRIM 600 e GT 1, durante a ontogenia foliar no período seco, estão apresentados nas Figuras 7 e 8. Os resultados mostram que, com a idade da planta, houve aumentos em condutância estomática (Figura 7D), fotossíntese líquida (Figura 8A), eficiência no uso da água (Figura 7B), eficiência de carboxilação (Figura 7C) e transpiração (Figura 8D), ao passo que a concentração interna de CO<sub>2</sub> diminuiu até os 42 dias de idade foliar, permanecendo praticamente constante entre os clones, após este período, até a maturidade da folha (Figura 7C). Possivelmente, a partir desta idade, houve uma maior assimilação deste CO<sub>2</sub> interno pelas folhas, que se apresentavam mais desenvolvidas.

A densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) e a temperatura foliar apresentaram comportamento semelhante no decorrer da idade da folha, entre os clones estudados, durante o período em que foram avaliadas (Figuras 7A e B).

O declínio na eficiência no uso da água (EUA) dos três clones (Figura 7C), aos 57 dias de idade foliar, no estágio D, pode ser justificado pela influência dos fatores ambientais sobre as plantas no início de julho (Figura 2). Isso pode ter causado aumento na transpiração (Figura 8D) proporcionalmente

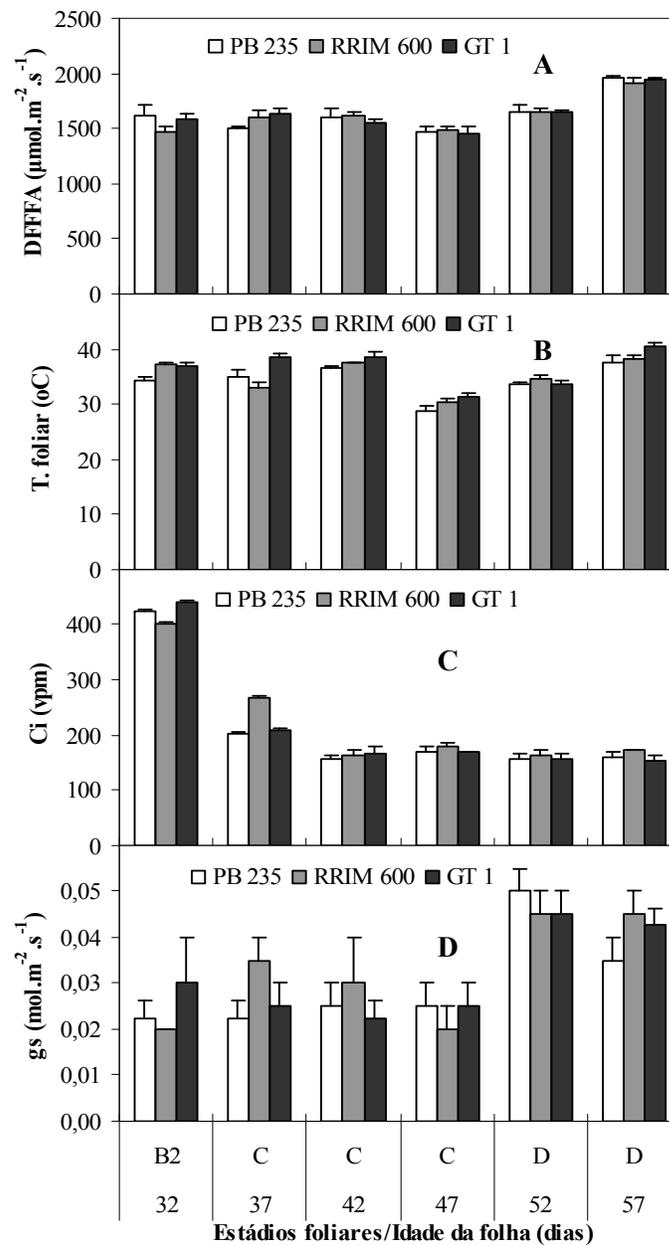


FIGURA 7. Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (A), temperatura foliar (B), concentração interna de  $\text{CO}_2$  (C) e condutância estomática (D) durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, na estação seca, em Lavras, MG, 2004 (as barras em cada coluna indicam o erro padrão da média de quatro repetições).

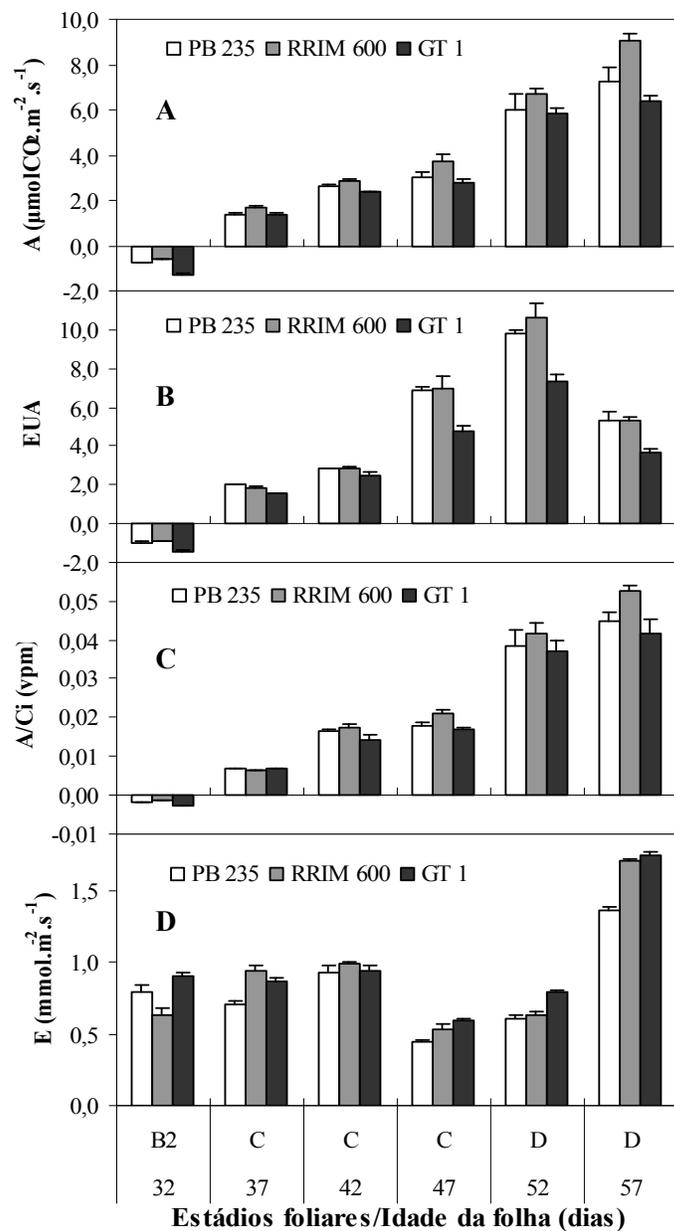


FIGURA 8. Fotossíntese líquida (A), uso eficiente da água (B), eficiência de carboxilação (D) e transpiração (C) durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, na estação seca, em Lavras, MG, 2004 (as barras em cada coluna indicam o erro padrão da média de quatro repetições).

maior que na fotossíntese líquida, apesar desta última ter atingido valores máximos, neste mesmo período, nas plantas dos clones estudados (Figura 8A). Estes resultados se assemelham aos encontrados por Schwob et al. (1998), em mudas de seringueira do clone PR 255, cultivadas em vasos e inoculadas com micorrizas. Estes autores verificaram, nas plantas controle, que a EUA aumentou com os estádios de desenvolvimento da folha, embora tenha ocorrido uma redução no final, com a maturidade.

De forma geral, o clone GT 1 apresentou uma maior temperatura foliar (Figura 7B), assim como uma elevada transpiração (Figura 8D), a partir do 42º dia de idade foliar, o que pode ter acarretado menor eficiência no uso da água e menor fotossíntese líquida deste clone em relação aos clones PB 235 e RRIM 600 (Figuras 8A e B).

Os resultados obtidos por Samsuddin & Impens (1978a,b) indicam que a variação na resistência do mesófilo, em mudas de clones de seringueira, é fator de grande importância para maior ou menor eficiência no uso de água. Segundo Rocha Neto et al. (1983), a capacidade fotossintética e a eficiência no uso de água, em folhas completamente expandidas, foram máximas em plantas túrgidas de IAN 717 e IAN 873, embora a mesma tendência não tenha sido observada no clone IAN 6323, que apresentou elevadas taxas transpiratórias.

No presente trabalho, o clone RRIM 600 apresentou as maiores taxas de fotossíntese líquida durante todo período das avaliações, diferenciando-se significativamente dos clones PB 235 e GT 1 no final do estágio D (Figura 8A). Esse aumento na fotossíntese líquida foi acompanhado também de um aumento na condutância estomática dos clones (Figura 7D), com valores significativamente elevados no estágio D, dos 52 aos 57 dias de idade, quando as folhas encontravam-se completamente expandidas e maduras.

Na Figura 8A, observa-se que a fotossíntese líquida foi negativa aos 32 dias (estádio B2), tornando-se positiva a partir do estágio C, aos 37 dias de idade

da folha. Isso indica que, durante o período compreendido entre os estádios A e final do B2, a folha, nestes estádios, funciona como um forte dreno, utilizando reservas armazenadas no caule e ou de fotoassimilados produzidos pelas folhas maduras. Bergonci (1981) e Pita (1984) constataram o mesmo comportamento para fotossíntese líquida, no mesmo estágio de desenvolvimento (B2) durante a ontogenia foliar de plantas seringueira. No presente trabalho, vale ressaltar que as folhas, do estágio B1 ao B2, apresentaram-se bastante frágeis e pequenas, somente possibilitando avaliar fotossíntese no final do estágio B2, quando atingiram tamanho suficiente para abranger toda a área da câmara do IRGA.

De acordo com alguns estudos sobre ontogenia foliar de seringueira, as baixas taxas fotossintéticas no início deste processo e as elevadas, no final, estão associadas a algumas características, tais como resistência estomática, respiração (Pita, 1984; Samsuddin & Impens, 1979a,b; Schwob et al., 1998) e alto ponto de compensação de CO<sub>2</sub> (Bergonci, 1981), que apresentam elevados valores no início da ontogenia foliar da seringueira e reduzem com a idade e a expansão da folha. Contudo, outras características, tais como acúmulo de matéria seca, área foliar, teor de clorofilas (Bergonci, 1981; Pita, 1984), ângulo do folíolo central em relação ao pecíolo (Bergonci, 1981; Pita, 1984; Samsuddin et al., 1978; Samsuddin & Impens, 1979a,b) e condutância estomática (Schwob et al., 1998), foram aumentando com o desenvolvimento, atingindo valores máximos com a maturidade da folha. É provável que, no presente trabalho, as combinações entre essas características tenham contribuído para o aumento da fotossíntese líquida, a eficiência no uso da água e a eficiência de carboxilação dos diferentes clones (Figura 8A, B e C).

Os valores negativos da fotossíntese líquida podem estar associados aos baixos teores de clorofilas encontrados nas folhas, no estágio B2 (Figuras 5 e 8A), assim como, possivelmente, podem estar relacionados também à baixa atividade da enzima Rubisco nestas folhas jovens. Estas observações estão de

acordo com os resultados obtidos por Dickmann (1971) em folhas jovens de *Populus deltoides*, o qual verificou baixas quantidades de pigmentos e baixa atividade na enzima de assimilação de CO<sub>2</sub> em relação às folhas adultas. Para Bergonci (1981), durante da ontogenia foliar em plantas do clone Fx 2261, a assimilação de CO<sub>2</sub> apresenta limitações de ordem física, como resistência estomática ao CO<sub>2</sub> e de ordem bioquímica, como o conteúdo de clorofila e a atividade enzimática na redução do CO<sub>2</sub>. Estes resultados confirmam os valores negativos de fotossíntese líquida e os baixos teores de clorofilas encontrados nas folhas no estágio B2.

Bergonci (1981) verificou que as maiores taxas de fotossíntese líquida e condutância estomática ao CO<sub>2</sub> foram encontradas em folhas do clone Fx 2261 completamente expandidas, no estágio D. Por outro lado, nas folhas jovens do estágio B2, a fotossíntese líquida apresentou-se negativa ou nula, com condutância estomática relativamente baixa em relação às adultas, sugerindo que esta última depende principalmente da transformação das células pré-estomáticas em estômatos funcionais durante o desenvolvimento foliar. Com base em suas conclusões, pode-se inferir que, no presente trabalho, os estômatos ainda não estavam totalmente formados no estágio B2, o que pode explicar a baixa condutância estomática e a ausência de fotossíntese líquida positiva (Figuras 7D e 8A).

Somente a partir dos 47 dias, quando a folha atingiu dimensões de expansão completa (Figura 4B e C), é que a fotossíntese líquida começou a aumentar de forma significativa (Figura 8A), juntamente com os teores de clorofilas (Figura 5), eficiência de carboxilação (Figura 8C) e eficiência do uso da água (Figura 8B). Isso é consequência também dos maiores valores de condutância estomática (Figura 8D). Pode-se inferir que durante a ontogenia foliar estas características praticamente não diferem entre os clones durante a

estação seca, mas diferenças nessas características podem ocorrer entre os clones, em outras estações do ano, como na estação chuvosa.

No estádio D, os clones PB 235, RRIM 600 e GT 1 apresentaram taxas médias de fotossíntese líquida de 7,23, 9,07 e 6,40  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , respectivamente. Estes resultados foram semelhantes aos encontrados por Coutinho & Conforto (2001) para esses mesmos clones, em período seco, em São José do Rio Preto, SP. Entretanto, foram inferiores aos verificados por Cavalcante & Conforto (2002) em períodos úmidos, embora sejam superiores aos observados por esses mesmos autores, em períodos secos. As taxas transpiratórias e as condutâncias estomáticas observadas no presente trabalho foram inferiores às encontradas por Cavalcante & Conforto (2002) e Coutinho & Conforto (2001).

O balanço de  $\text{CO}_2$  positivo máximo coincidiu com o teor máximo de clorofila e com o acúmulo de matéria seca foliar, conforme já havia sido observado por Bergonci (1981) e Pita (1984). Embora a fotossíntese líquida esteja associada ao teor de clorofila, o aumento da taxa fotossintética foi significativamente maior que o aumento na taxa do acúmulo de clorofila total durante a ontogenia foliar de seringueira. Os resultados aqui apresentados estão de acordo com os observados por aqueles autores.

A resistência estomática é um fator mais limitante à fotossíntese líquida que o acúmulo de clorofila (Bergonci, 1981; Pita, 1984). Em folhas de seringueira que atingiram a maturidade, Bergonci (1981) constatou que a resistência estomática apresentou os menores valores, enquanto a condutância ao  $\text{CO}_2$  e a fotossíntese líquida aumentaram simultaneamente com a idade.

No presente trabalho, os resultados mostraram que o aumento e as diferenças de fotossíntese líquida (Figura 8A) e eficiência de carboxilação (Figura 8C), mantiveram aumentos proporcionais durante a ontogenia foliar dos três clones. Mesmo assim, cabe registrar que, após os 47 dias de idade da folha,

esse aumento foi maior, ainda que de forma proporcional entre os clones para estes dois parâmetros, com destaque para o clone RRIM 600, que mostrou valores significativamente superiores aos dos demais clones. Com base nestes resultados, conclui-se que, a partir do 47º dia, em função do desenvolvimento das estruturas do aparelho fotossintético, é possível que tenha ocorrido maior assimilação de CO<sub>2</sub> interno, reduzindo, assim, sua concentração nas plantas dos diferentes clones, o que provocou um aumento na eficiência de carboxilação (A/Ci), decorrente do aumento nas taxas fotossintéticas.

Bergonci (1981) observou que a condutância estomática ao CO<sub>2</sub> atinge valor máximo por volta dos 35 aos 40 dias após a emergência foliar, enquanto que, na condutância total ao CO<sub>2</sub>, esse resultado é alcançado entre os 40 a 50 dias, o que implica maiores taxas de fotossíntese líquida, nesse estágio de desenvolvimento. Essas observações confirmam os resultados apresentados na Figura 8A e C, na qual se verifica que, a partir 52º dia de idade da folha, ocorreu um aumento na condutância estomática, seguido de um aumento na fotossíntese. Ainda de acordo com Bergonci (1981), o fluxo de CO<sub>2</sub> até o local de carboxilação é controlado principalmente pelos estômatos, existindo uma estreita relação entre transpiração e condutância estomática ao vapor de água e ao CO<sub>2</sub>, com a taxa fotossintética. Samsuddin & Impens (1979a,b) encontraram, em clones malásicos, elevadas taxas de respiração e resistência estomática ao vapor de água no início da ontogenia foliar, as quais decresceram à medida que a folha se expandiu.

### **3.6 Fluorescência da clorofila**

A Figura 9 ilustra os resultados de fluorescência inicial (Fo), máxima (Fm) e a relação entre fluorescência variável e máxima (Fv/Fm). Verifica-se que houve um aumento destas variáveis com o desenvolvimento foliar. No entanto, a partir dos 37 dias de idade da folha, a Fo começou a reduzir (Figuras 9A),

enquanto a  $F_m$  continuou aumentando (Figura 9B) até os 47 dias, reduzindo um pouco, logo em seguida. Isto implica maior aumento na  $F_v$ , considerando que  $F_v = F_m - F_o$  e, conseqüentemente, aumento na relação  $F_v/F_m$  (Figura 9C) e maior produção de *quantum* da fotoquímica nos clones estudados, após este período.

Os maiores valores de  $F_v/F_m$ , aos 47 dias de idade da folha (Figura 9C), coincidem com o máximo de expansão foliolar (Figuras 4B e C), com a elevação significativa nos teores de clorofilas (Figura 5) e com os maiores valores de fotossíntese líquida (Figuras 8A) nos clones estudados, neste mesmo período. Isso sugere que o aparelho fotossintético (fotossistemas I e II e enzimas carboxilativas) se encontra completamente formado (Samsuddin et al., 1978).

A razão  $F_v/F_m$  é considerada como a medida da utilização da energia radiante absorvida na fotossíntese. Assim, valores elevados desta razão, em folhas maduras, implicam melhoria na utilização de energia radiante absorvida e elevação das reações do ciclo de Calvin (Siffel et al., 1988). Os resultados de  $F_v/F_m$  apresentados na Figura 9C confirmam que, no estágio D, o aparelho fotossintético das folhas dos clones de seringueira, aqui estudados, possivelmente encontra-se completamente formado.

Para uma grande variedade de espécies, a relação  $F_v/F_m$  varia entre 0,800 e 0,833 (Björkman & Demmig, 1987). No presente trabalho, mesmo quando o aparelho fotossintético encontrava-se completamente formado, os clones apresentaram, no estágio D, valores de  $F_v/F_m$  um pouco inferiores (Figura 9C) aos encontrados por aqueles autores, os quais podem estar associados à influência de baixas temperaturas e estiagem (Figura 2) durante o período experimental.

De modo geral, o clone RRIM 600 apresentou os maiores valores da relação  $F_v/F_m$  (Figura 9C) durante a ontogenia das folhas, em comparação com os clones PB 235 e GT 1. Isso repercutiu também nos teores de clorofilas (Figura 5) e nas taxas de fotossíntese líquida (Figuras 8A).

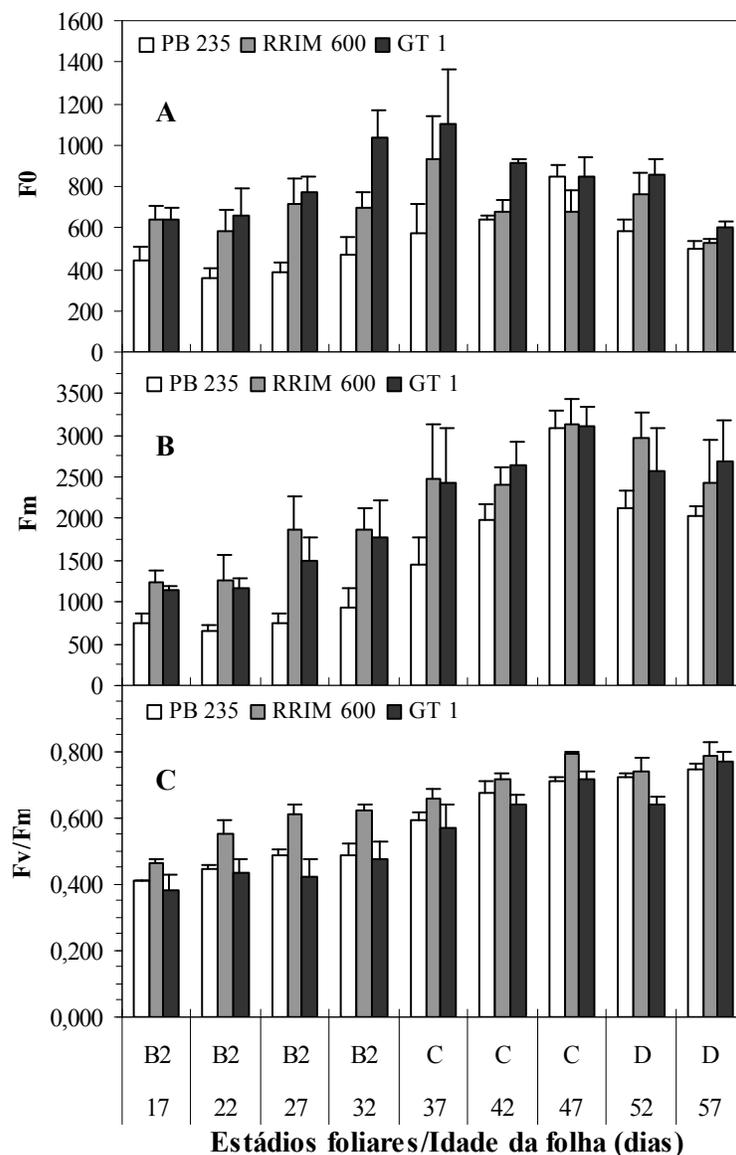


FIGURA 9. Fluorescência inicial (A), máxima (B) e variação da fluorescência da clorofila (C), durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, na estação seca em Lavras, MG, 2004 (as barras em cada coluna indicam o erro padrão da média de quatro repetições).

Em trabalho realizado com folhas jovens, recém-maduras, maduras e velhas, em clones de *Populus tremuloides*, Noormets et al. (2001) verificaram

baixo conteúdo de Rubisco e reduzida taxa de fotossíntese líquida em folhas jovens. Os resultados obtidos no presente trabalho sugerem que, provavelmente, no início da ontogenia foliar dos clones de seringueira (Figura 9), há limitações na absorção e na utilização da energia radiante produzida pela fotoquímica nas reações do ciclo de Calvin.

No estágio D, aos 57 dias de idade, quando as folhas estavam completamente expandidas e maduras, os clones PB 235, RRIM 600 e GT 1 apresentaram valores de  $F_v/F_m$  correspondentes a 0,75, 0,79 e 0,77, respectivamente. Estes valores foram semelhantes aos encontrados por Senevirathna et al. (2003) para a relação  $F_v/F_m$  em folhas completamente expandidas do clone RRIC 100, cultivado sob condições de campo. Os menores valores de  $F_v/F_m$  apresentados pelo clone GT 1, possivelmente, se devem a um maior aumento de  $F_o$  em relação a  $F_m$ , que implica redução de  $F_v$ .

Mudanças no nível de fluorescência máxima podem ser ocasionadas pelo decréscimo de reoxidação da quinona  $Q_A$  (aumento de  $F_m$ ) ou baixa taxa de oxidação da molécula de água (decréscimo de  $F_m$ ) (Toivonen & Vidaver, 1988). O clone PB 235 teria, assim, certa deficiência, em relação aos outros clones, quanto à taxa de oxidação da molécula de água, caracterizada pelo baixo valor de  $F_m$ , no início do desenvolvimento da folha (Figura 9B). De acordo com Miranda et al. (1981), fluorescência máxima é proporcional à quantidade de moléculas de clorofila existentes no tecido foliar.

O nível de fluorescência máxima ( $F_m$ ) da curva de indução da fluorescência mostra que o aceptor primário de elétrons do fotossistema II ( $Q_A$ ) estava totalmente reduzido, revelando um consumo mínimo, na fotossíntese, da energia radiante absorvida. O nível de fluorescência máxima é o resultado da mais rápida redução de  $Q_A$  em relação a sua reoxidação (Baker & Bradbury, 1981).

### 3.7 Características anatômicas de folhas

Por meio de cortes anatômicos em folhas, foi possível observar diferenças entre os clones PB 235, RRIM 600 e GT 1, em relação ao desenvolvimento e na formação dos vários tecidos, com a idade da folha. Não houve diferenças significativas entre os clones, no que diz respeito ao número de estômatos e ao diâmetro polar nos estádios C e D, e ao diâmetro equatorial dos estômatos no estádio C. No entanto, foram observadas diferenças significativas relativas ao diâmetro equatorial dos estômatos no estádio D, quando o clone PB 235 mostrou-se superior ao RRIM 600 e ao GT 1 (Tabela 1).

TABELA 1. Número e diâmetros polar e equatorial de estômatos de clones de seringueira, durante a ontogenia nos estádios foliares C e D, em condições de campo. Lavras, MG, 2004.

Variáveis	Clones	Estádios foliares		C.V (%)
		C	D	
Número de estômatos /mm <sup>2</sup>	PB 235	332 Aa <sup>1</sup>	330 Aa	7,8
	RRIM 600	337 Aa	319 Aa	
	GT 1	348 Aa	325 Aa	
Diâmetro polar (µm)	PB 235	30,4 Ba	38,8 Aa	7,3
	RRIM 600	29,7 Ba	36,0 Aa	
	GT 1	32,3 Aa	35,3 Aa	
Diâmetro equatorial (µm)	PB 235	20,3 Ba	24,4 Aa	6,8
	RRIM 600	20,2 Aa	21,7 Ab	
	GT 1	20,6 Aa	22,2 Ab	

<sup>1</sup>Médias seguidas da mesma letra maiúscula, na linha e minúscula, na coluna, para a mesma variável, não diferem entre si, pelo Teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

Os cortes paradérmicos permitiram constatar que os clones estudados apresentam estômatos apenas na epiderme da face abaxial das folhas, sendo estas consideradas hipoestomáticas. Esta constatação foi verificada por outros pesquisadores em diferentes clones de seringueira, os quais observaram também que a densidade estomática é variável em função das espécies e de seus híbridos interespecíficos (Medri & Lleras 1980; Medri & Lleras, 1981; Samsuddin,

1980). Medri & Lleras (1980) observaram que a densidade e as dimensões estomáticas dos clones IAN 717, IAN 873, IAC 222, FX 4512, P 10 e IAN 6484 variaram entre 170 e 590 estômatos.mm<sup>-2</sup> e 26 a 43µm, respectivamente.

Na Figura 10 observam-se os cortes paradérmicos da epiderme da face abaxial das folhas dos clones PB 235, RRIM 600 e GT 1. O número de estômatos na epiderme da face abaxial das folhas destes clones não diferiu significativamente entre os estádios C e D (Tabela 1 e Figura 10). As densidades estomáticas em folhas completamente expandidas (estádio D) foram inferiores às encontradas por Samsuddin (1980) na Malásia, nos clones RRIM 600 (465mm<sup>2</sup>) e GT 1 (372mm<sup>2</sup>). Por outro lado, as dimensões dos estômatos, no presente trabalho, foram maiores que as encontradas por aquele autor.

A densidade estomática de folhas no estágio D foi superior à verificada por Martins & Zieri (2003), em plantas de dez anos do clone RRIM 600 (296 estômatos.mm<sup>-2</sup>), em Votuporanga, SP, porém foi inferior à encontrada por aqueles autores no clone GT 1 (364 estômatos.mm<sup>-2</sup>). Os valores de diâmetro polar (Tabela 1) foram superiores aos observados por Medri & Lleras (1981) no clone IAN 873.

As densidades estomáticas das folhas dos clones PB 235 (330 estômatos.mm<sup>-2</sup>) e GT 1 (325 estômatos.mm<sup>-2</sup>), no estágio D (Tabela 1), foram superiores e inferiores, respectivamente, às encontradas por Oliveira et al. (2004) nos clones PB 235 e GT 1 (286 e 348 estômatos.mm<sup>-2</sup>, respectivamente) em plantas de 2,5 anos, em sistema de monocultivo, em Lavras, MG. No entanto, os diâmetros estomáticos – polar e equatorial – aqui encontrados foram maiores que os encontrados por aqueles autores.

As densidades estomáticas encontradas no presente trabalho (Tabela 1) se assemelham à variação de 369 a 278 estômatos.mm<sup>-2</sup> verificada por Gomez & Hamzah (1980) em diferentes clones de seringueira. Os valores de densidade estomática verificados na região mediana do folíolo central dos clones PB 235,

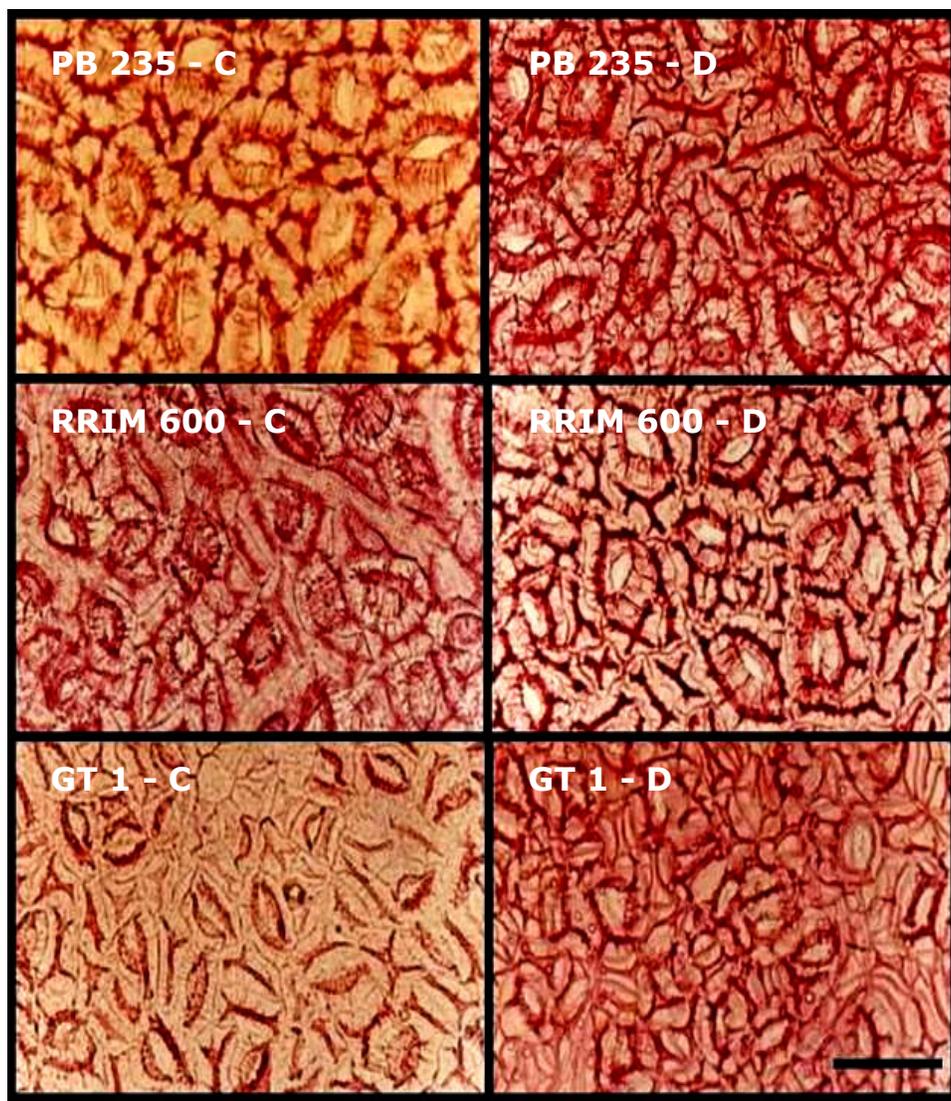


FIGURA 10. Cortes paradérmicos da epiderme da face abaxial de folhas de clones de seringueira nos estádios C e D. Lavras, MG, 2004 (a barra corresponde a 50  $\mu$ m).

RRIM 600 e GT 1 (Tabela 1), quando comparados com outros encontrados em trabalhos realizados na região de São José do Rio Preto, SP, foram inferiores aos verificados por Cavalcante & Conforto (2002) e superiores aos encontrados por

Coutinho & Conforto (2001), na mesma parte do folíolo. Estas diferenças podem estar associadas à influência dos fatores ambientais durante o período experimental.

No presente estudo não foram realizados cortes paradérmicos das folhas no estágio B (B1 e B2). Contudo, Samsuddin & Impens (1978a,b) e Samsuddin (1980) verificaram em folhas jovens de seringueira no estágio B, que os estômatos ainda não são funcionais e, morfológicamente, as estruturas internas dos folíolos apresentam-se bem compactas, reduzindo a perda de água.

Durante a ontogenia foliar, nos três clones estudados, ocorreu diferença de desenvolvimento na formação dos vários tecidos foliares (Tabela 2). As espessuras das epidermes das faces adaxial e abaxial aumentaram sensivelmente com a idade da folha, do estágio B2 até o estágio C. Em seguida, decresceram com a maturidade foliar (estágio D). Isso se deve à expansão foliar, que se intensificou após o 27º dia de idade da folha (Figura 4B e C), promovendo a redução das espessuras das epidermes e o conseqüente aumento da espessura dos demais tecidos constituintes da folha, o que pode ter causado o aumento na resistência do mesofilo no estágio C. Este comportamento foi semelhante ao observado por Pita (1984), em seringueira.

De modo geral, durante a ontogenia foliar dos clones estudados, os parênquimas – adaxial, abaxial e lacunoso –, a resistência do mesofilo e a espessura do mesofilo aumentaram significativamente entre os estádios, exceto entre os estádios A e B1, nos quais os tecidos ainda não haviam se diferenciado completamente, inviabilizando tais observações. No entanto, pode-se afirmar que, de forma geral, o limbo foliar aumentou do estágio A até o D.

Os parênquimas paliçádico adaxial e lacunoso aumentaram sem diferenças significativas entre os clones, até o estágio D. Quando houve este aumento, ele passou a ser maior nos clones RRIM 600 e GT 1, em comparação

ao clone PB 235, ocorrendo o mesmo em relação à espessura do paliçádico abaxial.

TABELA 2. Espessuras da epiderme adaxial, parênquimas paliçádico adaxial e abaxial, parênquima lacunoso, epiderme abaxial, resistência do mesofilo (parênquima paliçádico total/parênquima lacunoso), espessura do mesofilo e do limbo foliar durante a ontogenia foliar de clones de seringueira, em condições de campo. Lavras, MG, 2004.

Variáveis	Clones	Estádios foliares					C.V (%)
		A	B1	B2	C	D	
Epiderme adaxial (µm)	PB 235	-	-	19,9 Ca <sup>1</sup>	25,1 Aa	22,8 Ba	
	RRIM 600	-	-	19,5 Ca	25,1 Aa	22,8 Ba	12,3
	GT 1	-	-	20,0 Ba	22,9 Ab	22,6 Aa	
Parênquima paliçádico adaxial (µm)	PB 235	-	-	41,6 Ca	56,0 Bb	66,9 Ab	
	RRIM 600	-	-	38,3 Ca	56,3 Bb	78,0 Aa	10,5
	GT 1	-	-	40,9 Ca	64,0 Ba	81,4 Aa	
Parênquima lacunoso (µm)	PB 235	-	-	37,8 Ba	49,5 Aa	55,5 Ab	
	RRIM 600	-	-	36,3 Ca	44,1 Ba	61,5 Aa	18,3
	GT 1	-	-	38,3 Ca	48,9 Ba	62,8 Aa	
Parênquima paliçádico abaxial (µm)	PB 235	-	-	21,4 Ca	27,6 Aa	25,0 Bb	
	RRIM 600	-	-	21,6 Ba	26,8 Aa	27,1 Aa	15,2
	GT 1	-	-	19,5 Ba	26,7 Aa	28,0 Aa	
Epiderme adaxial (µm)	PB 235	-	-	17,3 Ba	22,5 Ab	21,4 Aa	
	RRIM 600	-	-	18,5 Ca	24,5 Aa	21,4 Ba	11,3
	GT 1	-	-	17,4 Ba	22,0 Ab	21,1 Aa	
Resistência mesofilo (µm)	PB 235	-	-	1,7 Aa	1,8 Aa	1,7 Aa	
	RRIM 600	-	-	1,7 Ba	1,9 Aa	1,7 Ba	17,4
	GT 1	-	-	1,6 Ba	1,9 Aa	1,8 Aa	
Espessura mesofilo (µm)	PB 235	-	-	100,7 Ca	133,1 Bb	147,2 Ab	
	RRIM 600	-	-	96,27 Ca	127,2 Bb	166,5 Aa	9,4
	GT 1	-	-	98,69 Ca	139,5 Ba	172,2 Aa	
Limbo foliar (µm)	PB 235	90,1 Ea	110,5 Da	137,9 Ca	180,6 Ba	191,3 Ab	
	RRIM 600	91,5 Ea	112,2 Da	134,2 Ca	176,7 Ba	210,6 Aa	7,1
	GT 1	91,4 Ea	115,2 Da	136,0 Ca	183,4 Ba	216,6 Aa	

<sup>1</sup>Médias seguidas da mesma letra maiúscula, na linha e minúscula, na coluna, para a mesma variável, não diferem entre si, pelo Teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

De acordo com estes resultados, pode-se inferir que a diferenciação de um ou outro tecido foliar, à medida que a folha se desenvolve, ocorre conforme as suas especificidades e ou depende das necessidades da planta, como, por exemplo, a realização de trocas gasosas nas folhas maduras.

A partir da formação e estruturação dos tecidos foliares, em todos os clones aqui avaliados, houve aumentos significativos de fotossíntese líquida, teores de clorofilas e eficiência fotoquímica do fotossistema II (Fv/Fm) no estágio D. Segundo Nascimento (2002), o aumento da estrutura dos tecidos parenquimáticos – e, conseqüentemente, do limbo foliar – constitui característica importante no processo fotossintético, por aumentar a eficiência fotossintética, facilitando a realização das trocas gasosas, devido à maior difusão dos gases nos tecidos.

Pita (1984) observou, em tratamentos com e sem déficit hídrico, que *H. pauciflora* apresentou características anatômicas, tais como maior espessamento de epiderme, lâmina foliolar, parênquima paliçádico e tecido lacunoso, mais adequadas para prevenir a perda de água, em comparação com *Hevea brasiliensis*.

Entre os estádios A e B2, os clones não diferiram entre si quanto à espessura do limbo foliar. No estágio C, o clone GT 1 apresentou espessuras de mesofilo significativamente superiores às dos clones PB 235 e RRIM 600. Por outro lado, no estágio D, as espessuras de parênquimas, mesofilo e limbo foliar do clone PB 235 foram significativamente inferiores às dos demais clones (Tabela 2).

As espessuras de limbo foliar, parênquimas paliçádico e lacunoso e epiderme adaxial dos clones estudados, no estágio D (Tabela 2), foram inferiores às observadas por Oliveira et al. (2004), nos clones PB 235 e GT 1, em sistema de monocultivo, embora as espessuras da epiderme abaxial tenham sido semelhantes às encontradas por aqueles autores.

As espessuras de limbo foliar e de parênquimas paliçádico e lacunoso de folhas completamente maduras dos clones aqui avaliados foram maiores que as verificadas por Coutinho & Conforto (2001), em São José do Rio Preto, SP. Esses autores, também investigando os clones aqui estudados, observaram diferenças significativas quanto às espessuras de limbo foliar e parênquimas paliçádico e lacunoso, com maiores valores para os clones PB 235 e GT 1.

As espessuras dos tecidos foliares dos três clones, apesar de maiores, tiveram o mesmo comportamento observado por Pita (1984) durante a ontogenia foliar de *H. pauciflora* e *H. brasiliensis* (IAN 873).

De acordo com os resultados mostrados na Tabela 2, observa-se que não houve diferenças significativas para resistência do mesofilo entre os clones, dentro dos estádios. Porém, entre os estádios, as resistências do mesofilo no C e no D apresentaram-se, conseqüentemente, superiores às encontradas nos estádios e B2. Contudo, estes valores foram superiores aos observados por Medri & Lleras (1983), em diferentes clones de seringueira, em Manaus, AM.

Durante a formação dos primórdios foliares, observa-se a nervura central, em forma circular e o início do desenvolvimento do limbo foliolar, em forma de pequenas pontas, que parece diferenciar-se, posteriormente, à nervura (Figura 11). O folíolo apresenta-se dobrado, de forma que a epiderme adaxial não se expõe. Este comportamento é observado até o estádio B1, quando os folíolos encontram-se em posição vertical, dobrados ou fechados (Figura 1).

À medida que vão atingindo o estádio B2, os folíolos se abrem, registrando mudança do ângulo do folíolo em relação ao pecíolo, que pode variar de 0° (folíolo no estádio B1) a 180° (folíolo maduro) (Bergonci, 1981; Samsuddin & Impens, 1979a,b).

Nas Figuras 12 e 13 pode-se visualizar o aumento nas espessuras dos tecidos foliares, durante a formação da folha, em seus diferentes estádios, até a sua maturidade.

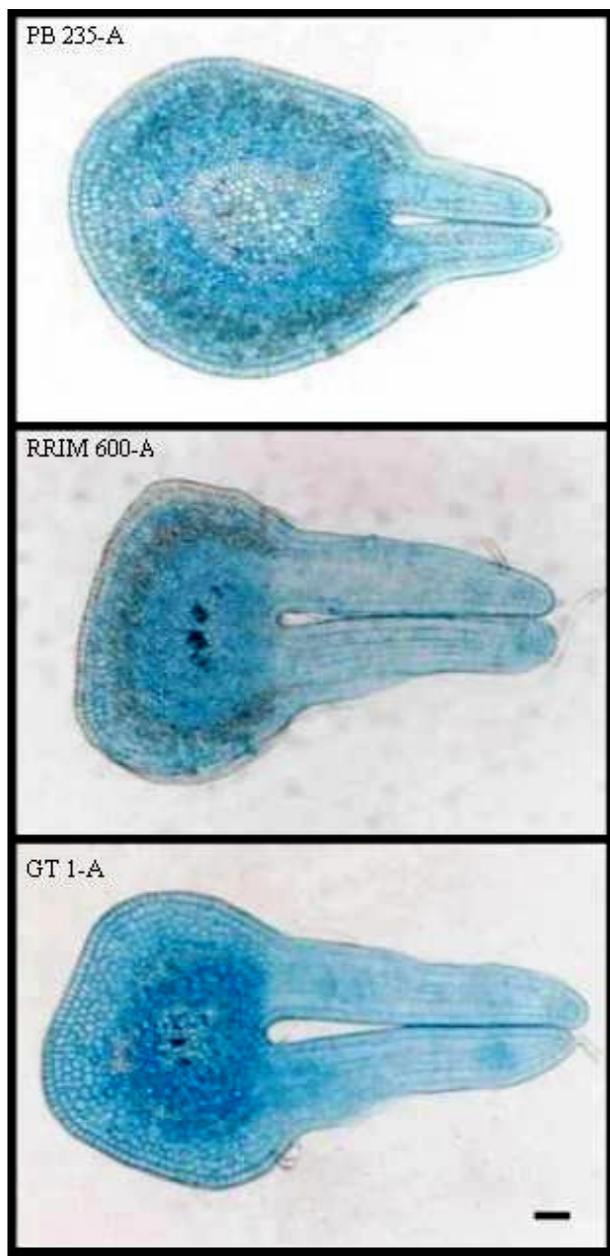


FIGURA 11. Seções transversais de folhas no estágio A, de plantas dos clones de seringueira, com destaque para a formação dos primeiros primórdios foliares. Lavras, MG, 2004 (a barra corresponde a 50 µm).

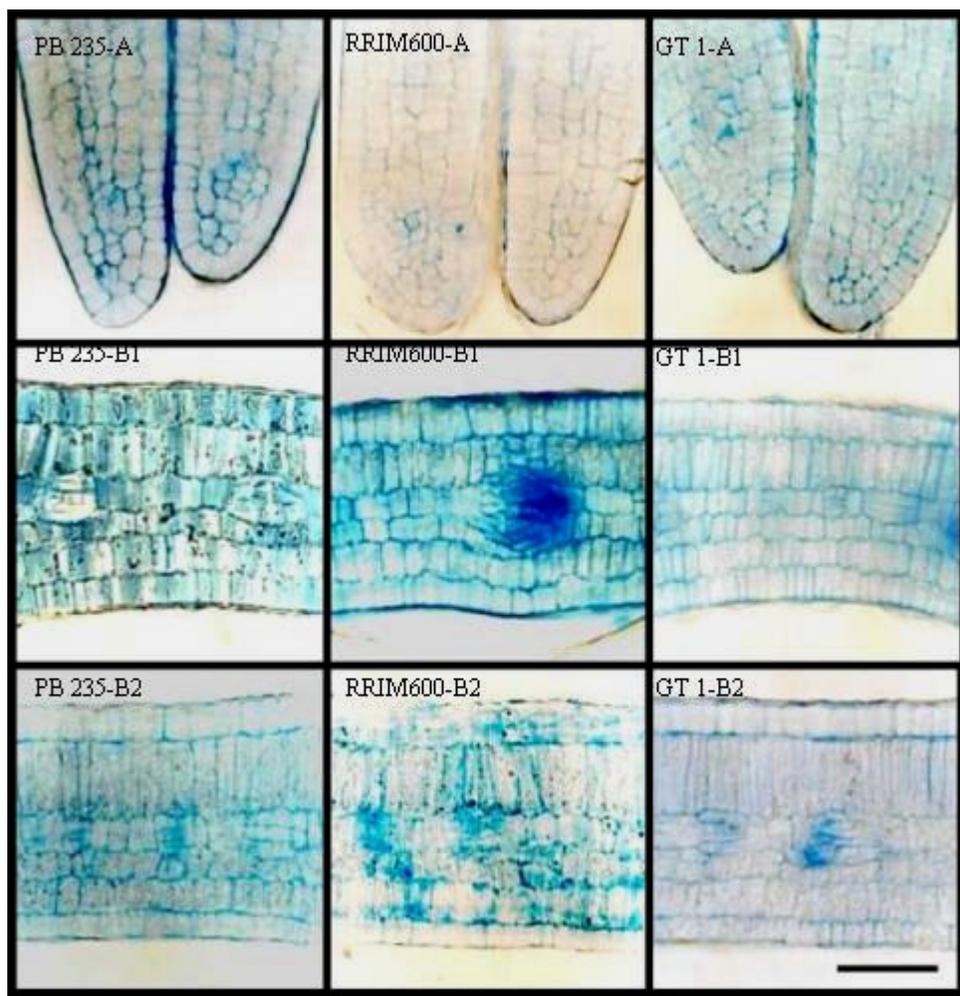


FIGURA 12. Seções transversais de folhas em estádios A (ponta do folíolo em formação), B1 e B2 das plantas de diferentes clones de seringueira. Lavras, MG, 2004 (a barra corresponde a 50  $\mu$ m).

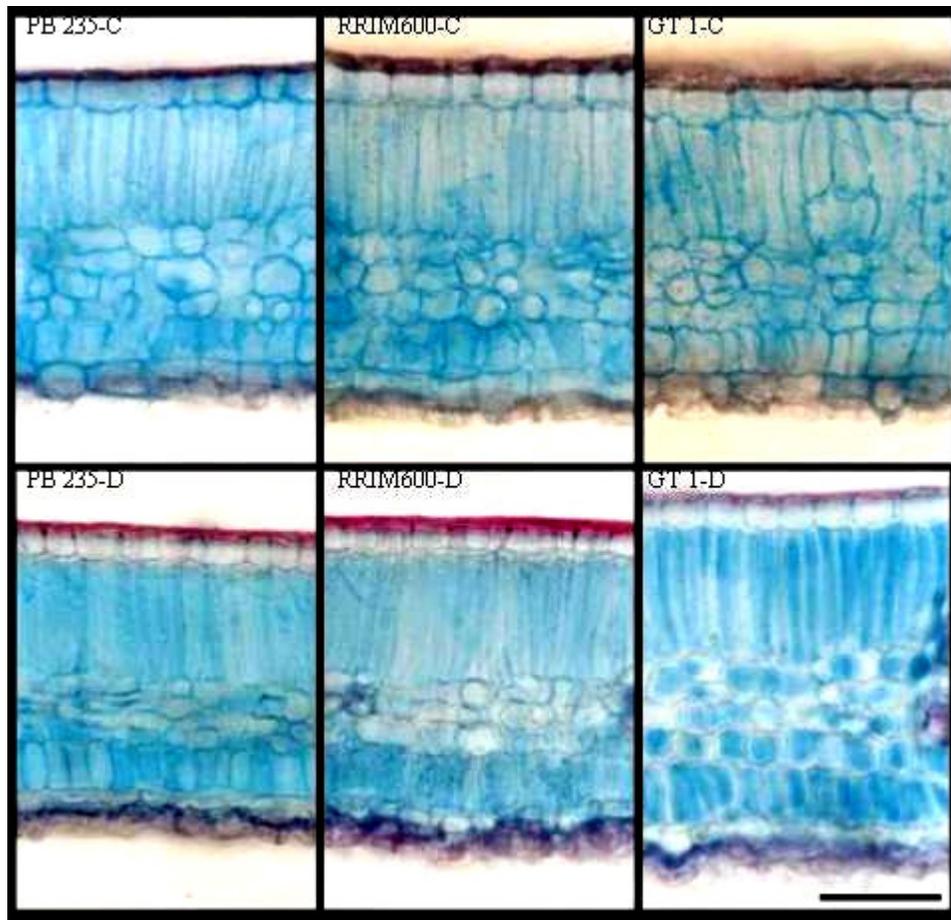


FIGURA 13. Seções transversais de folhas em estádios foliares C e D das plantas de diferentes clones de seringueira. Lavras, MG, 2004 (a barra corresponde a 50  $\mu$ m).

A análise estatística revela que houve um aumento significativo nos parâmetros de espessura de mesofilo, de parênquimas paliçádico e lacunoso e de espessura do limbo foliar entre os estádios A (limbo foliar), B1, B2, C e D, paralelamente ao desenvolvimento com a idade da folha (Tabela 2). Este aumento dos tecidos foliares pode ser visualizado gradativamente nas seções transversais das folhas dos clones estudados (Figura 12 e 13).

Na Figura 13, observa-se um comportamento isobilateral para a organização do parênquima paliçádico do limbo foliar das plantas dos clones de seringueira, caracterizado pela presença de um parênquima paliçádico na face adaxial, neste caso mais espesso, e um outro paliçádico na face abaxial, menos espesso. Estes resultados diferem dos encontrados por Medri & Lleras (1980) que descreveram a organização da morfologia interna da folha de seringueira em clones diplóides e poliplóides, como sendo dorsiventral, isto é, com a presença de um parênquima paliçádico na face adaxial. Entretanto, no presente estudo, a organização dos parênquimas no limbo foliar está de acordo com a observada por Oliveira et al. (2004) em folhas dos clones PB 235 e GT 1 avaliados em diferentes sistemas de cultivo, quando verificaram organização isobilateral para a lâmina foliar.

De acordo com a Figura 13, pode-se observar a presença de uma espessa camada cuticular no estágio foliar C dos clones, a qual apresenta-se de forma mais intensa quando alcança o estágio D. Segundo Medri & Lleras (1980), a espessa camada cuticular apresentada por plantas de seringueira parece justificar plenamente os altos valores de resistência estomática.

## 4 CONCLUSÕES

Com base nas alterações morfológicas, anatômicas e fisiológicas, e seus efeitos sobre o comportamento fotossintético das plantas durante a ontogenia foliar, pode-se concluir que:

- os clones PB 235, RRIM 600 e GT 1 apresentaram perfis semelhantes de alterações de características anatômicas, morfológicas e fisiológicas durante a ontogenia foliar;
- os lançamentos cresceram mais rapidamente, com maior número de folhas por lançamento, entre o 12º e o 32º dia de idade foliar (estádios B1 e B2), permanecendo constantes do 37º dia até a maturidade foliar, a qual foi atingida entre o 47º e o 52º dia (estádios C e D);
- o comprimento e a largura do folíolo cresceram até o 47º dia de idade foliar (estádio C), quando as folhas tornaram-se completamente expandidas;
- os tecidos foliares começaram a se diferenciar somente a partir do estágio B2, tendo tal diferenciação se tornado mais evidente nos estádios C e D;
- os teores de clorofilas aumentaram durante a ontogenia foliar, com maior intensidade entre os estádios C e D. Inversamente, os teores de antocianinas decresceram durante esse período e praticamente desapareceram no final do estágio C;
- até o 32º dia de idade foliar (estádio B2), a fotossíntese líquida foi negativa, quando também ocorreu menor diferenciação e formação dos tecidos foliares nos estádios A e B, elevados teores de antocianinas, alta concentração interna de CO<sub>2</sub>, reduzidos teores de clorofilas, menor condutância estomática e baixa fluorescência;
- a partir do 37º dia de idade foliar, a fotossíntese líquida tornou-se positiva e gradativamente maior, sendo também acompanhada por aumentos nos teores

de clorofilas, na eficiência fotoquímica do fotossistema II, na eficiência de carboxilação, na condutância estomática, na transpiração e na eficiência no uso da água, paralelamente à formação e estruturação dos tecidos parenquimáticos foliares e do limbo foliar e aumento da densidade estomática;

- entre os clones, o comportamento fotossintético foi semelhante, atingindo desempenho máximo no 57º dia de idade foliar (estádio D).

## 5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALBERT, R. S.; FISCUS, E. L.; NAYLOR, A. W. The effects of stress on the development of photosynthetic apparatus in greening leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v. 55, n. 2, p. 317-321, Feb. 1975.

ARNON, D. I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, Amsterdam, v. 24, n. 1, p. 1-15, Jan. 1949.

BAKER, N. R.; BRADBURY, M. Analysis of the slow phases of the *in vivo* chlorophyll fluorescence induction curve. Changes in the redox state of photosystem II electron acceptors and fluorescence emission from photosystems I and II. **Biochemical and Biophysical Acta**, v. 653, n. 3, p. 542-551, 1981.

BARRUETO CID, L. P. Flutuações dos períodos de atividade e de repouso nos lançamentos da seringueira em condições de viveiro. **Pesquisa Agropecuária brasileira**, Brasília, v. 14, n. 4, p. 329-331, out. 1979.

BERGONCI, J.I. **Estudos ecofisiológicos relacionados com o balanço de CO<sub>2</sub> durante a ontogenia foliar em (*Hevea brasiliensis* Müell. Arg.)**. 1981. 53 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

BJÖRKMAN, O.; DEMMIG, B. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. **Planta**, New York, v. 170, n. 2, p. 489-504, June 1987.

BUKATSCH, F. Benerkungren zur doppelfarbung astrablausafranina. **Microkosmos**, Stuttgart, v. 61, p. 255, 1972.

CAVALCANTE, J. R.; CONFORTO, E. C. Desempenho de cinco clones jovens de seringueira na região do Planalto Ocidental paulista. **Bragantia**, Campinas, v. 61, n. 3, p. 237-245, 2002.

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

CREASY, L.L. The role of low temperature in anthocyanin synthesis in 'McIntosh' apples. **Proceeding American Society of Horticultural Science**, New York v. 93, p. 716-724, 1968a.

CREASY, L. L. The significance of carbohydrate metabolism in flavonoid synthesis in strawberry leaf disks. **Phytochemistry**, Oxford, v. 7, n. 10, p. 1743-1749, Oct. 1968b.

DICKMANN, D. I. Chlorophyll, ribulose-1,5-diphosphate carboxylase, and Hill reaction activity in developing leaves of *Populus deltoides*. **Plant Physiology**, Rockville, v. 48, n. 2, p. 143-145, Aug. 1971.

GASPAROTTO, L.; SANTOS, A. F.; PEREIRA, J. C. R.; FERREIRA, F. A. **Doenças da seringueira no Brasil**. Brasília: EMBRAPA, 1997. 168 p.

GOMEZ, J. B.; HAMZAH, S. B. Variations in leaf morphology and anatomy between clones of *Hevea*. **Journal of the Research Institute of Malaysia**, Kuala Lumpur, v. 28, n. 2, p. 157-172, 1980.

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

HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A.; TOMLINSON, P. B. **Tropical trees and forest**. Berlin: Springer-Verlag, 1978. 441 p.

LIMA, D. U.; OLIVEIRA, L. E. M.; SOARES, A. M.; DELÚ-FILHO, N. Avaliação sazonal da produção de borracha e da dinâmica de carboidratos solúveis em plantas de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) cultivadas em Lavras, Minas Gerais. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 36, n. 3, p. 377-383, jul./set. 2002.

MARTINS, B. G. M.; ZIERI, R. Leaf anatomy of rubber-tree clones. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 60, n. 4, p. 709-713, Oct./Dec. 2003.

MEDRI, E. M.; LLERAS, E. Aspectos da anatomia ecológica de folhas de *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 10, n. 3, p. 463-493, set. 1980.

MEDRI, E. M.; LLERAS, E. Comparação anatômica entre folhas de um cultivar diplóide (IAN 873) e dois cultivares poliplóides (IAC 207, 222) de *Hevea brasiliensis* x *benthiana* Müell. Arg. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 11, n. 1, p. 35-47, jan./mar. 1981.

MEDRI, E. M.; LLERAS, E. Quantificação e uso de caracteres anatômicos e fisiológicos de folhas na determinação de eficiência hídrica em clones de *Hevea* spp. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 13, n. 2, p. 261-288, abr./jun. 1983.

MIRANDA, V.; BAKER, N. R.; LONG, S. P. Limitations of photosynthesis in different regions of the *Zea mays* leaf. **New Phytologist**, Cambridge, v. 89, n. 2, p. 179-190, 1981.

MORAES, V. H. F. **Fisiologia da seringueira**. Belém: SUDHEVEA/FCAP, 1985. 40 p. (Curso de especialização em heveicultura).

MORAES, V. H. F. Organogênese em meristema apical do caule de seringueira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 17, n. 6, p. 893-897, jun. 1982.

MORETI, D.; GONÇALVES, P.S.; GORGULHO, E.P.; MARTINS, A.L.M.; BORTOLETTO, N. Estimativas de parâmetros genéticos e ganhos esperados com a seleção de caracteres juvenis em progênies de seringueira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.29, n.7, p.1099-1109, jul. 1994.

NASCIMENTO, E. A. **Comportamento ecofisiológico e produção do cafeeiro (*Coffea arabica* L.) e da seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) em diferentes sistemas de cultivo em Varginha - MG**. 2002. 76 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

NOORMETS, A.; SÔBER, A.; PELL, E. J.; DICKSON, R. E.; PODILA, G. K.; SÔBER, J.; ISEBRANDS, J. G.; KARNOSKY, D. F. Stomatal and non-stomatal limitation to photosynthesis in two trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) clones exposed to elevated CO<sub>2</sub> and/or O<sub>3</sub>. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 24, n. 3, p. 327-336, Mar. 2001.

OLIVEIRA, C. R. M. de; SOARES, A. M.; OLIVEIRA, L. E. M. de; CASTRO, E. M. de; BARBOSA, J. P. R. A. D. Crescimento e características anatômicas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.) e seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) em diferentes sistemas de cultivo: monocultivo e consórcio. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 28, n. 2, p. 352-359, mar./abr. 2004.

PITA, F. A. O. **Ontogenia foliar em plântulas de seringueira (*Hevea* spp.) submetidas a dois regimes hídricos**. 1984. 92 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

ROCHA NETO, O. G.; CANO, M. A. O.; TIEBAUT, J. T. L. Eficiência no uso da água em plântulas de seringueira submetidas a déficit hídrico. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 18, n. 4, p. 363-369, abr. 1983.

SAMSUDDIN, Z. Differences in stomatal density, dimension and conductances to water vapour diffusion in seven *Hevea* species. **Biologia Plantarum**, Copenhagen, v. 22, n. 2, p. 154-156, 1980.

SAMSUDDIN, Z.; IMPENS, I. Comparative net photosynthesis of four *Hevea brasiliensis* clonal seedlings. **Experimental Agriculture**, New York, v. 14, n. 4, p. 337-340, Oct. 1978a.

SAMSUDDIN, Z.; IMPENS, I. The development of photosynthetic rates with leaf age in *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. clonal seedlings. **Photosynthetica**, Prague, v. 13, n. 3, p. 267-270, 1979a.

SAMSUDDIN, Z.; IMPENS, I. Photosynthetic rates and diffusion resistances of seven *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. clones. **Biologia Plantarum**, Copenhagen, v. 21, n. 2, p. 154-156, 1979b.

SAMSUDDIN, Z.; IMPENS, I. Water vapour and carbon dioxide diffusion resistances of four *Hevea brasiliensis* clonal seedlings. **Experimental Agriculture**, New York, v. 14, n. 2, p. 173-177, Apr. 1978b.

SAMSUNDDIN, Z.; RAHMAN, M. K. A.; IMPENS, I. Development of leaf blade class concept for the characterization of *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. leaf age. **Journal of Rubber Research Institute of Malaysia**, Kuala Lumpur, v. 26, n. 1, p. 1-12, Jan. 1978.

SCHWOB, I.; DUCHER, M.; SALLANON, H.; COUDRET, A. Growth and gas exchange responses of *Hevea brasiliensis* seedlings to inoculation with *Glomus mosseae*. **Trees – Structure and Function**, New York, v. 12, n. 4, p. 236-240, Feb. 1998.

SENEVIRATHNA, A. M. W. K.; STIRLING, C. M.; RODRIGO, V. H. L. Growth, photosynthetic performance and shade adaptation of rubber (*Hevea brasiliensis*) grown in natural shade. **Tree Physiology**, Victoria, v. 23, n. 10, p. 705-712, July 2003.

SIEGELMAN, H. W.; HENDRICKS, S. B. Photocontrol of anthocyanin synthesis in apple skin. **Plant Physiology**, Rockville, v. 33, n. 3, p. 185-190, Mar. 1958.

SIFFEL, P.; DURCHAN, M.; KUETON, J.; ONDREJ, M.; SESTAK, Z. Photosynthesis in regenerants of tobacco transformed by plasmids of *Agrobacterium*. II. Fluorescence emission spectra and age induced changes in slow fluorescence induction. **Photosynthetica**, Prague, v. 22, n. 2, p. 214-220, 1988.

SOARES, A. M.; OLIVEIRA, L. E. M. de; ROCHA NETO, O. G. da. Avaliação do sistema de produção de porta-enxertos de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell Arg.) sob as condições edafoclimáticas de Lavras – Minas Gerais. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 17, n. 2, p. 235-246, maio/ago. 1993.

TAYLOR, F. J. Some aspects of the development of mango (*Mangifera indica* L.) leaves. **New Phytologist**, Cambridge, v. 69, n. 2, p. 377-394, 1970.

TOIHOVEN, P.; VIDAVER, W. Variable chlorophyll *a* fluorescence and CO<sub>2</sub> uptake in water-stressed white spruce seedlings. **Plant Physiology**, Rockville, v. 86, n. 3, p. 744-748, Mar. 1988.

## **CAPÍTULO 2**

### **CARACTERIZAÇÃO ANATÔMICA E COMPORTAMENTO FOTOSSINTÉTICO DE CLONES DE SERINGUEIRA EM DIFERENTES CONDIÇÕES CLIMÁTICAS, EM LAVRAS, MG.**

## RESUMO

MIGUEL, Aurélio Antas. Caracterização anatômica e comportamento fotossintético de clones de seringueira em diferentes condições climáticas, em Lavras, MG. In: **Comportamento fotossintético e caracterização morfoanatômica de folhas de diferentes clones de seringueira (*Hevea spp*), em Lavras – MG.** 2005. Cap 2, p. 95-155. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.<sup>5</sup>

As mudanças sazonais de fatores ambientais podem influenciar direta ou indiretamente a atividade fotossintética, assim como as características anatômicas das folhas. O presente trabalho propôs-se avaliar as características anatômicas e o comportamento fotossintético de 17 clones de seringueira (IAN 3087, IAC 15, IAN 3156, IAN 2880, IAN 3193, RRIM 600, RRIM 701, PB 235, PR 255, GT 1, IPA 1, ESAL 1, ESAL 2, Fx 3899, Fx 2261, LCB 510 e PL PIM), cultivados sob as condições climáticas anual, em Lavras, MG. O experimento foi conduzido em 2004, em condições de campo, com plantas pertencentes ao jardim clonal do Setor de Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Lavras. De acordo com os resultados, constatou-se a existência de variabilidade no comportamento fotossintético dos clones – em cada estação e entre as estações –, sendo esta uma das possíveis causas do comportamento produtivo diferenciado dos mesmos. Os clones RRIM 600, PB 235, GT 1, Fx 3899, IAN 3087 e IAN 3156 apresentaram os maiores valores de fotossíntese líquida, transpiração, eficiência no uso da água, eficiência de carboxilação e eficiência fotoquímica do fotossistema II. Inversamente, os clones LCB 510, ESAL 1, ESAL 2 e Fx 2261 apresentaram os menores valores para estas características. Em todos os clones, os maiores valores médios sazonais de fotossíntese líquida, transpiração, temperatura foliar, condutância estomática, eficiência de carboxilação e eficiência fotoquímica do fotossistema II, além dos menores valores de eficiência no uso da água, foram obtidos nas estações chuvosas de 2003-2004 (março e abril) e de 2004-2005 (novembro). Estas características tiveram comportamento inverso na estação seca de 2004 (maio e junho). As alterações anatômicas verificadas nos diferentes tecidos foliares podem, provavelmente, estar relacionadas aos distintos comportamentos das trocas gasosas ocorridas em cada clone, a exemplo das diferentes taxas de fotossíntese líquida registradas entre os clones.

---

<sup>5</sup>Comitê Orientador: Luiz Edson Mota de Oliveira – UFLA (Orientador), Ângela Maria Soares – UFLA e Nelson Delú Filho – UNINCOR (Co-Orientadores).

## ABSTRACT

MIGUEL, Aurélio Antas. Anatomic characterization and photosynthetic behavior of rubber tree clones in different climatic conditions in Lavras, MG. In: **Photosynthetic behavior and morphoanatomic characterization of leaves of different clones of rubber tree (Hevea spp.) in Lavras – MG**: UFLA, 2005. Cap 2, p. 95-155. Thesis (Doctorate in Plant Physiology) - Federal University of Lavras, Lavras, MG.<sup>6</sup>

The seasonal changes of environmental factors may influence directly or indirectly photosynthetic activity as well as the anatomic characteristics of leaves. The present work proposed to evaluate the anatomic characteristics and photosynthetic behavior of 17 rubber tree clones (IAN 3087, IAC 15, IAN 3156, IAN 2880, IAN 3193, RRIM 600, RRIM 701, PB 235, PR 255, GT 1, IPA 1, ESAL 1, ESAL 2, Fx 3899, Fx 2261, LCB 510 e PL PIM), cultivated under the annual climatic conditions in Lavras, MG. The experiment was conducted in 2004 under field conditions with plants belonging to the clonal garden of the Plant Physiology Sector of the Federal University of Lavras. In the work concerning the effects of climatic seasonality on photosynthesis, the existence of variability in the clones photosynthetic behavior was found – within each season and among the populations -, this one being able to one of the possible causes of the differential productive behavior of the clones among regions. Clones RRIM 600, PB 235, GT 1, Fx 38 99, IAN 3087 and IAN 3156 presented the highest values of net photosynthesis, transpiration, efficiency in water use, carboxylation efficiency and photochemical efficiency of photosystem II. Inversely, clones LCB 510, ESAL 1, ESAL 2 and Fx 2261 presented the lowest values for these characteristics. In all the clones, the greatest mean seasonal values of net photosynthesis, transpiration, leaf temperature, stomatal conductance, carboxylation efficiency and photochemical efficiency of photosystem II and the lowest values of efficiency of water use were obtained in the rainy seasons of 2003-2004 (March and April) and of 2004 (May and June). The anatomic alterations found in the different leaf tissues may, likely, be related with the distinct behaviors of the gas exchanges occurred in each clone, as an instance, the different net photosynthesis rates recorded among the clones.

---

<sup>6</sup>Guidance Committee: Luiz Edson Mota de Oliveira – UFLA (Adviser), Angêla Maria Soares – UFLA and Nelson Delú Filho –UNINCOR (Co-advisers).

## 1 INTRODUÇÃO

A seringueira vem sendo cultivada nas mais variadas condições edafoclimáticas. A diversidade de características dos solos, e especialmente do clima, impõe o desenvolvimento de tecnologias de cultivo e exploração mais apropriadas para cada região. Por esta razão, estudos ecofisiológicos, fisioanatômicos e metabólicos sobre os problemas ocasionados pelas adversidades ambientais que influenciam o cultivo e a produção da seringueira, nessas áreas, merecem maior atenção. Alguns trabalhos têm avaliado os efeitos de fatores edafoclimáticos sobre a produção de borracha, porém, pouco se tem pesquisado sobre os efeitos das variações de fatores ambientais em processos fisiológicos e anatômicos da folha, envolvendo síntese, transporte e utilização de carboidratos, assim como uma possível variação fotossintética dentro desta espécie, e suas relações na biossíntese de látex e produção de borracha.

Fatores, como a disponibilidade de carboidratos de reserva, o transporte de sacarose e sua demanda por outros tecidos da árvore e a biossíntese de aminoácidos, proteínas e atividade enzimática, parecem ser fortemente responsáveis pela biossíntese de látex, e é possível que haja variação entre os clones desta espécie, levando a uma diferenciação na produção de borracha. Em função disso, a variabilidade da capacidade fotossintética destas plantas deve ser estudada mais detalhadamente, já que a assimilação do carbono deve suprir a demanda destes compostos relacionados à produção.

Analisando as mudanças sazonais de fatores ambientais, representadas pelas variações de luz, temperatura, umidade do ar, disponibilidade de água no solo e fatores relacionados com as variações físico-químicas dos solos, acredita-se que estas variações podem afetar direta ou indiretamente a atividade fotossintética, assim como as características anatômicas das folhas. Nos vegetais, alterações no aparelho fotossintético e ou no fluxo de gases são

causados por variações destes fatores, ou pela interação deles, sendo as respostas a estes fatores diferenciadas entre as espécies.

A adaptação de clones de seringueira a diferentes condições ecológicas tem sido meta básica de pesquisa, pois clones produtivos e ou resistentes em uma determinada região nem sempre apresentam o mesmo desempenho em outra, em virtude da interação entre genótipo e ambiente (Gonçalves et al., 1982).

Num processo de seleção de clones de seringueira, para serem cultivados em regiões fora das condições ecológicas ideais, é necessário conhecer mais indicadores dos processos fisiológicos e anatômicos, mediante uma análise comparativa destes clones. Bons indicadores fisiológicos e anatômicos destes efeitos são as análises nas mudanças no comportamento hídrico da planta e seus efeitos nas trocas gasosas, análises biométricas das folhas, quantidade de estômatos, análises de fotossíntese, teores de pigmentos fotossintéticos e eficiência fotoquímica do fotossistema II.

O presente trabalho objetivou avaliar e comparar o comportamento fotossintético sazonal de 17 clones de seringueira nas condições climáticas de Lavras, MG, a fim de obter informações adicionais sobre o comportamento desses clones nessa região. Para isso, realizaram-se análises da anatomia foliar, monitoração das trocas gasosas, fotossíntese potencial, eficiência fotoquímica do fotossistema II, teor de clorofilas e potencial hídrico das plantas pertencentes ao jardim clonal do Setor de Fisiologia Vegetal do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA), em Lavras, Minas Gerais.

## **2 MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Localização do experimento e material vegetal**

O experimento foi realizado em condições de campo, na área experimental do Setor de Fisiologia Vegetal do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA), no município de Lavras, região Sul do estado de Minas Gerais, situado a 21°14' de latitude sul e 45°00' de longitude Oeste de Greenwich, com altitude média de 918m. Foram selecionadas plantas de 17 clones de seringueira (IAN-3087, IAC-15, IAN-3156, IAN-2880, IAN-3193, RRIM-600, RRIM-701, PB-235, PR-255, GT-1, IPA-1, ESAL-1, ESAL-2, FX-3899, FX-2261, LCB-510 e PLPIM) pertencentes a um jardim clonal. As avaliações experimentais foram realizadas durante o ano de 2004, em três períodos sazonais: no final da estação quente e chuvosa do período 2003-2004 (março e abril); no início da estação fria e seca de 2004 (maio e junho) e no início da estação quente e chuvosa do período 2004-2005 (novembro). Os dados das variáveis fotossintéticas foram obtidos da média de quatro repetições, em que cada planta representava uma parcela experimental.

### **2.2 Características avaliadas**

#### **2.2.1 Caracterização do ambiente**

Os dados meteorológicos referentes às temperaturas máxima e mínima do ar, umidade relativa do ar, precipitação e insolação, durante todo o período experimental, foram obtidos na Estação Climatológica Principal de Lavras, localizada a cerca de 300 metros da área experimental.

O material que compõe o estudo (Tabela 3) foi constituído de 17 clones superiores, de várias origens e ancestralidades, conforme descrições de Bahia et

al. (1985), Chandrashekar et al. (1998), Coutinho & Conforto (2001), Gonçalves et al. (1984), Gonçalves et al. (1993) e Kalil Filho (1982).

TABELA 3. Ancestralidade dos clones de seringueira (*Hevea* spp), pertencentes ao jardim clonal da Universidade Federal de Lavras. Lavras, MG.

Clones	Ancestrais	Classificação
IAN 3087	FX 516* x PB 86	Clone terciário***
IAN 3156	FX 516* x PB 86	Clone terciário***
IAN 3193	FX 516* x PB 86	Clone terciário***
IAN 2880	FX 516* x PB 86	Clone terciário***
IAC 15	RRIM 507 x RRIM 600	Clone terciário***
IPA 1	-	-
GT 1	Clone primario	Clone primário de <i>H. Brasiliensis</i> .
RRIM 600	Tjir 1 x PB 86	Clone secundário**
RRIM 701	44/553 x RRIM 501	Clone terciário***
ESAL 1	Clone primario	Clone primário de <i>H. Brasiliensis</i>
ESAL 2	Clone primario	Clone primário de <i>H. Brasiliensis</i>
PL PIM	-	-
LCB 510	GA 55 x PR 107	Clone secundário**
FX 2261	F 1619 x AV 183	Clone secundário**
FX 3899	F 4542* x GA (AV) 363	Clone secundário**
PR 255	Tjir 1 x PR 107	Clone secundário**
Sigla	Significados das siglas	País
IAN	Instituto Agrônômico do Norte	Brasil
IAC	Instituto Agrônômico de Campinas	Brasil
IPA	Empresa de Pesquisa Agropecuária de Itapirema-PE	Brasil
GT	Gondang Tapen	Indonésia
RRIM	Rubber Research Institute of Malaysia	Malásia
ESAL	Escola Superior de Agricultura de Lavras	Brasil
PL PIM	Pil Pilmoor	Malásia
LCB	S' Lands Couth Bedrijf	Indonésia
FX	Ford (cruzamento)	Brasil
PR	Proefstation Voor Rubber	Indonésia
PB	Prang Besar	Malásia

\* Clone de *Hevea benthamiana*.

\*\* Cruzamento entre dois primários.

\*\*\* Cruzamento onde pelo menos um é secundário.

### **2.2.2 Potencial hídrico e trocas gasosas**

O potencial hídrico foliar foi determinado por meio de uma bomba de pressão, sendo medido antes do amanhecer (6 h) e ao meio-dia, nos mesmos dias e plantas em que foram avaliadas as trocas gasosas. Para isso, utilizaram-se folhas completamente expandidas, com as mesmas características daquelas em que foram realizadas as trocas gasosas.

As avaliações de trocas gasosas foram realizadas uma vez por mês, nos três períodos sazonais mencionados anteriormente no item 2.1. As avaliações foram feitas em folhas intactas e completamente expandidas, pois, de acordo com estudos de ontogenia foliar, realizados no capítulo anterior, é neste estágio (estádio D) que ocorre a maior capacidade fotossintética e, conseqüentemente, maior formação de fotoassimilados. As folhas foram previamente selecionadas e marcadas e as trocas gasosas foram realizadas utilizando-se o analisador de gás por infravermelho (IRGA), sistema aberto, portátil, modelo LCA-4 (Hoddesdon, UK). As características avaliadas foram: taxa fotossintética líquida ( $A$ ), concentração subestomática de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), transpiração ( $E$ ), densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), temperatura da folha ( $T_f$ ) e da cubeta ( $T$ ) e umidade relativa. A partir dos dados de umidade relativa e temperatura da cubeta, foram obtidos os valores de déficit de pressão de vapor (DPV) da atmosfera da cubeta. A eficiência de carboxilação (CE) e a eficiência no uso da água instantâneo (EUA) foram dadas pelas relações  $A/C_i$  e  $A/E$ , respectivamente. Todas as avaliações foram realizadas em dias claros, às 10 horas (horário solar), em folhas do segundo lançamento.

### **2.2.3 Fluorescência da clorofila**

As avaliações de fluorescência foram realizadas nos mesmos períodos em que foram avaliados trocas gasosas e potencial hídrico. A eficiência

fotoquímica do fotossistema II foi avaliada utilizando-se um fluorômetro PEA (*Plant Efficiency Analyser, Hansatech, King's Lynn, Norfolk, UK*); antes das medições, os folíolos foram adaptados ao escuro durante 30 minutos com auxílio de cliques foliares. Foram mensuradas as seguintes variáveis de fluorescência: inicial ( $F_o$ ), máxima ( $F_m$ ) e variável ( $F_v = F_m - F_o$ ). Para as análises de eficiência fotoquímica, foi utilizada a relação  $F_v/F_m$ . Os folíolos e horário de avaliação destes dados foram selecionados seguindo-se o mesmo critério utilizado nas avaliações de trocas gasosas.

#### **2.2.4 Fotossíntese potencial (Apot)**

A determinação da fotossíntese potencial foi realizada apenas na estação chuvosa de 2004-2005. Para isso, no mês de novembro de 2004 (após reenfolhamento das plantas), realizou-se uma avaliação das trocas gasosas e fluorescência de todos os clones de seringueira. Folhas completamente expandidas e intactas foram previamente selecionadas e marcadas, nas mesmas plantas em que foram realizadas as avaliações anteriores. Posteriormente, estas folhas foram coletadas para análises da fotossíntese potencial, pelo método de evolução do oxigênio. De acordo com Delieu & Walker (1983), este método utiliza uma câmara de Clark de fase gasosa, marca Hansatech e um eletrodo de oxigênio acoplado a uma caixa de controle de fluxo elétrico CB1 Hansatech, que amplifica as correntes vindas do eletrodo. As determinações foram realizadas à temperatura constante de 30°C. As determinações do cálculo da fotossíntese potencial e do volume da câmara foram obtidas empregando o método de injeção, considerando que 1mL de ar contém 21% de  $O_2$  ou  $9,369\mu\text{mol } O_2$  (Delieu & Walker, 1981; Walker & Walker, 1990). Foi utilizada como fonte de luz uma lâmpada de um retroprojeto, a qual fornece intensidade máxima de luz de  $1600\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  de densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA). Os diferentes níveis de DFFFA foram medidos utilizando-se um

quantômetro acoplado a um porômetro (modelo 1600M; LI-COR, Lincoln, Neb.).

Considerou-se como capacidade fotossintética – ou fotossíntese potencial – a taxa de evolução do O<sub>2</sub> fotossintético máxima, medida sob saturação da luz (Guidi et al., 2002). Para a avaliação da respiração, a câmara que continha o disco foliar foi mantida completamente no escuro.

A curva de Apot versus DFFFA foi determinada da mesma forma como descrito acima, exceto na série de DFFFA, que foi de 1500, 1200, 900, 300, 100 e 0  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (respiração no escuro), cujos valores foram obtidos variando-se o ângulo e a distância entre a fonte de luz e o sensor do monitor de O<sub>2</sub>.

Os dados das variáveis foram obtidos da média de quatro repetições, utilizando-se as mesmas folhas em que foram realizadas as trocas gasosas e a fluorescência. Foram feitas três leituras em cada folha para as avaliações de fotossíntese potencial, as quais foram realizadas em dias diferentes das anteriores. A área do disco foliar utilizada foi de 10cm<sup>2</sup>, evitando-se as nervuras principais.

### **2.2.5 Quantificação de clorofilas**

As quantificações de clorofilas foram realizadas em folhas coletadas no fim da estação chuvosa de 2003-2004 (março e abril), as quais apresentavam as mesmas características das que foram avaliadas as trocas gasosas.

Os teores de clorofilas foram determinados em extratos obtidos após a maceração de discos foliares de 0,1g de biomassa fresca, evitando-se a nervura central, em acetona 80%. O volume final foi completado para 30mL, tendo sido realizadas as leituras espectrofotométricas. As clorofilas foram determinadas conforme metodologia de Arnon (1949).

### **2.2.6 Características anatômicas de folhas**

As análises anatômicas foram realizadas em lâminas foliares coletadas em todos os tratamentos, no mês de março de 2004, as quais foram submetidas a cortes anatômicos e medições dos mesmos. Foram utilizadas folhas completamente expandidas, com características similares às daquelas nas quais foram realizadas avaliações fotossintéticas. Depois de coletadas, as folhas foram fixadas em álcool etílico 70% e armazenadas. Posteriormente, foram submetidas a cortes anatômicos e respectivas medições. A estrutura anatômica foi estudada, em cada clone, na terceira folha retirada do lançamento (parte inferior do lançamento) de cada planta, utilizando-se cinco plantas por tratamento.

Para medições das espessuras das epidermes abaxial e adaxial e dos parênquimas paliádico e lacunoso, foram feitos cortes transversais manuais. As observações foram realizadas por meio do preparo de cinco lâminas, com visualização de três medições em cada lâmina, perfazendo um total de 15 leituras por tratamento. De cada folha foram extraídos fragmentos de 0,5cm<sup>2</sup> da região mediana, nos quais foram efetuados os estudos anatômicos, com base no exame microscópico de secções obtidas à mão livre. As secções foram clarificadas em solução de hipoclorito de sódio a 50%, sendo, em seguida, lavadas em água destilada e montadas em glicerina a 50%. O corante usado foi uma mistura azul de astra e safranina, seguindo os métodos descritos por Bukatsch (1972).

Para as avaliações relativas ao número médio de estômatos por mm<sup>2</sup>, diâmetro polar e equatorial (epiderme da face abaxial), foram realizados cortes paradermicos, utilizando-se o método da dissociação de epidermes, com clorato de potássio e ácido nítrico. Os cortes foram realizados na região mediana das folhas e, em seguida, colocados sobre uma lâmina com safranina e água glicerinada, e observados com o auxílio de câmera clara, em microscópio Olympus CBB, segundo Labouriau et al. (1961). As observações foram

realizadas em cinco lâminas, sendo quatro campos de cada uma, totalizando 20 leituras por cada tratamento.

A resistência do mesofilo foi calculada com base na razão entre parênquimas paliçádico total (parênquima paliçádico adaxial + paliçádico abaxial) e lacunoso (Medri & Lleras, 1983).

### **2.3 Delineamento experimental e análises estatísticas**

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, com tratamentos compostos por 17 clones de seringueira e três períodos sazonais, utilizando-se de quatro repetições para todas as variáveis, com exceção das características anatômicas, nas quais foram usadas cinco repetições. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância e os efeitos de tratamentos, quando significativos, pelo teste F. As médias foram comparadas pelo teste de Scott-Knott, a 5% de significância.

### **3 RESULTADOS E DISCUSSÃO**

#### **3.1 Caracterização do ambiente**

Os dados da Tabela 4 representam as variações dos fatores ambientais referentes ao período experimental. Pode-se observar que as precipitações nos meses de fevereiro, abril a julho e novembro foram superiores às normais climatológicas. Nos demais meses, mostraram-se inferiores às normais. Dentro da estação chuvosa de 2004-2005, o mês de novembro foi caracterizado como o período de maior insolação e maior precipitação, sendo significativamente superior às normais.

A insolação foi inferior às normais climatológicas durante a maior parte do estudo, principalmente durante a estação seca (maio a julho de 2004), o que pode ter sido provocado pelas chuvas ocasionais nesse período. As temperaturas mínimas mensais foram mais altas do que as normais. Já os valores de temperatura máxima do ar foram ligeiramente mais elevados nos meses de fevereiro, março, abril e novembro, embora tenham sido semelhantes às normais, assim como as médias mensais dos demais meses. As médias de umidade relativa do ar também foram semelhantes às normais climatológicas (Tabela 4).

#### **3.2 Potencial hídrico e trocas gasosas**

Os dados da Tabela 5 representam os valores médios sazonais de potenciais hídricos foliares nas estações: chuvosa de 2003-2004 (março e abril), seca de 2004 (maio e junho) e chuvosa de 2004-2005 (novembro), cujas avaliações foram realizadas às 6 horas e às 12 horas, nos diferentes clones de seringueira. Pode-se observar que houve diferença significativa ( $p < 0,05$ ) entre as estações, no potencial hídrico foliar dos clones às 6 horas e às 12 horas.

Pode-se observar, pelos os dados da Tabela 5, que o potencial hídrico das plantas dos clones na estação chuvosa de 2003-2004 foi significativamente menor em relação às demais estações.

TABELA 4. Observações meteorológicas da Estação Climatológica Principal de Lavras, MG, no período de fevereiro a novembro de 2004.

Mês	Temperatura máxima (°C)	Temperatura mínima (°C)	Precipitação (mm)	Nº dias com chuvas	Umidade relativa (%)	Insolação total mensal (h)
<b>Fev</b>	27,3 (28,7)*	18,1 (17,3)	295,0 (194)	22	81,3 (82,7)	140,2 (158,0)
<b>Mar</b>	27,9 (28,1)	16,7 (16,7)	128,2 (176)	14	76,5 (82,2)	216,7 (188,4)
<b>Abr</b>	27,5 (27,0)	16,9 (14,5)	60,6 (58)	14	79,3 (80,1)	191,5 (200,8)
<b>Mai</b>	24,9 (25,4)	13,7 (11,7)	59,0 (36)	6	79,1 (79,7)	185,6 (208,2)
<b>Jun</b>	23,5 (24,3)	12,0 (9,8)	37,5 (20)	6	77,0 (78,9)	186,3 (194,3)
<b>Jul</b>	22,7 (24,4)	11,0 (9,4)	22,2 (9)	4	74,1 (74,3)	202,9 (219,2)
<b>Ago</b>	26,6 (26,6)	11,8 (10,3)	2,7 (18)	1	60,1 (68,0)	276,0 (237,7)
<b>Set</b>	30,0 (27,4)	14,9 (12,9)	31,6 (58)	4	56,1 (69,6)	276,0 (181,7)
<b>Out</b>	26,7 (27,8)	16,2 (14,9)	124,6 (130)	14	72,7 (73,7)	147,7 (175,6)
<b>Nov</b>	28,2 (27,7)	17,1 (15,9)	257,3 (164)	12	72,8 (77,3)	202,4 (162,3)

\* Os valores entre parênteses representam as informações das normais climatológicas de 1931-1960. Instituto Nacional de Meteorologia – Ministério da Agricultura, apresentados por Soares et al. (1993).

TABELA 5. Médias sazonais do potencial hídrico foliar,  $\Psi_f$  (-MPa) de plantas de diferentes clones seringueira, às 6 horas e às 12 horas, nas condições de Lavras, MG, 2004.

Estações	Potencial hídrico	
	$\Psi_f$ 6 h	$\Psi_f$ 12 h
<b>Chuvosa 2003-2004</b>	0,36 a <sup>1</sup>	1,19 b
<b>Seca 2004</b>	0,39 b	0,93 a
<b>Chuvosa 2004-2005</b>	0,39 b	0,96 a
<b>C.V (%)</b>	10,13	7,90

<sup>1</sup>Médias seguidas da mesma letra na vertical não diferem entre si, pelo Teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

Dentro das estações, os menores valores médios, ou seja, menores potenciais hídricos das plantas dos diferentes clones estudados às 6 horas, foram registrados nas estações seca de 2004 e chuvosa de 2004-2005 (Tabela 5), que apresentaram o mesmo valor (-0,39 MPa). Isso mostra que, apesar da estação seca ser mais fria e menos chuvosa, este fato provavelmente ocorreu porque as precipitações nos meses de maio e junho (avaliações da estação seca de 2004), mesmo baixas, foram superiores às normais climatológicas (Tabela 4). Isso pode ter mantido a água do solo em níveis suficientes para as plantas, justificando assim a sua não diferenciação em relação à estação chuvosa de 2004-2005 (novembro). Estas observações estão de acordo com as verificadas por Oliveira (1999) em plantas de clones de seringueira, nos meses de junho e setembro, em Lavras, MG.

O menor valor médio sazonal de potencial hídrico foliar dos clones, nas avaliações realizadas no horário das 12 horas, foi registrado na estação chuvosa de 2003-2004 (-1,19 MPa), diferindo significativamente das estações seca de 2004 (-0,93 MPa) e chuvosa de 2004-2005 (-0,96 MPa) (Tabela 5).

O maior valor de potencial hídrico verificado na estação chuvosa de 2004-2005 (Tabela 5), provavelmente, foi decorrente das maiores precipitações ocorridas no mês de novembro (Tabela 4). Estes resultados foram semelhantes aos encontrados por Oliveira (1999), em cujo trabalho observou-se maior potencial hídrico foliar nos meses de maiores precipitações, como reflexo de uma maior disponibilidade de água no solo que, associada a outros fatores ambientais (radiação solar, temperatura e umidade relativa do ar), influenciam positivamente a pressão de turgescência das células.

No entanto, o maior valor médio do potencial hídrico foliar às 12 horas verificado durante na estação seca de 2004, provavelmente, foi em razão de uma maior resistência estomática das plantas às condições ambientais atuantes neste horário, assim como nos meses de avaliações de maio e junho (Tabela 4).

Segundo Brunini & Cardoso (1998), os clones RRIM 600 e IAN 713 apresentam uma resistência estomática significativamente elevada entre 12 horas e 14 horas, quando submetidos à baixa e média disponibilidade de água no solo. Isso sugere um maior potencial de água na folha, confirmando, assim, a tolerância das plantas de seringueira a períodos com baixa disponibilidade de água no solo, como observados em outros estudos (Ortolani, 1986; Soares et al., 1993), o que parece estar relacionado, pelo menos em parte, ao mecanismo estomático destas plantas.

No presente trabalho, os valores de potenciais hídricos foliares às 6 horas e às 12 horas encontrados para os clones nas diferentes estações foram bastante superiores aos encontrados em condições de campo por Chandrashekar et al. (1993), que registraram potenciais hídricos foliares médios variando de -1,80 a -0,89 MPa, ao amanhecer, e de -1,68 a -1,52 MPa à tarde, em plantas de seringueira, cujos resultados representaram variações moderadas na produção média de látex, de borracha seca e no fluxo inicial de látex. Com base nestes resultados, pode-se sugerir que, apesar das diferenças de potenciais hídricos foliares existentes entre os clones (dados não mostrados), dentro de cada estação e entre essas, às 6 horas e às 12 horas (Tabela 5), essas variações parecem ser insuficientes para causar alterações fisiológicas expressivas entre eles. No entanto, outros fatores, como radiação, baixas temperaturas e baixa umidade relativa, podem ser responsáveis por alterações desta natureza, principalmente durante a estação seca.

Conforme observado na Tabela 6, não houve diferenças significativas entre os clones dentro de cada estação, em relação à densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) e à temperatura foliar (Tf), com exceção da estação seca de 2004, quando as plantas dos clones LCB 510, ESAL 1, ESAL 2, Fx 2261 e Fx 3899 apresentaram Tf significativamente inferior aos demais clones, durante o período de avaliação experimental.

TABELA 6. Variações sazonais da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos, DFFFA ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e temperatura foliar, Tf ( $^{\circ}\text{C}$ ) de plantas de diferentes clones seringueira, nas condições de Lavras, MG, 2004.

Clones	Estação chuvosa 2003-2004		Estação seca 2004		Estação chuvosa 2004-2005	
	DFFFA	Tf	DFFFA	Tf	DFFFA	Tf
IAN 3087	1712 Aa <sup>1</sup>	36 Ba	1607 Aa	34 Ba	1888 Aa	40 Aa
IAC 15	1667 Aa	36 Aa	1533 Aa	33 Ba	1819 Aa	39 Aa
IAN 3156	1767 Aa	37 Ba	1596 Aa	35 Ba	1790 Aa	41 Aa
IAN 3193	1694 Aa	36 Ba	1538 Aa	35 Ba	1851 Aa	40 Aa
IAN 2880	1741 Aa	37 Aa	1556 Aa	35 Aa	1774 Aa	39 Aa
PR 255	1767 Aa	36 Ba	1549 Aa	34 Ba	1800 Aa	41 Aa
RRIM701	1691 Ba	34 Ba	1478 Ba	33 Ba	1935 Aa	41 Aa
RRIM600	1691 Ba	35 Ba	1497 Ba	33 Ba	2028 Aa	42 Aa
IPA 1	1703 Aa	36 Ba	1477 Ba	33 Ba	1886 Aa	40 Aa
GT 1	1662 Ba	35 Ba	1427 Ba	33 Ba	1923 Aa	41 Aa
PL PIM	1660 Ba	36 Ba	1455 Ba	33 Ba	1893 Aa	40 Aa
LCB 510	1690 Ba	35 Ba	1472 Ba	30 Cb	1934 Aa	40 Aa
ESAL 1	1616 Ba	33 Ba	1346 Ca	31 Bb	1907 Aa	39 Aa
ESAL 2	1648 Aa	34 Ba	1345 Ba	29 Cb	1797 Aa	40 Aa
Fx 2261	1648 Aa	35 Ba	1433 Ba	31 Cb	1801 Aa	40 Aa
Fx 3899	1750 Aa	36 Ba	1404 Ba	29 Cb	1952 Aa	40 Aa
PB 235	1696 Ba	35 Ba	1608 Ba	34 Ba	1995 Aa	42 Aa
Média	1694 B	36 B	1489 C	33 C	1881 A	40 A
C.V (%)					10,84*	7,60*

<sup>1</sup>Médias seguidas da mesma letra maiúscula, na linha, e minúscula, na coluna, para a mesma variável, não diferem entre si, pelo Teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

\*Coeficientes de variação das variáveis DFFFA e Tf, respectivamente.

Porém, ainda de acordo com os dados da Tabela 6, pode-se constatar que houve diferença significativa entre as estações para ambas as características (DFFFA e Tf), tendo os maiores valores médios sazonais sido verificados na

estação chuvosa de 2004-2005 (novembro) e os menores, durante a estação seca de 2004 (maio e junho), enquanto a estação chuvosa de 2003-2004 apresentou resultados intermediários. Essas diferenças foram, provavelmente, influenciadas pelos fatores climatológicos atuantes em cada estação (Tabela 4) durante o período experimental, especialmente temperaturas máxima e mínima do ar e insolação. Diferenças sazonais da radiação fotossinteticamente ativa, entre estações, têm sido observadas em outras pesquisas (Lima, 1998; Nascimento, 2002; Rao et al., 1998; Rodrigo et al., 2001), as quais têm provocado mudanças em características fisiológicas – tais como fotossíntese líquida, condutância estomática e transpiração das plantas – e, como conseqüência, na produção de borracha.

Diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) foram observadas entre os clones para as características de fotossíntese líquida e transpiração, dentro de cada estação e entre estas (Tabela 7). Na estação chuvosa de 2004-2005 foram verificados os maiores valores médios sazonais de fotossíntese líquida ( $9,95\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) e transpiração ( $2,00\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) entre os clones, sendo significativamente superiores aos das demais estações. Durante este período, as plantas da maioria dos clones apresentaram elevadas taxas de fotossíntese líquida, com destaque para os clones RRIM 600 ( $13,4\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) e GT 1 ( $12,3\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), que foram significativamente superiores aos demais clones (Tabela 7). Entretanto, esses resultados foram inferiores aos encontrados por Nataraja & Jacob (1999), que estudaram diferenças fotossintéticas entre clones de seringueira com 18 meses de idade, cultivados em vasos. Estes autores verificaram elevados valores de fotossíntese líquida, concentração interna de  $\text{CO}_2$  e eficiência de carboxilação ( $A/C_i$ ), com destaque para as taxas fotossintéticas dos clones RRIM 600 e RRII 203, que apresentaram valores médios de fotossíntese líquida de 14,4 e  $14,7\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , respectivamente. No presente trabalho, as menores taxas de transpiração nesta estação foram

encontradas nos clones IAN 3193 ( $1,71\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), IAN 2880 ( $1,78\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), ESAL 1 ( $1,85\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e ESAL 2 ( $1,78\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), sendo significativamente inferiores às taxas dos demais clones (Tabela 7).

TABELA 7. Variações sazonais de fotossíntese líquida, A ( $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e transpiração, E ( $\text{mmol m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) de plantas de diferentes clones seringueira, nas condições de Lavras, MG, 2004.

Clones	Estação chuvosa 2003-2004		Estação seca 2004		Estação chuvosa 2004-2005	
	A	E	A	E	A	E
IAN 3087	9,4 Aa <sup>1</sup>	1,79 Bb	7,3 Ba	0,95 Ca	9,9 Ac	2,05 Aa
IAC 15	8,8 Aa	1,94 Ba	6,8 Ba	1,00 Ca	8,3 Ad	2,13 Aa
IAN 3156	8,6 Ba	1,59 Bc	7,5 Ba	0,99 Ca	11,4 Ab	2,20 Aa
IAN 3193	7,5 Bb	1,79 Ab	6,0 Cb	0,87 Ba	9,1 Ac	1,71 Ab
IAN 2880	7,9 Bb	1,90 Aa	5,1 Cc	0,97 Ba	9,6 Ac	1,78 Ab
PR 255	9,6 Aa	1,91 Aa	6,1 Bb	1,02 Ba	8,6 Ad	2,00 Aa
RRIM701	8,3 Aa	1,88 Ba	6,1 Bb	0,91 Ca	9,5 Ac	2,08 Aa
RRIM600	9,9 Ba	1,78 Bb	8,3 Ca	0,99 Ca	13,4 Aa	2,10 Aa
IPA 1	8,8 Ba	1,77 Bb	7,3 Ca	1,01 Ca	10,4 Ab	2,10 Aa
GT 1	9,7 Ba	1,80 Bb	7,0 Ca	0,95 Ca	12,3 Aa	2,08 Aa
PL PIM	8,8 Ba	2,02 Aa	6,3 Cb	0,89 Ba	10,8 Ab	2,05 Aa
LCB 510	8,6 Aa	1,93 Aa	4,1 Bc	0,76 Bb	7,9 Ad	1,98 Aa
ESAL 1	6,7 Bb	1,83 Ab	3,0 Cd	0,70 Bb	9,0 Ac	1,85 Ab
ESAL 2	6,3 Bb	1,71 Ab	2,9 Cd	0,66 Bb	8,7 Ad	1,78 Ab
Fx 2261	7,3 Bb	1,75 Bb	3,8 Cc	0,81 Cb	9,0 Ac	2,05 Aa
Fx 3899	9,1 Ba	1,93 Aa	6,3 Cb	0,77 Bb	11,1 Ab	1,98 Aa
PB 235	9,2 Aa	1,78 Bb	6,9 Ba	0,90 Ca	10,3 Ab	2,06 Aa
Média	8,51 B	1,83 B	5,91 C	0,89 C	9,95 A	2,00 A
C.V (%)					10,47*	6,01*

<sup>1</sup>Médias seguidas da mesma letra maiúscula na linha, e minúscula na coluna, para a mesma variável, não diferem entre si, pelo Teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.\* Coeficientes de variação das variáveis A e E, respectivamente.

Na estação chuvosa de 2003-2004, que apresentou valores médios sazonais intermediários entre as estações, as plantas dos clones IAN 3103, IAN 2880, ESAL 1, ESAL 2 e Fx 2261 apresentaram as menores taxas de fotossíntese líquida, diferindo significativamente em relação aos demais clones (Tabela 7). Com relação às taxas transpiratórias, as plantas do clone IAN 3193 apresentaram os menores valores nesta estação, diferindo estatisticamente das plantas dos demais clones.

As menores médias sazonais de fotossíntese líquida ( $5,91\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) e transpiração ( $0,89\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) entre os clones foram observadas na estação seca de 2004, a qual diferiu significativamente das médias das demais estações (Tabela 7). Entre os clones estudados nesta estação, as plantas do ESAL 1, ESAL 2, LCB 510, Fx 2161 e IAN 2880 apresentaram valores médios de fotossíntese líquida estatisticamente inferiores. Com exceção do clone IAN 2880, todos os clones anteriormente citados, além das plantas do clone Fx 3899 apresentaram também as menores taxas de transpiração, diferindo significativamente dos demais clones, nesta estação.

Pode-se inferir, com base nestes resultados, que as reduzidas taxas médias de fotossíntese líquida entre os clones, durante a estação seca de 2004 (Tabela 7), estejam associadas às baixas precipitações ocorridas neste período, em relação aos demais períodos e, por extensão, ao reduzido potencial hídrico das plantas às 6 horas (Tabelas 4 e 5). Alguns trabalhos buscam avaliar a resposta da seringueira ao déficit hídrico (Brunini & Cardoso, 1998; Cascardo et al., 1993; Conceição et al., 1986; Rocha Neto et al., 1983; Soares et al., 1993). No entanto, pesquisas apontam que o potencial hídrico foliar, nessa espécie, decresce linearmente com a diminuição do potencial hídrico do solo, da mesma maneira que a taxa fotossintética e a condutância estomática (Conceição et al., 1985). Além disso, estes últimos autores acrescentam que o fechamento estomático em plantas sob deficiência hídrica não só impede a perda de água,

como também influi no balanço térmico, reduzindo drasticamente o esfriamento da folha, que ocorreria com a perda de calor latente. O resultado pode ser um aumento expressivo da temperatura foliar, com previsíveis efeitos sobre os processos redutivos e oxidativos do metabolismo do carbono.

As baixas taxas de fotossíntese líquida entre os clones na estação seca de 2004 (Tabela 7) podem estar associadas também às médias de temperaturas mínimas e máximas do ar, as quais variaram de 24,9°C a 13,7°C (em maio) e de 23,5°C a 12,0°C (em junho), respectivamente, neste mesmo período (Tabela 4).

Segundo Lemos Filho et al. (1993a), as temperaturas mínimas admitidas como limitantes para lançamentos foliares (16°C) e para crescimento dos brotos (19°C), em pesquisa realizada com os clones RRIM 600 e GT 1, são compatíveis com as conclusões de Ortolani (1986), que registrou 18°C como a temperatura mínima para o crescimento e 15°C para a diferenciação dos tecidos. Em Lavras, MG, o crescimento de plântulas de seringueira foi reduzido, quando a temperatura mínima do ar foi menor que 15°C e a média mensal menor que 20°C (Pereira et al., 1985). Esses trabalhos reforçam a interpretação dos resultados obtidos no presente estudo, no sentido de que as baixas temperaturas contribuíram para a redução das taxas transpiratórias e da fotossíntese líquida dos clones durante a estação seca de 2004 (Tabelas 4 e 7).

De acordo com a Tabela 7, pode-se observar que o comportamento das plantas dos clones ESAL 1, ESAL 2, LCB 510, e Fx 2261, com relação aos valores de fotossíntese líquida, mostram-se inferiores, durante quase todo o período experimental, quando comparados com os dos demais clones. Contudo, os clones IAN 3087, IAN 3156, IPA 1, GT 1, Fx 3899, PB 235 e RRIM 600 apresentaram valores de fotossíntese líquida relativamente elevados em todo o período experimental em relação aos demais clones, com destaque para os valores apresentados pelo RRIM 600, que foram superiores durante todo o período. Estas variações nos resultados de fotossíntese dos clones estão de

acordo com as observadas por Dey et al. (1995), os quais, ao avaliarem a taxa fotossintética e suas relações com as características das folhas de uma população policlonal de 70 plantas de *Hevea brasiliensis* de 18 meses, cultivadas em vasos, verificaram uma variação de 4,1 a 14,3  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  na fotossíntese líquida, com valor médio de 8,8  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

Nugawela et al. (1995b) verificaram taxas de fotossíntese líquida média variando de 11,9 a 14,8  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , entre as quais, o clone RRIM 600, considerado de alta produção, apresentou uma taxa fotossintética líquida de 14,2  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Na Tabela 7 pode-se observar que, apesar das plantas do clone RRIM 600 apresentarem as maiores taxas médias de fotossíntese líquida, em todo período experimental, estes valores foram inferiores aos observados por aqueles autores.

Coutinho & Conforto (2001) compararam plantas jovens de cinco clones de seringueira (RRIM 600, RRIM 701, GT 1, PB 235 e IAN 873) quanto à monitoração das trocas gasosas em condições de campo e verificaram valores médios da taxa fotossintética de 7,46; 6,11; 6,96; 7,15 e 7,15  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , respectivamente, os quais não diferiram significativamente entre os clones. Para os clones RRIM 600, RRIM 701, GT 1 e PB 235, estudados neste trabalho (Tabela 7), as taxas de fotossíntese líquida foram superiores às encontradas por aqueles autores. Entretanto, ficaram abaixo daquelas citadas por Larcher (2000), que aponta valores máximos para seringueira, de 20 a 26  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . O maior valor médio mensal das taxas transpiratórias ficou abaixo dos valores máximos de transpiração (3,6  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) encontrados por Cascardo et al. (1993) para plantas de 8 meses de idade cultivadas em Lavras e dos obtidos por Gomes & Kozłowski (1988) em plantas de 11 meses, com valores máximos de 5,27  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

Os fatores ambientais que atuaram nas estações chuvosas de 2003-2004 (março e abril) e de 2004-2005 (novembro) (Tabela 4) promoveram as maiores

taxas transpiratórias, que foram favoráveis ao aumento da fotossíntese líquida. No entanto, durante a estação seca, os fatores ambientais contribuíram para reduzir as taxas transpiratórias, assim como as taxas de fotossíntese líquida (Tabelas 7). As variações das taxas transpiratórias verificadas nos diferentes clones na estação seca de 2004 foram semelhantes às observadas por Krishna et al. (1991), com plantas de três anos de idade do clone RRII 105, em condições de campo durante período seco. No entanto, as taxas transpiratórias verificadas no presente trabalho nas estações chuvosas foram bastante inferiores às encontradas por aqueles autores em períodos chuvosos.

Lima et al. (2002), Mesquita (2004) e Oliveira (1999), em trabalhos realizados com diferentes clones em Lavras, MG, verificaram que o clone RRIM 600 apresentou as mais elevadas produções de borracha seca por planta, chegando a superar, em até quatro vezes, a produção de borracha dos demais clones. Estes resultados sugerem que as elevadas taxas de fotossíntese líquida, apresentadas pelo RRIM 600 em relação aos demais clones neste trabalho, podem estar associadas, provavelmente, a altas produções de borracha seca por planta, relatadas por aqueles autores. Sugerem, ainda, que essas diferenças, possivelmente, não são provocadas apenas por variações nos fatores ambientais, mas também, provavelmente, por fatores genéticos intrínsecos dos próprios clones estudados. Nascimento (2002) também verificou, em Varginha, MG, uma elevada produção de borracha seca por planta, para o clone RRIM 600 no sistema de monocultivo, associada a elevadas taxas de fotossíntese líquida e transpiração nos meses março-abril e outubro-novembro (estações chuvosas) e as menores nos meses junho-julho (estação seca). Os clones estudados no presente trabalho, nas diferentes estações (Tabela 7), refletem o mesmo comportamento observado por aquele autor.

Apesar da condutância estomática (gs) média sazonal das plantas dos clones estudados, na estação chuvosa de 2003-2004 ( $0,077 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), ter sido

significativamente superior às demais (Tabela 8), não houve diferença significativa entre os clones para gs, dentro de cada estação, exceto na estação chuvosa de 2004-2005, na qual as plantas dos clones RRIM 701, IPA 1, PL PIM, LCB 510 e ESAL 2 apresentaram valores de gs significativamente inferiores. Pode-se observar também que a estação seca de 2004 apresentou valores médios sazonais de gs ( $0,051 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) significativamente inferiores aos períodos chuvosos.

Para a concentração interna de  $\text{CO}_2$  (Tabela 8), pode-se verificar que não houve diferenças significativas entre os clones dentro de cada estação. No entanto, ocorreram diferenças entre as médias sazonais das estações, com valores significativamente inferiores (146vpm) para a estação chuvosa de 2004-2005.

Nugawela et al. (1995a), estudando os clones RRIM 600, PB 86 e RRIC 100, sob condições controladas, encontraram valores médios de fotossíntese líquida de 10,1, 10,8 e 12,1  $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  e condutância estomática de 0,21, 0,25 e 0,30  $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , respectivamente. Os resultados de fotossíntese líquida registrados no presente trabalho foram semelhantes aos encontrados por aqueles autores, embora os valores médios de condutância estomática tenham sido bastante inferiores (Tabelas 7 e 8).

O comportamento sazonal das trocas gasosas dos clones nas estações chuvosas, em relação à estação seca (Tabelas 7 e 8) foi semelhante ao comportamento observado por Cavalcante & Conforto (2002) com os clones RRIM 600, GT 1, RRIM 701, IAN 873 e PB 235, nos quais os valores médios das trocas gasosas diferiram significativamente entre os períodos úmido e seco, com menores valores para este último.

TABELA 8. Variações sazonais de condutância estomática, gs ( $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e concentração interna de  $\text{CO}_2$ , Ci (vpm) de plantas de diferentes clones seringueira, nas condições de Lavras, MG, 2004.

Clones	Estação chuvosa 2003-2004		Estação seca 2004		Estação chuvosa 2004-2005	
	Gs	Ci	gs	Ci	Gs	Ci
IAN 3087	0,08 Aa <sup>1</sup>	152 Aa	0,05 Ba	160 Aa	0,08 Aa	156 Aa
IAC 15	0,07 Aa	158 Aa	0,05 Ba	155 Aa	0,08 Aa	150 Aa
IAN 3156	0,07 Aa	157 Aa	0,05 Ba	163 Aa	0,08 Aa	138 Ba
IAN 3193	0,08 Aa	165 Aa	0,05 Ba	149 Ba	0,07 Aa	140 Ba
IAN 2880	0,09 Aa	168 Aa	0,06 Ba	140 Ba	0,07 Ba	139 Ba
PR 255	0,08 Aa	143 Aa	0,06 Ba	159 Aa	0,08 Aa	158 Aa
RRIM701	0,08 Aa	162 Aa	0,06 Ba	149 Aa	0,06 Bb	139 Aa
RRIM600	0,08 Aa	150 Aa	0,05 Ba	155 Aa	0,07 Aa	146 Aa
IPA 1	0,07 Aa	144 Aa	0,06 Aa	158 Aa	0,06 Ab	153 Aa
GT 1	0,08 Aa	157 Aa	0,06 Ba	155 Aa	0,07 Aa	147 Aa
PL PIM	0,08 Aa	143 Aa	0,05 Ba	144 Aa	0,06 Bb	142 Aa
LCB 510	0,08 Aa	155 Aa	0,05 Ba	140 Aa	0,05 Bb	143 Aa
ESAL 1	0,08 Aa	152 Aa	0,05 Ba	142 Aa	0,07 Aa	138 Aa
ESAL 2	0,08 Aa	155 Aa	0,04 Ba	146 Aa	0,06 Ab	138 Aa
Fx 2261	0,07 Aa	149 Aa	0,05 Ba	142 Aa	0,07 Aa	140 Aa
Fx 3899	0,07 Aa	152 Aa	0,05 Ba	148 Aa	0,06 Bb	150 Aa
PB 235	0,08 Aa	140 Aa	0,06 Ba	152 Aa	0,07 Aa	161 Aa
Média	0,077 A	153 A	0,051 C	150 A	0,067 B	146 B
C.V (%)					16,71*	9,54*

<sup>1</sup>Médias seguidas da mesma letra maiúscula, na linha, e minúscula, na coluna, para a mesma variável, não diferem entre si, pelo Teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.  
\*Coeficientes de variação das variáveis gs e Ci, respectivamente.

Coutinho & Conforto (2001) monitoraram as trocas gasosas dos clones RRIM 600, RRIM 701, GT 1, PB 235 e IAN 873 e verificaram valores médios de 0,072; 0,055; 0,070; 0,076 e 0,078  $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  para a condutância estomática, e de 2,85; 2,13; 2,63; 2,96 e 2,67  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  para a taxa transpiratória,

respectivamente, os quais não diferiram significativamente entre os clones. As taxas transpiratórias médias dos clones RRIM 600, RRIM 701, GT 1 e PB 235, no presente trabalho, foram inferiores (Tabela 7), enquanto as condutâncias estomáticas médias destes clones, durante o período experimental (Tabela 8), foram semelhantes às encontradas por aqueles autores.

Reduções na condutância estomática afetam uma série de interações planta-ambiente, uma vez que os estômatos são os pontos de controle de vapor d'água e balanço de energia entre o vegetal e o ambiente. Embora a redução da taxa de perda de água possa representar uma vantagem imediata para prevenir a desidratação do tecido, ela, no entanto, pode afetar diretamente o balanço de calor sensível sobre o vegetal e, ainda, a absorção de CO<sub>2</sub> e, conseqüentemente, a taxa fotossintética (Brunini & Cardoso, 1998). Os resultados aqui obtidos sugerem que as baixas temperaturas e reduzidas precipitações registradas na estação seca de 2004, nos meses maio-junho (Tabela 4), acarretaram maior déficit hídrico foliar, o que contribuiu para a redução da condutância estomática das plantas dos clones e, possivelmente, da transpiração e da absorção de CO<sub>2</sub>, provocando as menores taxas de fotossíntese líquida neste período (Tabelas 7 e 8). Além disso, pesquisas indicam que, de modo geral, o movimento estomático, em resposta ao estado hídrico das folhas, é o principal controlador da troca de CO<sub>2</sub>, determinando, desse modo, as taxas de fotossíntese líquida (Rocha Neto et al., 1983).

As concentrações internas de CO<sub>2</sub> médias, observadas nas plantas dos diferentes clones durante o período experimental, foram, em geral, baixas, variando de 138 a 168vpm (Tabela 8). Estes resultados foram inferiores aos encontrados por Krishna et al. (1991), Nugawela et al. (1995a) e Nataraja & Jacob (1999) em clones de seringueira. A variação da concentração interna de CO<sub>2</sub> e o comportamento da condutância estomática nos clones estudados foram semelhantes. Estes resultados indicam que as diferenças ocorridas na taxas de

fotossíntese líquida entre as plantas dos clones durante o período experimental estão mais associadas às variações das taxas transpiratórias do que da condutância estomática e da variação da concentração interna de CO<sub>2</sub>.

Em relação à eficiência no uso da água (EUA), houve diferenças significativas entre as plantas dos clones estudados, dentro das estações e entre estas (Tabela 9). Na estação seca de 2004, a média sazonal de EUA (6,6μmol CO<sub>2</sub>.mmol<sup>-1</sup>H<sub>2</sub>O) dos clones foi significativamente superior à das estações chuvosas de 2003-2004 (4,67μmol CO<sub>2</sub>.mmol<sup>-1</sup>H<sub>2</sub>O) e de 2004-2005 (4,99μmol CO<sub>2</sub>.mmol<sup>-1</sup>H<sub>2</sub>O), com destaque para os clones RRIM 600, Fx 3899, PB 235, IAN 3087 e IAN 3156, os quais apresentaram maior EUA, diferenciando-se significativamente dos demais clones na estação seca de 2004.

O comportamento da EUA dos clones na estação seca de 2004 pode estar associado a uma combinação de fatores ambientais nos meses de maio-junho (Tabela 4). Krishna et al. (1991) mostraram que, sob condições de estresse, as plantas aumentam a capacidade de eficiência no uso da água para manter níveis relativamente altos de consumo de energia, via absorção líquida de CO<sub>2</sub>, com reduzida taxa de transpiração. Isso justifica os elevados valores médios de EUA apresentados pelos clones nos períodos mais frios e secos (Tabela 9).

De acordo com a Tabela 9, o clone RRIM 600 apresentou, em geral, valores médios de EUA elevados, em todo o período experimental, especialmente na estação seca de 2004, quando o valor médio de EUA do clone RRIM 600 atingiu 8,4μmol CO<sub>2</sub>.mmol<sup>-1</sup>H<sub>2</sub>O. Por outro lado, os clones ESAL 1, ESAL 2 e FX 2261 apresentaram os menores valores médios de EUA (4,3; 4,4 e 4,8μmol CO<sub>2</sub>.mmol<sup>-1</sup>H<sub>2</sub>O, respectivamente), os quais foram significativamente inferiores aos dos demais clones, durante a estação seca 2004.

TABELA 9. Variações sazonais correspondentes à eficiência no uso da água, EUA ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ) e eficiência de carboxilação, A/Ci ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} / \text{vpm}$ ) de plantas de diferentes clones seringueira, nas condições de Lavras, MG, 2004.

Clones	Estação chuvosa 2003-2004		Estação seca 2004		Estação chuvosa 2004-2005	
	EUA	A/Ci	EUA	A/Ci	EUA	A/Ci
IAN 3087	5,3 Ba <sup>1</sup>	0,06 Aa	7,7 Aa	0,05 Ba	4,9 Bb	0,065 Ab
IAC 15	4,5 Bb	0,06 Aa	6,8 Ab	0,04 Aa	3,9 Bc	0,055 Ac
IAN 3156	5,4 Ba	0,06 Ba	7,6 Aa	0,05 Ba	5,2 Ba	0,084 Aa
IAN 3193	4,2 Cb	0,05 Bb	7,0 Ab	0,04 Ba	5,3 Ba	0,067 Ab
IAN 2880	4,1 Bb	0,05 Bb	5,2 Ac	0,04 Ba	5,4 Aa	0,070 Ab
PR 255	5,0 Ba	0,07 Aa	5,9 Ac	0,04 Ca	4,3 Bc	0,055 Bc
RRIM701	4,4 Bb	0,05 Bb	6,8 Ab	0,04 Ba	4,6 Bb	0,069 Ab
RRIM600	5,6 Ba	0,07 Ba	8,4 Aa	0,05 Ca	6,4 Ba	0,093 Aa
IPA 1	5,0 Ba	0,06 Aa	7,2 Ab	0,05 Ba	5,0 Bb	0,068 Ab
GT 1	5,4 Ba	0,06 Ba	7,4 Ab	0,05 Ca	5,9 Ba	0,086 Aa
PL PIM	4,4 Cb	0,06 Ba	7,2 Ab	0,04 Ca	5,3 Ba	0,077 Aa
LCB 510	4,5 Bb	0,06 Aa	5,4 Ac	0,03 Bb	4,0 Bc	0,055 Ac
ESAL 1	3,7 Bb	0,04 Bb	4,3 Ad	0,02 Cb	4,9 Ab	0,066 Ab
ESAL 2	3,7 Bb	0,04 Bb	4,4 Ad	0,02 Cb	4,9 Ab	0,063 Ab
Fx 2261	4,2 Ab	0,05 Bb	4,8 Ad	0,03 Cb	4,4 Ac	0,064 Ab
Fx 3899	4,7 Ca	0,06 Ba	8,3 Aa	0,04 Ca	5,7 Ba	0,077 Aa
PB 235	5,2 Ba	0,07 Aa	7,7 Aa	0,05 Ba	5,0 Bb	0,064 Ab
Média	4,67 C	0,06 B	6,60 A	0,04 C	4,99 B	0,07 A
C.V. (%)					11,36*	15,60*

<sup>1</sup>Médias seguidas da mesma letra maiúscula, na linha, e minúscula, na coluna, para a mesma variável, não diferem entre si, pelo Teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

\*Coeficientes de variação das variáveis EUA e A/Ci, respectivamente.

A eficiência de carboxilação (A/Ci) também apresentou diferenças significativas entre as plantas dos clones estudados, dentro das estações e entre estas (Tabela 9). A relação A/Ci das plantas dos clones de seringueira foi

significativamente maior na estação chuvosa de 2004-2005, a qual se destacou com a média sazonal superior ( $0,07\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{vpm}$ ) em relação às estações chuvosa de 2003-2004 ( $0,06\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{vpm}$ ) e seca de 2004 ( $0,04\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{vpm}$ ) – esta última, apresentando a menor média sazonal da relação A/Ci.

Os clones LCB 510, ESAL 1, ESAL 2 e Fx 2261 apresentaram, em geral, baixas eficiências no uso da água (EUA) e de carboxilação (A/Ci) durante o período experimental (Tabela 9). Por outro lado, os clones IAN 3087, IAN 3156, RRIM 600, IPA 1, GT 1, PL PIM, Fx 3899 e PB 235 destacaram-se por apresentar os maiores valores médios de eficiências no uso da água e de carboxilação, sugerindo um melhor comportamento desses clones nas condições experimentais testadas.

De modo geral, os valores de fotossíntese líquida, eficiência de carboxilação e eficiência no uso da água, apresentados pelos diferentes clones de seringueira, foram superiores aos encontrados por Krishna et al. (1991), os quais investigaram o efeito da irrigação no desempenho fisiológico de plantas de seringueira, na Índia.

### **3.3 Déficit de pressão de vapor e fluorescência da clorofila**

A Tabela 10 apresenta a variação sazonal dos valores de déficit de pressão de vapor (DPV) durante o período experimental. Os menores valores médios de déficit de pressão de vapor (DPV) foram verificados nas estações chuvosa de 2003-2004 (1,30 kPa) e seca de 2004 (1,33 kPa), enquanto os maiores foram constatados na estação chuvosa de 2004-2005 (1,88 kPa), sendo o valor desta última significativamente superior ao das demais.

As diferenças de DPV entre as estações sugerem que as plantas dos clones em estudo estavam sujeitas a condições microclimáticas diferentes em cada um destes períodos. Entretanto, as plantas dos clones na estação chuvosa de

2004-2005 estiveram sujeitas a uma maior demanda evaporativa do ar, enquanto que, nas demais estações, esta demanda foi mais baixa durante as avaliações.

TABELA 10. Variações sazonais de déficit de pressão de vapor, DPV (kPa) e fluorescência da clorofila, Fv/Fm, de diferentes clones seringueira, nas condições de Lavras, MG, 2004.

Clones	Estação chuvosa 2003-2004		Estação seca 2004		Estação chuvosa 2004-2005	
	DPV	Fv/Fm	DPV	Fv/Fm	DPV	Fv/Fm
IAN 3087	1,2 Ba <sup>1</sup>	0,75 Ba	1,3 Ba	0,69 Ca	1,9 Aa	0,80 Aa
IAC 15	1,2 Ba	0,77 Aa	1,2 Ba	0,71 Ba	1,9 Aa	0,81 Aa
IAN 3156	1,3 Ba	0,78 Aa	1,3 Ba	0,65 Ba	1,8 Aa	0,78 Aa
IAN 3193	1,2 Ba	0,76 Aa	1,4 Ba	0,68 Ba	1,9 Aa	0,80 Aa
IAN 2880	1,2 Ba	0,78 Aa	1,3 Ba	0,68 Ba	1,8 Aa	0,79 Aa
PR 255	1,2 Ba	0,74 Aa	1,3 Ba	0,68 Ba	2,0 Aa	0,76 Aa
RRIM701	1,3 Ba	0,77 Aa	1,4 Ba	0,69 Ba	2,0 Aa	0,78 Aa
RRIM600	1,3 Ba	0,77 Aa	1,3 Ba	0,70 Ba	1,9 Aa	0,79 Aa
IPA 1	1,3 Ba	0,71 Ba	1,3 Ba	0,65 Ca	1,8 Aa	0,79 Aa
GT 1	1,3 Ba	0,73 Ba	1,3 Ba	0,72 Ba	1,9 Aa	0,78 Aa
PL PIM	1,3 Ba	0,74 Ba	1,3 Ba	0,70 Ba	1,8 Aa	0,79 Aa
LCB 510	1,4 Ba	0,74 Aa	1,3 Ba	0,68 Ba	1,9 Aa	0,77 Aa
ESAL 1	1,4 Ba	0,78 Aa	1,5 Ba	0,59 Bb	1,9 Aa	0,78 Aa
ESAL 2	1,4 Ba	0,77 Aa	1,5 Ba	0,59 Bb	1,9 Aa	0,79 Aa
Fx 2261	1,2 Ba	0,74 Aa	1,3 Ba	0,67 Ba	1,8 Aa	0,76 Aa
Fx 3899	1,4 Ba	0,76 Aa	1,3 Ba	0,70 Ba	1,8 Aa	0,74 Aa
PB 235	1,3 Ba	0,77 Aa	1,3 Ba	0,67 Ba	2,0 Aa	0,79 Aa
Média	1,30 B	0,76 B	1,33 B	0,67 C	1,88 A	0,78 A
C.V (%)					9,43*	4,96*

<sup>1</sup>Médias seguidas da mesma letra maiúscula, na linha, e minúscula, na coluna, para a mesma variável, não diferem entre si, pelo Teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

\*Coeficientes de variação das variáveis DPV e Fv/Fm, respectivamente.

Estas variações de DPV entre as estações estão associadas, provavelmente, às variações de temperatura, precipitação, insolação e umidade relativa, ocorridas no período experimental (Tabela 4), o que pode ter influenciado nas diferenças entre algumas características dos clones, tais como eficiência no uso da água, eficiência de carboxilação, transpiração, temperatura foliar, condutância estomática e fotossíntese, entre as estações. Cascardo et al. (1993) consideraram o DPV atmosférico e a radiação como os principais fatores responsáveis pelas variações de potencial hídrico, transpiração e condutância estomática em seringueira.

De acordo com Rao (1998), o aumento da radiação provoca aumento da temperatura que, por sua vez, provoca aumento no DPV, influenciando indiretamente a regulação estomática e a transpiração, causando redução da turgescência da planta. No presente trabalho, constatou-se que as maiores médias de DPV estão associadas à estação chuvosa de 2004-2005, a qual apresentou as maiores precipitações e o registro dos maiores valores médios de DFFFA, temperatura foliar e transpiração. Entretanto, os altos valores médios de DPV apresentados no período de maiores precipitações não foram suficientes para causar danos a determinados processos fisiológicos, a exemplo da fotossíntese líquida.

Em relação à fluorescência da clorofila ( $F_v/F_m$ ), não houve diferença entre os clones, dentro de cada período avaliado, exceto nas avaliações realizadas na estação seca de 2004 (Tabela 10), na qual a relação  $F_v/F_m$  dos clones ESAL 1 (0,59) e ESAL 2 (0,59) mostrou-se significativamente inferior à dos demais. Entre as estações, a chuvosa de 2004-2005 destacou-se com o maior valor médio sazonal de  $F_v/F_m$  (0,78), significativamente superior à chuvosa de 2003-2004 (0,76) e à seca de 2004 (0,67).

Pelos dados apresentados na Tabela 10, observa-se eficiência fotoquímica do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) variando entre 0,59 (estação seca de

2004) e 0,81 (estação chuvosa de 2004-2005), o que sugere um efeito sazonal dos fatores ambientais ao longo do estudo. Os valores médios de  $F_v/F_m$ , em todo o período experimental, se assemelham aos observados por Lima (1998) e Senevirathna et al. (2003), em seringueira.

A baixa fluorescência da clorofila apresentada pelos clones na estação seca de 2004 foi, provavelmente, causada pela ação dos fatores climatológicos nos meses de maio-junho, por ser um período mais frio e seco (Tabela 4). Devido à queda natural das folhas de seringueira nessa época do ano, causada pela ação do frio e estiagem prolongada, podem ter ocorrido mudanças estruturais e metabólicas nas folhas. Com o início da senescência foliar, ocorreu, provavelmente, uma drástica redução nos teores de clorofila, provocando uma baixa eficiência fotoquímica do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ). Isso tende a afetar o fornecimento de energia para as reações bioquímicas que se processam nas folhas, ocasionando uma baixa  $A/C_i$  e, conseqüentemente, reduzidas taxas de fotossíntese líquida nesse mesmo período (Tabelas 7, 9 e 10). Öquist (1983) constatou que a sensibilidade da fotossíntese a variações de temperatura depende de um mecanismo fisiológico que pode limitá-la durante essas variações e que tal limitação difere entre as estações do ano. Mudanças na estrutura dos tilacóides, no conteúdo de clorofila, nas atividades enzimáticas e no transporte de elétrons, estão associadas com a severidade do inverno. Embora a relação entre estas mudanças fisiológicas não esteja clara, acredita-se que, em combinação com o fechamento estomático, elas sejam amplamente responsáveis pelo declínio da fotossíntese durante o inverno.

Lemos Filho et al. (1993b) observaram que, sob baixas temperaturas, as folhas de seringueira apresentaram um aumento da resistência difusiva e redução dos níveis das clorofilas *a* e *b*, mesmo com a elevação da temperatura ao final do experimento. Segundo Pereira et al. (1985), tais alterações resultam em limitações à fotossíntese, reduzindo o crescimento das plantas de seringueira

durante o inverno, em Lavras, MG. Por esta razão, a baixa eficiência do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) na estação seca pode ter sido resultante de uma baixa síntese de clorofilas, em função das condições ambientais atuantes neste período (Tabela 10).

Durante o período experimental, o comportamento sazonal da fotossíntese líquida e da transpiração (Tabela 7) foi semelhante ao observado para radiação fotossintética ativa e temperatura foliar (Tabela 6), condutância estomática (Tabela 8), eficiência de carboxilação (Tabela 9) e fluorescência da clorofila (Tabela 10), ou seja, apresentando maiores valores médios sazonais na estação chuvosa de 2004-2005, intermediários na chuvosa de 2003-2004 e menores na seca de 2004. Isso confirma a influência da sazonalidade dos fatores ambientais (Tabela 4) sobre as características fisiológicas dos clones estudados. Apesar de a eficiência do uso da água e a concentração interna de  $CO_2$  não terem acompanhado o mesmo padrão de variação, a influência dos fatores ambientais também foi observada em relação a essas características.

### **3.4 Teores de clorofilas**

Na Figura 14, pode-se observar que houve diferenças significativas nos teores de clorofilas das folhas dos diferentes clones de seringueira. De modo geral, verifica-se que as plantas dos clones GT 1, IPA 1 e RRIM 600, apresentaram os maiores teores de clorofilas *a*, *b* e total, com exceção do clone RRIM 600 para os teores de clorofila *b*, o qual apresentou baixo teor. Por outro lado, as plantas dos clones IAN 3087 e IAN 2880 apresentaram os menores teores de clorofilas *a* e *b*, e total, juntamente com os clones Fx 3899, ESAL 1, ESAL 2, PR 255 e LCB 510. Com base nas diferenças dos teores de clorofilas entre esses clones (Figura 14), pode-se associar esta característica às taxas de fotossíntese líquida (Tabela 7).

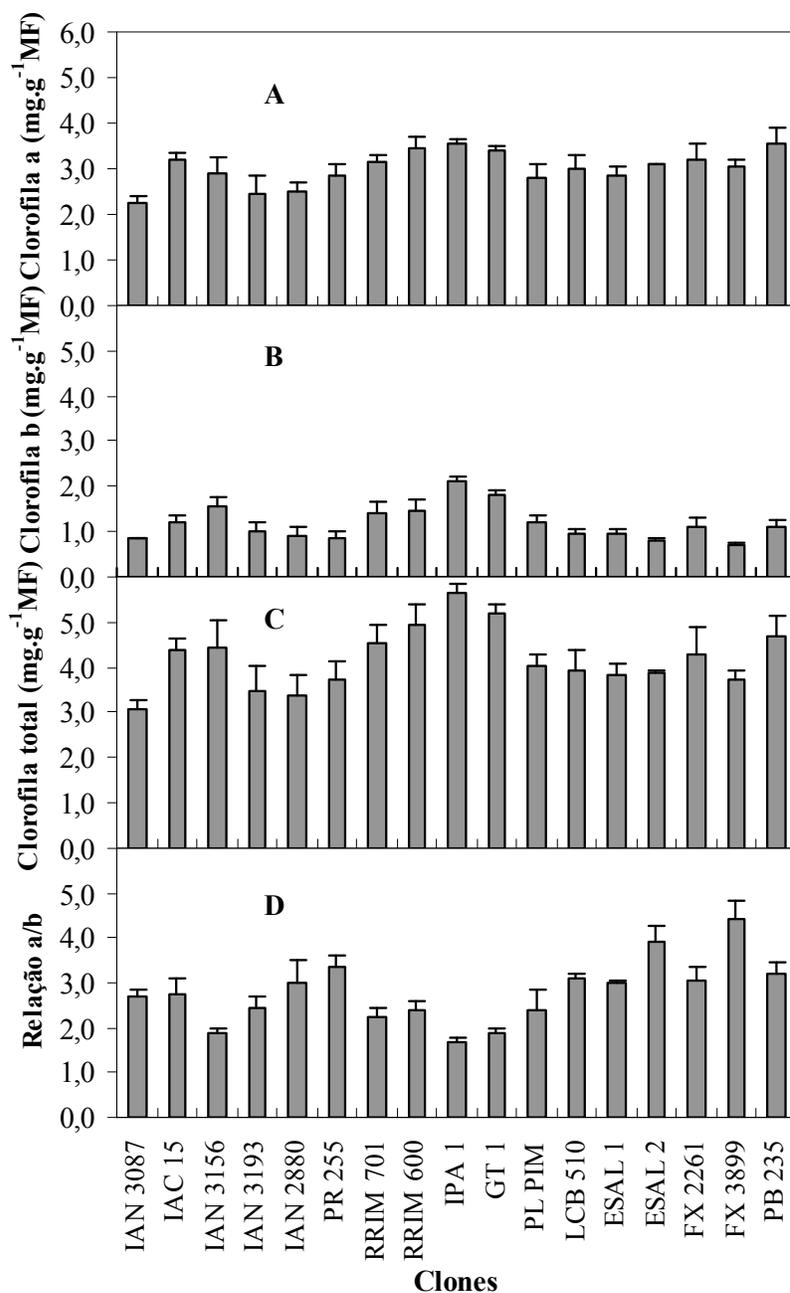


FIGURA 14. Teores de clorofilas das folhas dos diferentes clones de seringueira. Lavras, MG, 2004 (as barras em cada coluna representam o erro padrão da média de quatro repetições).

Os clones IPA 1, GT 1 e IAN 3156 apresentaram os menores valores de relação clorofila  $a/b$ , enquanto os clones ESAL 2 e Fx 3899 apresentaram a maior relação  $a/b$  (Figura 14).

Os teores de clorofila total encontrados nas folhas dos clones (Figura 14) foram inferiores aos encontrados por Corrêa et al. (1987), os quais variaram entre 6,2 e 7,3mg g<sup>-1</sup> MF em plantas de diferentes clones de seringueira.

Senevirathna et al. (2003) verificaram valores de relação clorofila  $a/b$  entre 1,5 e 2,2 em plantas de seringueira sob condições de sombreamento natural, contrastando com maiores valores registrados nas plantas não sombreadas. No presente trabalho (Figura 14), tal relação apresentou valores entre 1,7 e 4,4.

### 3.5 Fotossíntese potencial ( $A_{pot}$ )

A Figura 15 ilustra as respostas da curva de fotossíntese potencial ( $A_{pot}$ ) versus densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) nos clones estudados. Esse comportamento foi semelhante em todos os clones estudados. Os resultados mostraram um rápido aumento na produção de *quantum* nos diferentes clones, de 0 a 100 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  de DFFFA. Entretanto, a partir do DFFFA de 300 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , o aumento da fotossíntese potencial ocorreu de forma gradativa e em menor quantidade, até atingir 1200 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  de DFFFA. A saturação de luz passou a causar um leve declínio da fotossíntese potencial a partir de 1500 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  de DFFFA. Nas avaliações de  $A_{pot}$ , os efeitos estomáticos foram eliminados por terem sido oferecidas condições ideais de temperatura (30°C), além de saturação de luz e CO<sub>2</sub> aos clones estudados, sem interferência dos fatores ambientais.

Nos resultados discutidos anteriormente, foram verificadas diferenças maiores para as taxas de fotossíntese líquida entre as plantas dos clones estudados (Tabela 7). No entanto, os valores de  $A_{pot}$  não diferiram entre os

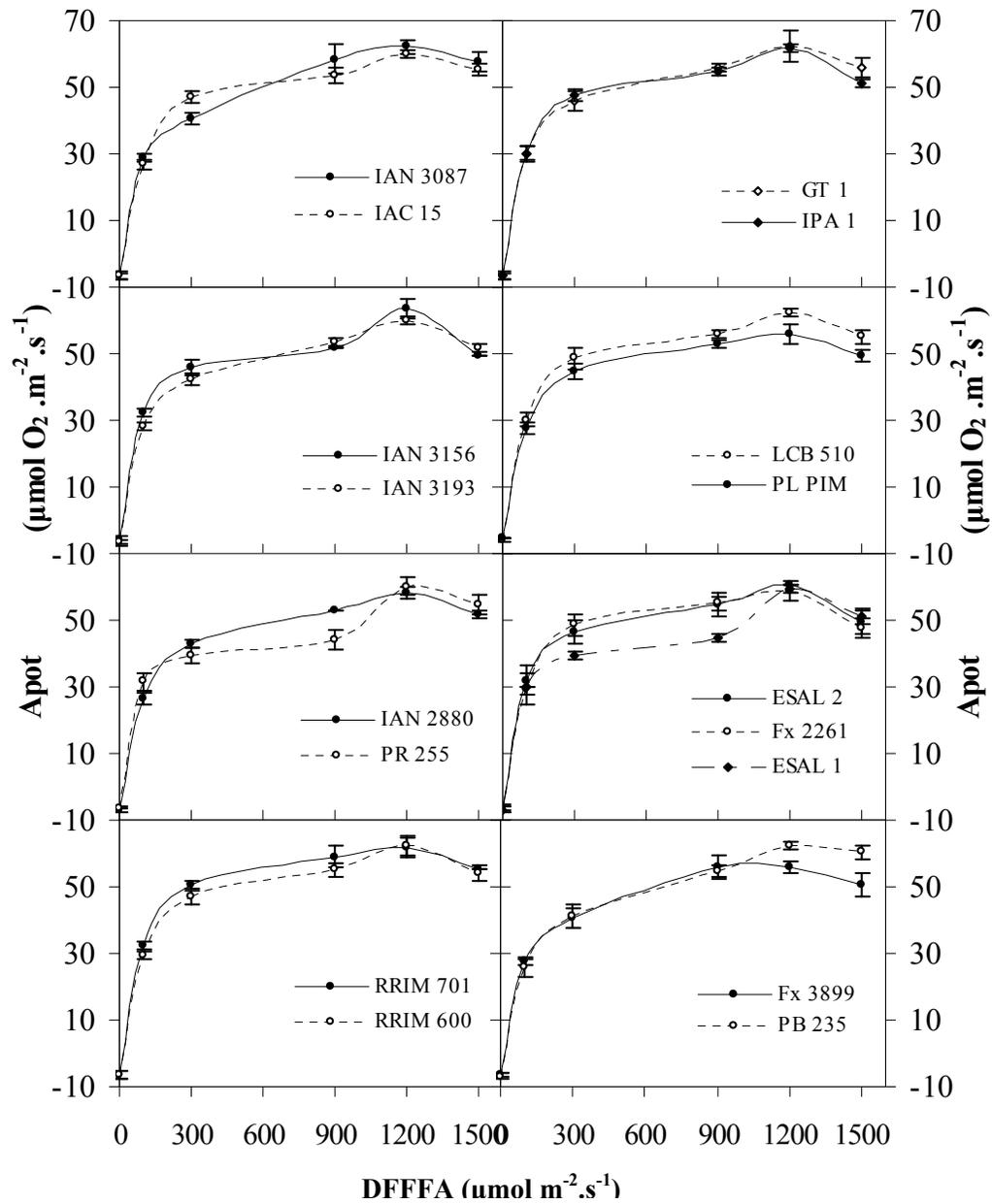


FIGURA 15. Relação entre fotossíntese potencial (Apot) versus densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) em folhas de diferentes clones de seringueira. Lavras, MG, 2004 (as barras representam o erro padrão da média de quatro repetições).

com a mesma intensidade (Tabela 11). Este fato sugere que as variações clonais são decorrentes, provavelmente, de efeitos estomáticos, causados por fatores ambientais.

Pelos dados da Figura 15, apesar das plantas apresentarem saturação de luz a  $1200\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  de DFFFA, verificando-se também uma maior capacidade fotossintética das plantas, observa-se que a maioria dos clones estudados não apresentou diferenças significativas entre os valores de  $A_{\text{pot}}$  nas DFFFA de 900, 1200 e  $1500\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

TABELA 11. Valores de fotossíntese potencial máxima ( $\mu\text{mol O}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), respiração ( $-\mu\text{mol O}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e percentual de respiração em relação à fotossíntese potencial de diferentes clones de seringueira, nas condições de Lavras, MG. 2004.

Clones	Fotossíntese potencial	Respiração	%
IAN 3087	62,1 a <sup>1</sup>	6,8 a	10,9
IAC 15	60,0 a	6,5 a	10,8
IAN 3156	63,3 a	6,1 a	9,6
IAN 3193	59,8 a	6,6 a	11,0
IAN 2880	58,1 b	7,0 a	12,1
PR 255	60,3 a	6,8 a	11,2
RRIM701	61,9 a	6,5 a	10,4
RRIM600	62,4 a	6,4 a	10,3
IPA 1	61,6 a	6,6 a	10,7
GT 1	62,4 a	6,4 a	10,3
PL PIM	55,8 b	5,5 a	9,8
LCB 510	62,4 a	6,0 a	9,6
ESAL 1	59,6 a	6,9 a	11,5
ESAL 2	60,3 a	6,4 a	10,6
FX 2261	58,7 b	6,4 a	10,9
FX 3899	55,6 b	6,2 a	11,1
PB 235	62,1 a	6,9 a	11,0
CV %	5,3	19,9	

<sup>1</sup>Médias seguidas da mesma letra na vertical não diferem entre si, pelo Teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

Para os resultados máximos de  $A_{pot}$  pode-se observar que praticamente não houve diferenças entre os clones, com exceção dos clones IAN 2880, PL PIM, Fx 2261 e Fx 3899, que foram significativamente inferiores aos demais. Os maiores valores de  $A_{pot}$  foram verificados nos clones IAN 3156, RRIM 600, GT 1, LCB 510, PB 235 e IAN 3087.

Os clones não diferiram entre si quanto à intensidade de respiração (Tabela 11). Segundo Ceulemans & Saugier (1991), a percentagem de respiração sempre corresponde de 7% a 10% da fotossíntese real máxima. Os resultados dos percentuais de respiração em relação à fotossíntese potencial estão ligeiramente acima dos percentuais citados por aqueles autores, com exceção dos clones IAN 3156, PL PIM e LCB 510. Em plantas de ingá (*Inga vera* Willd.) não submersas, foram obtidas taxas de respiração de  $-6,73 \mu\text{mol de O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , que representaram em torno de 15% da fotossíntese potencial máxima ( $45 \mu\text{mol de O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) observada sob DFFFA de  $1600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (Cunha, 2003).

Os resultados referentes à respiração (Tabela 11) são semelhantes aos obtidos por Ceulemans et al. (1984) em diferentes clones de seringueira, e por Cunha (2003) em plantas de *Inga vera* não submersas. No entanto, foram superiores aos encontrados por Schwob et al. (1998). Vale ressaltar que os valores de fotossíntese potencial obtidos no presente trabalho foram bem superiores aos encontrados por Mata et al. (2001) em plantas de seringueira ( $37,3 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) sob luz e  $\text{CO}_2$  saturante, com temperatura de  $35^\circ\text{C}$ .

### **3.6 Características anatômicas de folhas**

Os valores de densidade estomática e os diâmetros polar e equatorial dos estômatos de folhas dos diferentes clones de seringueira encontram-se na Tabela 12. Pode-se verificar que o clone IAN 3087 apresentou maior densidade estomática ( $534 \text{ estômatos}/\text{mm}^2$ ), diferenciando-se significativamente dos demais clones. Como consequência, este clone apresentou também estômatos

com menores diâmetros polar (35,1 $\mu$ m) e equatorial (23,9 $\mu$ m). A densidade estomática das folhas de seringueira é variável em função das espécies e de seus híbridos interespecíficos (Medri & Lleras, 1980; Medri & Lleras, 1981; Samsuddin, 1980), da altura da folha na planta (Medri & Lleras, 1980) e em função da idade (Martins et al., 1993).

TABELA 12. Número e diâmetros polar e equatorial dos estômatos de folhas de diferentes clones de seringueira, em condições de campo. Lavras, MG, 2004.

Clones	Número de estômatos/mm <sup>2</sup>	Diâmetro polar ( $\mu$ m)	Diâmetro equatorial ( $\mu$ m)
IAN 3087	534 a <sup>1</sup>	35,10 c	23,86 b
IAC 15	372 c	34,98 c	22,64 b
IAN 3156	421 b	35,34 c	23,00 b
IAN 3193	414 b	40,50 b	26,86 a
IAN 2880	387 c	40,80 b	26,86 a
PR 255	377 c	35,16 c	22,84 b
RRIM 701	377 c	35,74 c	22,42 b
RRIM 600	373 c	36,28 c	22,56 b
IPA 1	346 d	36,22 c	24,42 b
GT 1	399 b	37,52 c	23,38 b
PL PIM	257 e	44,50 a	27,52 a
LCB 510	369 c	34,20 c	22,82 b
ESAL 1	374 c	34,82 c	22,42 b
ESAL 2	426 b	35,00 c	23,60 b
FX 2261	315 d	35,18 c	22,74 b
FX 3899	400 b	34,92 c	21,94 b
PB 235	335 d	39,44 b	24,70 b
CV (%)	8,39	6,85	7,53

<sup>1</sup>Médias seguidas da mesma letra na vertical não diferem entre si, pelo Teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

A determinação da região da folha que apresenta maior densidade estomática é importante nos estudos de balanço hídrico, visto que um dos equipamentos utilizados para monitoração das trocas gasosas, o IRGA, possui uma superfície de contato com a folha de 6,25cm<sup>2</sup>, enquanto o folíolo médio

adulto pode atingir  $78\text{cm}^2$  (Coutinho & Conforto, 2001). Assim sendo, ainda de acordo com esses autores, estudos indicaram que, para os clones IAN 873 e RRIM 701, qualquer região foliolar poderia ser utilizada, enquanto que, em GT 1, RRIM 600 e PB 235, a região mediana seria a ideal, pois contém maior número de estômatos. Essa precaução se faz necessária, pois, embora a relação entre o número estomático e a eficiência do seu funcionamento não seja muito evidente, a manutenção do controle hídrico, via número estomático é bastante significativa (Martins et al., 1993; Medri & Lleras, 1983; Resnick & Mendes, 1979), já que o aparelho estomático da seringueira é relatado como sendo bastante sensível às mudanças ambientais. No presente estudo, todas as avaliações foram realizadas na parte mediana do folíolo central.

Na Figura 16 encontram-se as fotomicrografias de seções paradérmicas da face abaxial de folhas dos clones de seringueira. Pode-se visualizar, por meio da seção foliar do clone PL PIM, que a baixa densidade estomática apresenta estômatos com diâmetros maiores. O clone PL PIM apresentou a menor densidade estomática ( $257$  estômatos/ $\text{mm}^2$ ), diferindo significativamente dos demais clones. Este clone apresentou também estômatos com maiores diâmetros polar ( $44,5\mu\text{m}$ ) e equatorial ( $27,5\mu\text{m}$ ), juntamente com os clones IAN 3193 ( $26,9\mu\text{m}$ ) e IAN 2880 ( $26,9\mu\text{m}$ ), que apresentaram também estômatos com maior diâmetro equatorial, diferindo significativamente dos demais (Tabela 12).

Em geral, folhas que apresentam maior densidade estomática possuem estômatos com menores diâmetros polar e equatorial. No entanto, pelos dados da Tabela 12, pode-se observar que, apesar do clone IAN 3193 apresentar uma elevada densidade estomática foliar ( $414$  estômatos/ $\text{mm}^2$ ), os seus estômatos possuem maiores diâmetros polar ( $40,5\mu\text{m}$ ) e equatorial ( $26,9\mu\text{m}$ ). Já no clone Fx 2261, que apresentou uma baixa densidade estomática ( $315$  estômatos/ $\text{mm}^2$ ), os estômatos apresentam menores diâmetros polar ( $35,2\mu\text{m}$ ) e equatorial ( $22,7\mu\text{m}$ ).

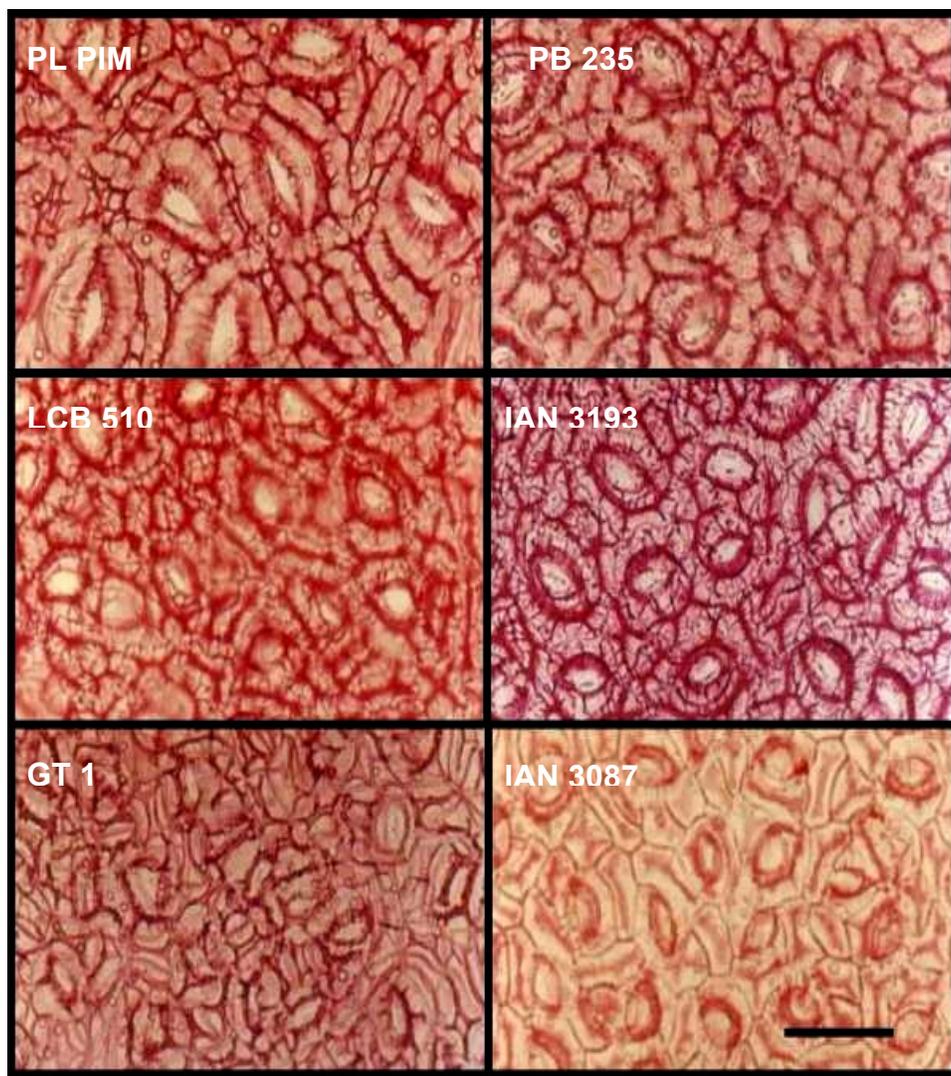


FIGURA 16. Seções paradérmicas da epiderme abaxial de folhas de diferentes clones de seringueira. Lavras, MG, 2004 (a barra corresponde a 50 $\mu$ m).

Samsuddin & Impens (1978a,b), trabalhando com clones malásios, verificaram que os valores de eficiência fotossintética, transpiração e eficiência hídrica obtidos para o clone Tjir 1 foram inferiores aos encontrados nos clones

com estômatos menos freqüentes (RRIM 600, GT 1 e PB 5/51), enquanto a resistência foi maior no Tjir 1 que nos demais.

Samsuddin (1980) mostrou que clones com estômatos pequenos e numerosos eram menos eficientes do que aqueles que possuíam estômatos grandes e pouco numerosos. Estas afirmações, provavelmente, explicam o comportamento fotossintético em relação ao número de estômatos de alguns clones neste trabalho (Tabelas 7 e 12), nos quais, de modo geral, os clones de menores densidades estomáticas apresentaram as maiores taxas fotossintéticas. Nascimento (2003) verificou, em plantas de guaco (*Mikania glomerata* Sprengel) sob estresse hídrico moderado e severo, uma maior densidade estomática, o que contribuiu para uma rápida redução nas taxas transpiratórias. Além disso, esse autor explicou que o maior número de estômatos favorece a difusão de CO<sub>2</sub> da atmosfera, aumentando, assim, a taxa fotossintética em condições nas quais os estômatos encontravam-se parcialmente fechados.

A seção paradérmica da face abaxial da folha do clone PB 235, cuja densidade estomática (Tabela 12) não apresentou diferença significativa em relação aos clones Fx 2261 e IPA 1, pode ser vista na Figura 17. O clone LCB 510, por meio das seções paradérmicas, apresentou densidade estomática de 369 estômatos/mm<sup>2</sup>, não diferindo significativamente dos clones IAC 15, IAN 2880, PR 255, RRIM 701, RRIM 600 e ESAL 1 (Tabela 12 e Figura 17). Medri & Lleras (1980) verificaram, em vários clones de seringueira, uma densidade estomática variando entre 170 e 590 estômatos.mm<sup>-2</sup>. Os resultados observados no presente trabalho se assemelham aos encontrados por aqueles autores.

Os resultados de densidade estomática obtidos na região mediana do folíolo central (Tabela 12) foram inferiores aos encontrados por Cavalcante & Conforto (2002), na região do Planalto Paulista, em plantas jovens nos clones IAN 873, PB 235, RRIM 701, RRIM 600 e GT 1. Entretanto, foram superiores aos encontrados por Coutinho & Conforto (2001), que trabalharam com os

mesmos clones de Cavalcante & Conforto (2002). Provavelmente, estas variações se justificam por diferenças de época do ano e idade das folhas.

A densidade estomática média geral (381 estômatos.mm<sup>-2</sup>) observada no presente trabalho foi superior à verificada por Martins & Zieri (2003), da ordem de 330 estômatos.mm<sup>-2</sup>. Entretanto, foi inferior ao número médio de estômatos (465 estômatos.mm<sup>-2</sup>) encontrado por Samsuddin (1980). Os resultados de densidade estomática dos clones (Tabela 12) assemelham-se aos encontrados por Gomes & Kozłowski (1988) e Samsuddin (1980). Por outro lado, as dimensões dos estômatos registradas no presente trabalho mostraram-se maiores que as encontradas por Samsuddin (1980).

Na Figura 17 observam-se as fotomicrografias da densidade estomáticas dos clones IAN 3193 e GT 1, nos quais não houve diferença significativa em relação aos clones IAN 3156, ESAL 2 e Fx 3899, conforme a Tabela 12. Pode-se visualizar também que o clone IAN 3087 apresentou a maior densidade estomática.

De acordo com as seções transversais apresentadas na Figura 17, o limbo foliolar de plantas de seringueira apresenta-se diferenciado em epiderme na face adaxial ou superior, parênquima paliçádico na face adaxial, parênquima lacunoso, parênquima paliçádico na face abaxial e epiderme na face abaxial ou inferior. Verifica-se que o mesofilo é constituído de parênquima paliçádico na face adaxial, parênquima lacunoso e parênquima paliçádico na face abaxial, sendo considerado, portanto, como isobilateral quanto à disposição dos parênquimas paliçádicos. Estas informações concordam com as de Oliveira (2004), em plantas dos clones PB 235 e GT 1, em condições de campo, em Lavras, MG. Entretanto, Medri & Lleras (1980) observaram que o mesofilo dos folíolos de plantas de seringueira de várzea, ao contrário das de terra firme, é constituído apenas adaxialmente por parênquima paliçádico e abaxialmente por parênquima lacunoso, sendo, portanto, considerado dorsiventral.

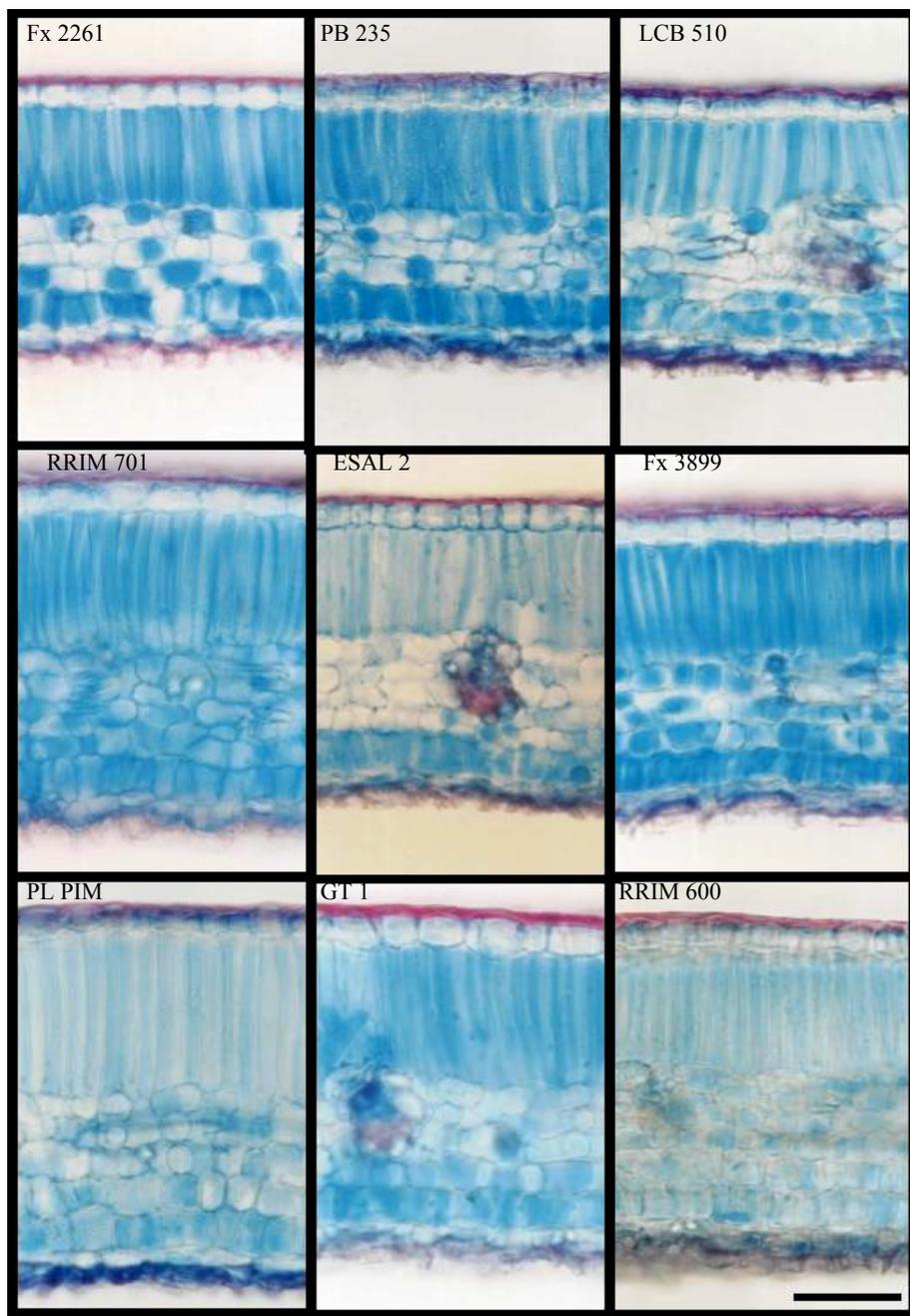


FIGURA 17. Seções transversais de folhas dos diferentes clones de seringueira. Lavras, MG, 2004 (a barra corresponde a 50  $\mu$ m).

As espessuras dos diferentes tecidos foliares que compõem o limbo estão apresentados na Tabela 13. As plantas dos clones de seringueira apresentaram diferenças significativas de espessuras dos tecidos foliares. O clone PL PIM apresentou as maiores espessuras em todos os tecidos foliares, com exceção da epiderme abaxial, o que pode configurar causa provável da sua elevada resistência de mesofilo (Tabela 13 e Figura 17).

Os clones RRIM 600, IPA 1 e GT 1 apresentaram espessuras do mesofilo e limbo foliar bastante elevadas, sendo inferiores apenas às do clone PL PIM, que se diferenciou significativamente dos demais clones (Tabela 13). Já os clones Fx 2261, LCB 510 e IPR 255 apresentaram menores espessuras do mesofilo foliar, assim como menores espessuras do limbo foliar, juntamente com o clone PB 235, os quais diferiram significativamente dos demais.

As espessuras médias de limbo foliar (185,1µm) e parênquimas paliçádico (96,4µm) e lacunoso (49,5µm) foram inferiores às dos clones de seringueira diplóides e poliplóides registradas por Medri & Lleras (1981). No presente trabalho, as espessuras do limbo foliar (Tabela 13) assemelham-se também às encontradas em folhas poliplóides do clone IAN 717 por Lleras & Medri (1978). A maior espessura dos parênquimas clorofilianos implica em uma maior eficiência fotossintética (Medri & Lleras, 1983).

As folhas dos clones PR 255, LCB 510 e Fx 2261 apresentaram as menores espessuras do mesofilo (Tabela 13). No entanto, foram superiores aos valores observados por Pita (1984), em folhas completamente expandidas das espécies *Hevea pauciflora* e *Hevea brasiliensis* (IAN 873).

Coutinho & Conforto (2001) observaram, em condições de campo, diferenças significativas entre as plantas jovens dos clones IAN 873, PB 235, RRIM 701, RRIM 600 e GT 1 em relação aos valores médios das espessuras de limbo foliar e parênquimas paliçádico e lacunoso. Os resultados apresentados na Tabela 13, para as espessuras de limbo foliar e parênquima paliçádico, foram

superiores aos verificados por aqueles autores, embora as espessuras do parênquima lacunoso tenham se mostrado semelhantes.

Os maiores valores de resistência do mesofilo foram encontrados nos clones IAN 3193, IAN 2880, GT 1, PL PIM e FX 2261, os quais se diferenciaram significativamente dos demais (Tabela 13). Apesar dessas diferenças, não existe uma grande variação entre os valores de resistência do mesofilo para os clones estudados. Porém, as resistências do mesofilo apresentadas pelas folhas dos clones neste trabalho foram superiores aos observados por Medri & Lleras (1983) em clones de seringueira. De acordo com Samsuddin & Impens (1978a,b), a resistência interna (resistência do mesofilo) apresentou pouca variação entre clones de seringueira, quando comparada com a resistência estomática, embora a primeira tenha sido bem maior em relação à segunda.

A seção transversal da folha do clone LCB 510 (Figura 17) apresentou espessamento médio do limbo foliar de 174,5 $\mu$ m (Tabela 13), não diferindo significativamente dos clones PB 235, Fx 2261 e PB 255.

Na Figura 17 podem-se visualizar lâminas foliares dos clones estudados, as quais apresentam-se revestidas pelas epidermes nas faces adaxial e abaxial, bem como por uma espessa camada cuticular, sendo a inferior mais acentuada. Medri & Lleras (1980) constataram que a camada de cutícula da epiderme adaxial é lisa e dotada de células bem unidas e a abaxial mostra saliências óticamente semelhantes a pêlos. Os autores verificaram também que o tecido do limbo é bem definido: o parênquima paliçádico adaxial é constituído por uma camada de células alongadas e justapostas, com pouco ou nenhum espaço intercelular, enquanto o parênquima lacunoso é formado por células elípticas distribuídas regularmente, com grandes espaços entre elas. Distribuição semelhante da organização destes tecidos foliares pode ser também visualizada na Figura 17.

TABELA 13. Espessuras da epiderme na face adaxial, dos parênquimas paliçádico, do parênquima lacunoso, da epiderme na face abaxial, paliçádico total, resistência do mesofilo (parênquimas paliçádico total/parênquima lacunoso), espessura do mesofilo e do limbo de folhas de clones de seringueira, em condições de campo. Lavras, MG, 2004.

Clones	Epiderme adaxial (µm)	Parênquima paliçádico adaxial (µm)	Parênquima lacunoso (µm)	Parênquima paliçádico abaxial (µm)	Epiderme abaxial (µm)	Parênquima paliçádico total (µm)	Paliçádico total/lacunoso	Espessura mesofilo (µm)	Limbo foliar (µm)
IAN 3087	23,3 a <sup>1</sup>	68,9 c	47,1 b	24,3 c	18,6 b	93,3 c	2,1 b	140,3 c	182,2 c
IAC 15	21,7 b	68,0 c	52,5 a	24,3 c	18,2 b	92,3 c	1,8 b	144,8 c	184,6 c
IAN 3156	19,5 c	68,4 c	47,6 b	25,1 c	17,8 c	93,5 c	2,0 b	141,0 c	178,3 c
IAN 3193	19,8 c	72,3 c	43,5 b	27,3 b	18,8 b	99,7 c	2,4 a	143,2 c	181,7 c
IAN 2880	21,5 b	73,5 c	46,0 b	26,7 b	20,1 a	100,3 c	2,2 a	146,2 c	187,8 c
PR 255	19,9 c	65,2 c	46,3 b	22,6 c	16,9 c	87,8 d	2,0 b	134,1 d	170,9 d
RRIM701	20,5 c	71,3 c	52,8 a	24,2 c	18,2 b	95,5 c	1,9 b	148,3 c	187,1 c
RRIM600	18,8 d	82,4 b	55,8 a	24,2 c	17,0 c	106,6 b	2,0 b	162,4 b	198,2 b
IPA 1	20,2 c	70,3 c	57,3 a	26,5 b	18,7 b	96,8 c	1,8 b	154,1 b	193,0 b
GT 1	22,9 a	80,3 b	49,3 a	26,6 b	20,1 a	106,9 b	2,2 a	156,2 b	199,2 b
PL PIM	22,5 a	95,4 a	55,3 a	31,2 a	18,7 b	126,6 a	2,3 a	181,9 a	223,0 a
LCB 510	21,6 b	59,3 d	51,4 a	22,9 c	19,3 a	82,2 d	1,7 b	133,6 d	174,5 d
ESAL 1	20,0 c	60,8 d	52,4 a	28,8 b	18,2 b	89,6 d	1,8 b	142,0 c	180,2 c
ESAL 2	23,3 a	68,9 c	47,1 b	24,3 c	18,6 b	93,3 c	2,1 b	140,3 c	182,2 c
Fx 2261	20,4 c	67,3 c	36,7 c	22,6 c	19,3 a	89,9 d	2,5 a	126,6 d	166,2 d
Fx 3899	19,5 c	67,8 c	49,4 b	28,1 b	19,3 a	95,9 c	2,1 b	145,4 c	184,1 c
PB 235	18,1 d	66,6 c	51,4 a	21,7 c	15,7 d	88,3 d	1,8 b	139,7 c	173,5 d
CV (%)	9,52	12,7	21,9	16,7	8,6	10,9	22,6	11,5	9,6

<sup>1</sup>Médias seguidas da mesma letra na vertical não diferem entre si, pelo Teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

As fotomicrografias das seções transversais do limbo foliar dos clones RRIM 701, FX 3899 e ESAL 2 estão apresentadas na Figura 17. Sendo que, esses não diferenciaram significativamente, quanto a espessura do limbo foliar, dos clones IAN 3087, IAC 15, IAN 3156, IAN 3193, IAN 2880 e ESAL 1 (Tabela 13). Observam-se também seções transversais das folhas dos clones GT 1 e RRIM 600, os quais não diferenciaram significativamente do clone IPA 1, com relação à espessura do limbo foliar. As seções transversais da folha do clone PL PIM destacam a maior espessura de seu limbo foliar (223 $\mu$ m), diferenciando-a significativamente da dos demais clones estudados (Figura 17).

Nos Anexos 1A, 2A e 3A, encontram-se os resultados das correlações lineares entre as características fisiológicas e anatômicas, relativas às médias dos diferentes clones de seringueira que também subsidiaram na análise e discussão dos resultados deste capítulo.

No Anexo 1A observam-se as correlações entre as características ecofisiológicas dos clones estudados. Observa-se que a fotossíntese líquida apresentou correlações diretas altamente significativas com os parâmetros de DFFFA (0,676), temperatura foliar (0,665), transpiração (0,761), EUA (0,967), A/Ci (0,983) e potencial hídrico às 6 horas (0,629) a 1% de probabilidade e com relação Fv/Fm (0,504) a 5% de probabilidade. Estes resultados justificam a influencia positiva destas características sobre a fotossíntese líquida dos clones durante o período experimental.

De acordo com o Anexo 1A, verificam-se, de modo geral, correlações significativas diretas entre os parâmetros do DFFFA, temperatura foliar, transpiração, EUA, relação A/Ci e relação Fv/Fm. Observam-se também relações diretas significativas entre condutância estomática e os parâmetros DFFFA, temperatura foliar, concentração interna de CO<sub>2</sub> e fluorescência da clorofila.

No Anexo 2A constata-se uma correlação direta da temperatura foliar com os teores de clorofila *b* (0,500, para  $p < 0,05$ ) e uma alta correlação inversa com a relação de clorofilas *a/b* (-0,656, para  $p < 0,01$ ). Estes resultados sugerem que a elevada temperatura foliar implica redução na síntese de clorofila *a*, em detrimento da clorofila *b*. Correlações significativas diretas a 5% de probabilidade foram verificadas também entre a transpiração e as características anatômicas da espessura foliar do parênquima paliçádico adaxial (0,568), limbo foliar (0,526), espessura do mesofilo (0,566) e parênquima paliçádico total (0,560). Estas correlações significativas podem ser justificadas pela correlação positiva ( $p < 0,1$ ) de potencial hídrico foliar às 12 horas com as espessuras de limbo foliar (0,442) e mesofilo (0,466).

A fotossíntese líquida apresentou correlações positivas ( $p < 0,1$ ) com teores de clorofila *b* (0,448) e espessura do parênquima paliçádico adaxial (0,442) e com a espessura do mesofilo (0,452). Estes resultados podem ser explicados pelos coeficientes de correlação positivos ( $p < 0,1$ ) verificados entre a eficiência de carboxilação e os teores de clorofila *b* (0,465) e total (0,432) (Anexo 2A), com a espessura do parênquima paliçádico adaxial (0,462), com a do parênquima lacunoso (0,439) e com a espessura do mesofilo (0,486) ( $p < 0,05$ ). A fotossíntese potencial apresentou correlação direta significativa (Anexo 3A) com os teores de clorofila *b* (0,469) e total (0,420) e inversas com a relação *a/b* (0,497), espessura do parênquima paliçádico abaxial (-0,602) e com a resistência do mesofilo (-0,450).

As alterações anatômicas verificadas nos diferentes tecidos foliares podem, provavelmente, estar relacionadas aos distintos comportamentos das trocas gasosas ocorridas em cada clone, a exemplo das diferentes taxas de fotossíntese líquida registradas entre os clones.

#### 4 CONCLUSÕES

O estudo dos efeitos da sazonalidade dos fatores ambientais sobre as características anatômicas e o comportamento fisiológico dos diferentes clones de seringueira, nas três estações avaliadas e nas condições edafoclimáticas de Lavras, MG, permitem as seguintes conclusões:

- houve variabilidade no comportamento fotossintético dos clones em cada estação e entre as estações;
- os clones RRIM 600, PB 235, GT 1, Fx 3899, IAN 3087 e IAN 3156 apresentaram os maiores valores de fotossíntese líquida, transpiração, eficiência no uso da água, eficiência de carboxilação e eficiência fotoquímica do fotossistema II. Inversamente, os clones LCB 510, ESAL 1, ESAL 2 e Fx 2261 apresentaram os menores valores para estas características;
- em todos os clones, os maiores valores médios sazonais de fotossíntese líquida, transpiração, temperatura foliar, condutância estomática, eficiência de carboxilação e eficiência fotoquímica do fotossistema II, além dos menores valores de eficiência no uso da água, foram obtidos nas estações chuvosas de 2003-2004 (março-abril) e de 2004-2005 (novembro). Estas características tiveram comportamento inverso na estação seca de 2004 (maio-junho);
- os clones IAN 3156, RRIM 600, PB 235, GT 1, IAN 3087 e LCB 510 apresentaram os maiores valores de fotossíntese potencial;
- os clones RRIM 600, IPA 1 e GT 1 apresentaram valores elevadas das espessuras do mesofilo e limbo foliar, sendo inferiores apenas às do clone PL PIM, que apresentou as maiores espessuras em todos os tecidos foliares, exceto para a epiderme abaxial. Contudo, os clones Fx 2261, LCB 510 e IPR 255 apresentaram menores espessuras do mesofilo e do limbo foliar.

## 5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARNON, D. I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, Amsterdam, v. 24, n. 1, p. 1-15, Jan. 1949.

BAHIA, D. B.; PINHEIRO, E.; GOMES, A. R. S.; VALOIS, A. C. C.; GONÇALVES, P. S.; MELO, J. R. V.; PEREIRA, J. P. **Clones de seringueira (*Hevea spp*): origem e ancestralidade**. Itabuna: SUDHEVEA-EMBRAPA-CEPLAC, 1985. 428 p.

BRUNINI, O.; CARDOSO, M. Efeito do déficit hídrico no solo sobre o comportamento estomático e potencial da água em mudas de seringueira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 33, n. 6, p. 839-848, jun. 1998.

BUKATSCH, F. Benerkungren zur doppeelfarbung astrablausafranina. **Microkosmos**, Stuttgart, v. 61, p. 255, 1972.

CASCARDO, J. C. M.; OLIVEIRA, L. E. M.; SOARES, A. M. Disponibilidade de água e doses de gesso agrícola nas relações hídricas de seringueira. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Brasília, v. 5, n. 1, p. 31-34, jun. 1993.

CAVALCANTE, J. R.; CONFORTO, E. C. Desempenho de cinco clones jovens de seringueira na região do Planalto Ocidental paulista. **Bragantia**, Campinas, v. 61, n. 3, 237-245, 2002.

CEULEMANS, R. J.; GABRIELS, R.; IMPENS, I.; YOON, P. K.; LEONG, W.; NG, A. P. Comparative study of photosynthesis in several *Hevea brasiliensis* clones and *Hevea* species under tropical field conditions. **Tropical Agriculture**, Trinidad, v. 61, n. 3, p. 273-275, July 1984.

CEULEMANS, R. J.; SAUGIER, B. Photosynthesis. In: RAGHAVENDRA, A. S. **Physiology of trees**. New York: John Wiley, 1991. p. 21-50.

CHANDRASHEKAR, T.R.; NAZEER, M.A.; MARATTUKALAM, J.G.; PRAKSH, G.P.; ANNAMALAINATHAN, K.; THOMAS, J. Na analysis of growth and drought tolerance in rubber during immature phase in a dry subhumid climate. **Experimental Agriculture**, Cambridge, v. 34, n. 3, p. 287-300, July 1998.

CHANDRASHEKAR, T.R.; VIJAYAKUMAR, K. R.; SETHURAJ, M. R. Variation in yield and some physiological characteristics of two *Hevea* clones in

North Konkan. **Indian Journal of Natural Rubber Research**, Kottayam, v. 6, n. 1/2, p. 156-158, 1993.

CONCEIÇÃO, H. E. O.; OLIVA, M. A.; LOPES, N. F. Resistência à seca em seringueira. II. Crescimento e partição de assimilados em clones submetidos a déficit hídrico. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 21, n. 2, p. 141-153, fev. 1986.

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

CORRÊA, A. F. F.; RANZANI, G.; FERREIRA, L. G. R. Relações entre o déficit hídrico e alguns processos fisiológicos e bioquímicos em quatro clones de seringueira. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 16-17, p. 3-12, 1987. Único.

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

CUNHA, R. L. **Fotossíntese, assimilação do nitrogênio e metabolismo anaeróbico em plantas de ingá (*Inga vera* Willd.) durante períodos de submersão total e pós-submersão**. 2003. 63 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

DELIEU, T.; WALKER, D. A. Polarographic measurement of photosynthesis oxygen evolution by leaf discs. **New Phytologist**, Cambridge, v. 89, n. 2, p. 165-178, 1981.

DELIEU, T.; WALKER, D. A. Simultaneous measurement of oxygen evolution and chlorophyll by fluorescence from leaf pieces. **Plant Physiology**, Rockville, v. 73, n. 3, p. 534-541, 1983.

DEY, S. K.; SOBHANA, P.; SETHURAJ, M. R.; VIJAYAKUMAR, K. R. Photosynthetic rate and its relation with leaf characteristics in seedlings of *Hevea brasiliensis*. **Indian Journal of Natural Rubber Research**, Kottayam, v. 8, n. 1, p. 66-69, 1995.

GOMES, A.R.S.; KOZLOWSKI, K.K. Stomatal characteristics, leaf waxes and transpiration taxes of *Theobroma cacao* and *Hevea brasiliensis* seedling. **Annals of Botany**, London, v. 64, n. 4, p. 425-432, Apr. 1988.

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

GONÇALVES, P. S.; PAIVA, J. D.; TRINDADE, D. R.; VALOIS, A. C. C.; VIÉGAS, I. J. M. Comportamento preliminar de alguns clones de seringueira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 17, n. 10, p. 1447-1456, out. 1982.

GONÇALVES, P. S.; ROSSETTI, A. G.; VALOIS, A. C. C.; VIEGAS, I. J. Estimativas de correlações genéticas e fenotípicas de alguns caracteres quantitativos em clones jovens de seringueira. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 2, n. 1, p. 95-107, mar. 1984.

GUIDI, L.; DEGL'INNOCENTI, E.; SOLDSTINI. Assimilation of CO<sub>2</sub>, enzyme activation and photosynthetic electron transport in bean leaves, as affected by high and ozone. **New Phytologist**, Cambridge, v. 156, n. 3, p. 377-388, Dec. 2002.

KALIL FILHO, A. N. **Potencial de produtividade e estabilidade fenotípica na caracterização de clones de seringueira (*Hevea spp*)**. 1982. 116 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP.

KRISHNA, T. M.; BHASKAR, C. V. S.; RAO, P. S.; CHANDRASHEKAR, T. R.; SETHURAJ, M. R.; VIJAYAKUMAR, K. R. Effect of irrigation on physiological performance of immature plants of *Hevea brasiliensis* in north Konkan. **Indian Journal of Natural Rubber Research**, Kottayam, v. 4, n. 1, p. 36-45, 1991.

LABOURIAU, L. G.; OLIVEIRA, J. G.; SALGADO-LABOURIAU, M. L. Transpiração de *Schizolobium parahyba* (Vell) Toledo I. Comportamento na estação chuvosa, nas condições de Caeté, Minas Gerais. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 23, n. 2, p. 237-257, jun. 1961.

LEMOS FILHO, J. P.; PINTO, H. S.; ROCHA NETO, O. G. Responses of *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. plants to low temperature under controlled conditions. **International Journal of Biometeorology**, New York, v. 37, n. 4, p. 203-206, Dec. 1993a.

LEMOS FILHO, J. P.; VILLA NOVA, N. A.; PINTO, H. S. Base temperature and heat units for leaf flushing emission and growth of *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. **International Journal of Biometeorology**, New York, v. 37, n. 2, p. 65-67, May 1993b.

LIMA, D. U. **Avaliação sazonal da produção e do metabolismo do carbono e nitrogênio em plantas de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) cultivadas em Lavras, Minas Gerais**. 1998. 71 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

LIMA, D. U.; OLIVEIRA, L. E. M.; SOARES, A. M.; DELÚ-FILHO, N. Avaliação sazonal da produção de borracha e da dinâmica de carboidratos solúveis em plantas de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) cultivadas em Lavras, Minas Gerais. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 36, n. 3, p. 377-383, jul./set. 2002.

LLERAS, F.; MEDRI, M. F. Comparação anatômica entre folhas diplóides e poliplóides do híbrido *Hevea brasiliensis* x *benthamiana* (IAN 717). **Acta Amazonica**, Manaus, v. 8, n. 4, p. 565-575, dez. 1978.

MARTINS, A. L. C.; CASTRO, P. R.; CORRENTE, J. E.; BERNARDES, M. S. Índice de área foliar, transpiração e turgescência relativa do tronco de cultivares de seringueira. **Revista de Agricultura**, Piracicaba, v. 68, n. 1, p. 43-55, mar. 1993.

MARTINS, B. G. M.; ZIERI, R. Leaf anatomy of rubber-tree clones. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 60, n. 4, p. 709-713, Oct./Dec. 2003.

MATTA, F. M. da; LOOS, R. A.; RODRIGUES, R.; BARROS, R. Actual nad potential photosynthetic rates of tropical crop species. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Brasília, v. 13, n. 1, p. 24-32, abr. 2001.

MEDRI, E. M.; LLERAS, E. Aspectos da anatomia ecológica de folhas de *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 10, n. 3, p. 463-493, set. 1980.

MEDRI, M. E.; LLERAS, E. Comparação anatômica entre folhas de um clone diplóide (IAN 873) e dois clones poliplóides (IAC 207, 222) de *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 11, n. 1, p.35-47, jan./mar. 1981.

MEDRI, E. M.; LLERAS, E. Quantificação e uso de caracteres anatômicos e fisiológicos de folhas na determinação de eficiência hídrica em clones de *Hevea* spp. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 13, n. 2, p. 261-288, abr./mar. 1983.

MESQUITA, A. C. **Desempenho da seringueira [*Hevea brasiliensis* (Wild. ex. Adr. De Juss.) Muell. Arg.] relacionado a caracteres fisiológicos e anatômicos em Lavras-MG.** 2004. 151 p. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

NASCIMENTO, C. F. **Aspectos anatômicos, fisiológicos e fitoquímicos de plantas jovens de *Mikania glomerata* Sprengel (guaco) submetidas a diferentes regimes hídricos.** 2003. 65 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

NASCIMENTO, E. A. **Comportamento ecofisiológico e produção do cafeeiro (*Coffea arabica* L.) e da seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) em diferentes sistemas de cultivo em Varginha-MG.** 2002. 76 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

NATARAJA, K. N.; JACOB, J. Clonal differences in photosynthesis in *Hevea brasiliensis* Müll. Arg. **Photosynthetica**, Prague, v. 36, n. 1/2, p. 89-98, 1999.

NUGAWELA, A.; ABEYSINGHE, D. C. A.; SAMARASEKERA, R. K. Diurnal variation in gas exchange characters of leaves of *Hevea brasiliensis* exposed to sunlight at different canopy levels and their contribution to dry matter production. **Journal of Rubber Research Institute of Sri Lanka**, Sri Lanka, v. 75, n. 1, p. 1-12, 1995a.

NUGAWELA, A.; ARIYAWANSA, P.; SAMARASEKERA, R. K. Physiological yield determinants of sun and shade leaves of *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. **Journal of Rubber Research Institute of Sri Lanka**, Sri Lanka, v. 76, n. 1, p. 1-10, 1995b.

OLIVEIRA, C. R. M. de; SOARES, A. M.; OLIVEIRA, L. E. M. de; CASTRO, E. M. de; BARBOSA, J. P. R. A. D. Crescimento e características anatômicas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.) e seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) em

diferentes sistemas de cultivo: monocultivo e consórcio. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 28, n. 2, p. 352-359, mar./abr. 2004.

OLIVEIRA, D. P. **Avaliação sazonal da produção de látex e atividade de invertase em dois clones de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.), cultivados em Lavras, Minas Gerais**. 1999. 71 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

ÖQUIST, G. Effects of low temperature on photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 6, n. 4, p. 281-300, 1983.

ORTOLANI, A. A. Agroclimatologia e o cultivo da seringueira. In: SIMPÓSIO SOBRE A CULTURA DA SERINGUEIRA NO ESTADO DE SÃO PAULO, 1., 1986, Piracicaba. **Anais...** Campinas: Fundação Cargill, 1986. p. 11-32.

PEREIRA, A. V.; VENTORIM, N.; DAVIDE, A. C. Crescimento de porta-enxertos de seringueira (*Hevea* spp) em relação à temperatura do ar nas condições de Lavras, Minas Gerais. **Ciência e Prática**, Lavras, v. 9, n. 2, p. 157-161, jul./dez. 1985.

RAO, P. S.; SARASWATHYAMMA, C. K.; SETHURAJ, M. R. Studies on the relationships between yield and meteorological parameters of rubber tree (*Hevea brasiliensis*). **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 90, p. 235-245, 1998.

ROCHA NETO, O. G.; CANO, M. A. O.; TIEBAUT, J. T. L. Eficiência no uso da água em plântulas de seringueira submetidas a déficit hídrico. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 18, n. 4, p. 363-369, abr. 1983.

RODRIGO, V. H. L.; STIRLING, C. M.; TEKLEHAIMANOT, Z.; NUGAWELA, A. Intercropping with banana to improve fractional interception and radiation-use efficiency of immature rubber plantations. **Field Crop Research**, Amsterdam, v. 69, n. 3, p. 237-249, Mar. 2001.

SAMSUDDIN, Z. Differences in stomatal density, dimension and conductances to water vapour diffusion in seven *Hevea* species. **Biologia Plantarum**, Copenhagen, v. 22, n. 2, p. 154-156, 1980.

SAMSUDDIN, Z.; IMPENS, I. Comparative net photosynthesis of four *Hevea brasiliensis* clonal seedlings. **Experimental Agriculture**, New York, v. 14, n. 4, p. 337-340, Oct. 1978a.

SAMSUDDIN, Z.; IMPENS, I. Water vapour and carbon dioxide diffusion resistances of four *Hevea brasiliensis* clonal seedlings. **Experimental Agriculture**, New York, v. 14, n. 2, p. 173-177, Apr. 1978b.

SENEVIRATHNA, A. M. W. K.; STIRLING, C. M.; RODRIGO, V. H. L. Growth, photosynthetic performance and shade adaptation of rubber (*Hevea brasiliensis*) grown in natural shade. **Tree Physiology**, Victoria, v. 23, n. 10, p. 705-712, July 2003.

SOARES, A. M.; OLIVEIRA, L. E. M. de; ROCHA NETO, O. G. da. Avaliação do sistema de produção de porta-enxertos de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell Arg.) sob as condições edafoclimáticas de Lavras – Minas Gerais. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 17, n. 2, p. 235-246, maio/ago. 1993.

WALKER, D. A.; WALKER, R. **The use of the oxygen electrode and fluorescence probes in simple measurements of photosynthesis**. Sheffield, Second Impression, 1990. 203 p.

## ANEXO A

### Página

ANEXO 1A	Correlações lineares entre as variáveis, fotossíntese líquida (A), densidade de fluxo fotossinteticamente ativos (DFFFA), temperatura foliar (Tf), transpiração (E), condutância estomática (gs), concentração interna de CO <sub>2</sub> (Ci), eficiência no uso da água (EUA), eficiência de carboxilação (A/Ci), potencial hídrico às 6 horas ( $\Psi_f6$ ) e às 12 horas ( $\Psi_f12$ ), déficit de pressão de vapor (DPV) e fluorescência da clorofila (Fv/Fm), relativas às médias de dezessete clones de seringueira, em condições de campo. Lavras, MG, 2004.....	153
ANEXO 2A	Correlações lineares das variáveis, temperatura foliar (Tf), transpiração (E), fotossíntese líquida (A), concentração interna de CO <sub>2</sub> (Ci), eficiência de carboxilação (A/Ci), potencial hídrico às 6 horas ( $\Psi_f6$ ) e às 12 horas ( $\Psi_f12$ ), com as variáveis: fotossíntese potencial (A <sub>pot</sub> ), clorofilas <i>a</i> , <i>b</i> ( <i>a</i> e <i>b</i> ), total (C <sub>total</sub> ) e relação <i>a/b</i> ( <i>a/b</i> ), número de estômatos (NS), diâmetro polar (DP) e equatorial (DE), parênquimas paliçádico adaxial (PPAD) abaxial (PPAB), lacunoso (PL) e paliçádico total (PPT), espessura do mesofilo (EM), limbo foliar (LF), relativas às médias de dezessete clones de seringueira, em condições de campo. Lavras, MG, 2004.....	154
ANEXO 3A	Correlações lineares entre as variáveis, fotossíntese potencial (A <sub>pot</sub> ), clorofilas <i>a</i> , <i>b</i> ( <i>Ca</i> e <i>Cb</i> ), total (C <sub>total</sub> ) e relação <i>a/b</i> ( <i>a/b</i> ), número de estômatos (NS), diâmetro polar (DP) e equatorial (DE), parênquimas paliçádico adaxial (PPAD), abaxial (PPAB), lacunoso (PL) e paliçádico total (PPT), espessura do mesofilo (EM), limbo foliar (LF) e resistência do mesofilo (RM), relativas às médias de dezessete clones de seringueira, em condições de campo. Lavras, MG, 2004. ....	155

ANEXO 1A. Correlações lineares entre as variáveis, fotossíntese líquida (A), densidade de fluxo fotossinteticamente ativos (DFFFA), temperatura foliar (Tf), transpiração (E), condutância estomática (gs), concentração interna de CO<sub>2</sub> (Ci), eficiência no uso da água (EUA), eficiência de carboxilação (A/Ci), potencial hídrico às 6 horas ( $\Psi_f6$ ) e às 12 horas ( $\Psi_f12$ ), déficit de pressão de vapor (DPV) e fluorescência da clorofila (Fv/Fm), relativas às médias de dezessete clones de seringueira, em condições de campo. Lavras, MG, 2004.

Variáveis	DFFFA	Tf	E	gs	Ci	EUA	A/Ci	$\Psi_f6$	$\Psi_f12$	DPV	Fv/Fm
A	0,676***	0,665***	0,761***	0,342	0,357	0,967***	0,983***	0,629***	0,065	-0,482**	0,504**
DFFFA		0,725***	0,424*	0,557**	0,246	0,695***	0,662***	0,297	-0,402	-0,576**	0,450*
Tf			0,424*	0,486**	0,352	0,630***	0,639***	0,321	-0,467*	-0,559**	0,327
E				0,323	0,298	0,616***	0,739***	0,442*	0,122	-0,597**	0,500**
Gs					0,519**	0,248	0,272	-0,001	-0,370	-0,586**	0,485**
Ci						0,320	0,190	0,259	-0,221	-0,487**	0,545**
EUA							0,957***	0,633***	0,084	-0,369	0,470*
A/Ci								0,617***	0,109	-0,401	0,420*
$\Psi_f6$									0,274	0,240	-0,375
$\Psi_f12$										-0,424*	-0,159
DPV											-0,500**
Fv/Fm											...

\*\*\*Significativo a 1%; \*\*Significativo a 5%; \*Significativo a 10% de probabilidade.

ANEXO 2A. Correlações lineares das variáveis, temperatura foliar (Tf), transpiração (E), fotossíntese líquida (A), concentração interna de CO<sub>2</sub> (Ci), eficiência de carboxilação (A/Ci), potencial hídrico às 6 horas ( $\Psi_{f6}$ ) e às 12 horas ( $\Psi_{f12}$ ), com as variáveis: fotossíntese potencial (Apot), clorofilas *a*, *b* (*a* e *b*), total (C.total) e relação *a/b* (*a/b*), número de estômatos (NS), diâmetro polar (DP) e equatorial (DE), parênquimas paliçádico adaxial (PPAD) abaxial (PPAB), lacunoso (PL) e paliçádico total (PPT), espessura do mesofilo (EM), limbo foliar (LF), relativas às médias de dezessete clones de seringueira, em condições de campo. Lavras, MG, 2004.

Variáveis	Tf	E	A	Ci	A/Ci	$\Psi_{f6}$	$\Psi_{f12}$
<b>Apot</b>	0,512**	-0,141	0,261	0,285	0,223	0,371	-0,281
<b>Ca</b>	0,024	0,114	0,232	-0,305	0,304	0,281	0,227
<b>Cb</b>	0,500**	0,364	0,448*	0,024	0,465*	0,182	-0,030
<b>C.total</b>	0,294	0,269	0,381	-0,159	0,432*	0,259	0,109
<b>A/b</b>	-0,656***	-0,330	-0,394	-0,171	-0,378	-0,133	0,134
<b>NE</b>	0,078	-0,155	0,104	0,669***	-0,018	0,278	-0,206
<b>DP</b>	0,224	0,217	0,152	-0,099	0,187	-0,358	-0,040
<b>DE</b>	0,214	0,032	-0,019	-0,011	-0,016	-0,526**	-0,286
<b>PPAD</b>	0,189	0,568**	0,442*	0,029	0,462*	0,049	0,331
<b>PL</b>	-0,002	0,367	0,399	-0,093	0,439*	0,075	0,404
<b>PPAB</b>	-0,274	0,182	-0,027	-0,118	-0,006	-0,375	0,406
<b>LF</b>	0,009	0,526**	0,367	-0,006	0,389	-0,052	0,442*
<b>EM</b>	0,071	0,566**	0,452*	-0,042	0,486**	-0,012	0,466*
<b>PPT</b>	0,091	0,560**	0,374	0,006	0,393	-0,053	0,382

\*\*\*Significativo a 1%; \*\*Significativo a 5%; \*Significativo a 10% de probabilidade.

ANEXO 3A. Correlações lineares entre as variáveis, fotossíntese potencial (Apot), clorofilas *a*, *b* (Ca e Cb), total (C.total) e relação *a/b* (*a/b*), número de estômatos (NS), diâmetro polar (DP) e equatorial (DE), parênquimas paliçádico adaxial (PPAD), abaxial (PPAB), lacunoso (PL) e paliçádico total (PPT), espessura do mesofilo (EM), limbo foliar (LF) e resistência do mesofilo (RM), relativas às médias de dezessete clones de seringueira, em condições de campo. Lavras, MG, 2004.

Variáv	Cb	Ctotal	A/b	NE	DP	DE	PPAD	PL	PPAB	PPT	EM	LF	RM
Apot	0,469*	0,420*	-0,497**	0,392	-0,401	-0,329	-0,289	0,149	-0,602**	-0,396	-0,256	-0,287	-0,450*
Ca	0,589**	0,890***	-0,137	-0,483**	-0,202	-0,402	0,037	0,405	-0,295	-0,043	0,127	0,053	-0,360
Cb		0,892***	-0,84***	-0,249	0,069	-0,013	0,345	0,457*	0,067	0,308	0,429*	0,397	-0,131
Ctotal			-0,550**	-0,411*	-0,073	-0,231	0,216	0,485**	-0,126	0,151	0,314	0,255	-0,274
A/b				0,088	-0,241	-0,227	-0,399	-0,305	-0,138	-0,407	-0,419*	-0,372	-0,030
NE					-0,442*	-0,227	-0,351	-0,244	-0,191	-0,345	-0,373	-0,315	-0,068
DP						0,911***	0,723***	0,101	0,516**	0,742***	0,632***	0,618***	0,489**
DE							0,536**	-0,028	0,453*	0,567**	0,441*	0,460*	0,487**
PPAD								0,292	0,521**	0,977***	0,896***	0,897***	0,503**
PL									0,290	0,320	0,655***	0,595**	-0,66***
PPAB										0,692***	0,668***	0,702***	0,268
PPT											0,925***	0,935***	0,493**
EM												0,983***	0,131
LF													0,191

\*\*\*Significativo a 1%; \*\*Significativo a 5%; \*Significativo a 10% de probabilidade.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)