

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo candidato Leandro Ferreira de Aguiar, e aprovada pela Comissão julgadora.

**Alterações das Relações Hídricas em
Plantas Jovens de *Hevea brasiliensis*
Submetidas a Deficiência de
Macronutrientes**

LEANDRO FERREIRA DE AGUIAR

Orientador: Prof. Dr. Antonio C. N. Magalhães

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas como exigência parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de Fisiologia Vegetal.

Campinas - SP
1990

À
Meus pais, Hugo e Lourdes

Ofereço

À
Maria Augusta(In Memoriam)

Dedico

Agradecimentos

Ao Prof.Dr. Antonio Celso Novaes Magalhães pela orientação apoio e amizade .

Aos amigos Jomar da Paes Pereira , Newton Bueno e ao Professor Dr. Henrique Paulo Haag, da ESALQ, pelo auxílio e facilidades na coleta dos dados.

Ao Prof. Dr. Euclides Cunha Lima, do IMECC, pelo auxílio nas análises estatísticas.

Ao Prof. Dr. Walter Pinto Jr. pelas análises de potencial osmótico da seiva extraída de folhas congeladas.

À EMBRAPA que através do amigo Olinto Gomes da Rocha Neto possibilitou o uso do integrador de área foliar e a bomba de pressão.

À minha irmã Maria Raquel pela ajuda e apoio.

Aos professores e colegas de Pós-Graduação, pela amizade e convívio.

Aos funcionários do Departamento de Fisiologia Vegetal pela amizade e facilidades concedidas.

À Coordenação de aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES), pelo auxílio financeiro.

À Universidade Federal de Mato Grosso do Sul pelas facilidades oferecidas.

Conteúdo

1	Introdução	2
2	Material e Métodos	6
2.1	Fundamentação Teórica	6
2.1.1	Bomba de Pressão	6
2.1.2	Parâmetros Derivados das Curvas Pressão Volume: Análise Teórica e Interpretação Ecológica	16
2.1.3	Procedimento	23
3	Resultados e Discussão	28
3.1	Curvas Pressão Volume	28
3.2	Módulo de Elasticidade Volumétrico	36
3.3	Potencial da Água à Plasmólise Incipiente	39
3.4	Potencial Osmótico Obtido do Tecido Congelado e Estimativa da Água do Apoplasto	41
3.5	Consumo de água por unidade de área foliar	45
4	Conclusões	47
5	Apêndice	48
6	Sumário	53

1 Introdução

O histórico da seringueira foi bem registrado por DIJKMAN (1951). No século passado o Brasil detinha o monopólio da produção de borracha natural e em decorrência da grande demanda mundial, e dos altos preços, houve um esforço internacional visando sua transferência para outras regiões. Após várias tentativas conseguiu-se transferir a espécie para o Jardim Botânico de Kew e daí foi levada para as colônias Européias na Ásia. Após o desenvolvimento de um pacote tecnológico que permitiu o cultivo com rentabilidade, houve uma rápida expansão da cultura e em 1910 o Brasil deixou de ser o maior produtor. Em 1938 os países Asiáticos detinham 97 % da produção Mundial, enquanto que a produção brasileira continuava nos moldes extrativistas.

Com a existência de tecnologia de cultivo desenvolvida na Ásia, tentou-se implantar uma heveicultura racional no Continente Americano. Assim, a companhia Ford instalou-se no Brasil em 1927 e na mesma época a Goodyear na Costa Rica e Panamá. Entretanto, não tiveram o mesmo êxito das plantações asiáticas, devido a graves problemas fitopatológicos relacionados com severa incidência da doença, conhecida genericamente como mal das folhas, que fez com que as plantações fossem praticamente abandonadas em 1946 (Langford apud GASPAROTTO et al.,1984)

Segundo GASPAROTTO et al. (1984) o mal das folhas é causado pelo fungo *Microcylus ulei*, anteriormente conhecido como *Dothidela ulei*, que é um

parasita específico do gênero *Hevea*. De acordo com estes autores, os conídios produzidos na reprodução assexual são os principais disseminadores e necessitam, para germinar, de temperatura e umidade altas e somente folíolos jovens, de até 12 a 15 dias, são susceptíveis ao ataque (condições sempre encontradas na região de origem do gênero). Durante muito tempo, achou-se que por ser uma planta originária da bacia amazônica, a *Hevea brasiliensis* somente se desenvolveria em ambientes com baixo déficit hídrico e médias térmicas semelhantes às da região de origem. Em 1916 o coronel Jose Procópio Ferraz fez a primeira introdução da espécie em ambiente bastante diferenciado do nativo, na fazenda Santa Sofia, localizada no município de Gavião Peixoto, em pleno planalto paulista (CORTEZ, 1986). Entretanto, somente em 1952 é que ocorreram as primeiras sangrias no Estado de São Paulo, com evidências indiscutíveis de que as premissas iniciais sobre o comportamento ecofisiológico da espécie eram infundadas. A partir daí aumentou o interesse pela espécie, levando o Instituto Agrônomo de Campinas a iniciar pesquisas. Em abril de 1958 foi aprovado no Rio de Janeiro, um programa para implantação de 100.000 hectares em 5 anos, tendo no entanto, sido suspenso devido a constatação do fungo *Microcylus ulei* no litoral, no período de 1960-62. Após o abandono do programa e distribuição das mudas para os agricultores, surgiram vários seringais no estado de São Paulo, e no período de 1967-74 foram instalados centros pilotos e miniusinas para acompanhamento e suporte à atividade (CORTEZ, 1986)

As boas produtividades alcançadas, juntamente com a não ocorrência de

epidemias do mal das folhas foram devidas à conjunção de fatores climáticos e fenológicos, situação que se convencionou denominar de “escape ecológico”, onde o patógeno necessita, para o estabelecimento da doença, de condições de alta umidade relativa com formação de orvalho por um período elevado, juntamente com folíolos jovens. Esta situação não ocorre no planalto paulista uma vez que, em decorrência do fotoperiodismo e hidroperiodismo, as seringueiras adultas trocam as folhas durante o período de seca, de modo que, quando existem folíolos susceptíveis não existem condições favoráveis e vice e versa (CAMARGO et al., 1967, CAMARGO, 1976, CAMARGO et al., 1976, ORTOLANI et al., 1983, ORTOLANI, 1986). A não conjunção de fatores que determina a ausência de epidemias, permitiu que se iniciasse uma nova fase na heveicultura nacional com a expansão do cultivo nestas áreas não tradicionais, enquanto as limitações fitopatológicas para o cultivo na região de origem da espécie, continua sem solução técnica e econômica. Com este novo perfil do setor, as preocupações redirecionaram-se para a nova fronteira agrícola, à solução dos problemas peculiares como seca, frio e deficiência mineral, bem como à interação destes fatores que são de ocorrência freqüente.

O presente trabalho teve como objetivo investigar os efeitos da deficiência mineral de alguns macroelementos sobre parâmetros biofísicos ligados às relações hídricas, durante a primeira fase da cultura, isto é, na fase de muda. O trabalho foi desenvolvido concomitantemente ao do pesquisador da EMBRAPA Newton Bueno e do Prof.Dr.Henrique Paulo Haag, da ESALQ, que tiveram como objetivo a determinação dos níveis críticos de deficiências minerais, enquanto nós estudamos o

comportamento de alguns parâmetros biofísicos em plantas submetidas ao estresse nutricional. Os dados dos níveis de nutrientes encontrados nas folhas do primeiro e segundo lançamentos, em função dos tratamentos, são apresentados na tabela 2 do apêndice. Os dados para fósforo e potássio estão na faixa considerada como deficiente segundo GENER & SERVER (1984). Para os demais tratamentos não existe na literatura definição dos níveis críticos. Entretanto, pela tabela 2 do apêndice, onde são apresentados os dados de HAAG & BUENO (não publicados), observamos que a grande diferença entre o tratamento completo e os demais é uma informação segura do estado de deficiência das plantas analisadas.

2 Material e Métodos

2.1 Fundamentação Teórica

2.1.1 Bomba de Pressão

Desenvolvimento do Método

O modelo qualitativo das relações hídricas apresentado por RITCHIE & HINCKLEY (1975) mostra o estado hídrico da planta como uma equação simples de ganho de massa, onde temos:

$$W \sim (G - E) + H \quad (1)$$

sendo W o estado hídrico da planta, G representa o ganho de água especialmente pelas raízes, E representa as perdas por evaporação e transpiração, e H a água armazenada dentro da planta.

Um dos grandes desafios da fisiologia vegetal foi o desenvolvimento de método que permitisse a quantificação de H , isto é, a quantidade de água armazenada em um vegetal superior dentro do conceito termodinâmico de potencial de trabalho, como definido por SLATYER & TAYLOR (1965), cuja terminologia foi posteriormente proposta por KRAMER *et al.* (1966).

O histórico do desenvolvimento da bomba de pressão tem início em 1914

com Dixon apud RITCHIE of HINCKLEY (1975) que, no seu esforço de estimar o que chamava de pressão osmótica das células de folhas para comprovação de sua teoria da coesão, desenvolveu um equipamento constituído de um cilindro de vidro tampado com metal em ambas as extremidades e selado com um anel de couro embebido em cêra de abelha e terebentina, com capacidade de resistir a pressões internas consideráveis. A esta câmara foi conectada uma fonte de dióxido de carbono líquido pressurizado e as pressões internas foram medidas manometricamente. O autor experimentou o equipamento em numerosas espécies, cortando o pecíolo da folha e introduzindo-o por um tubo de borracha preso a tampa da câmara, ligado a um becker com água e variando as pressões internas de 3 a 16 Bar. Pela variação de peso do becker avaliou a perda ou ganho de água. Se Dixon tivesse observado a pressão na qual se iniciava o extravasamento da seiva, ele estaria estimando o potencial hídrico da folha no estado anterior à remoção da planta. Infelizmente, Dixon abandonou seus experimentos após vários fracassos, incluindo explosões de sua câmara (RITCHIE, of HINCKLEY 1975).

O aperfeiçoamento do método deu-se somente na década de 60 quando P. F. SHOLANDER, H.T.HAMMEL e colaboradores, trabalhando no Laboratório de Pesquisas Fisiológicas do Scripps Institution of Oceanography, e interessados em saber como plantas de mangue são capazes de retirar água de um ambiente salino, desenvolveram uma câmara de pressão que apresentaram esquematicamente, como se vê nas fig.1 e 2 do apêndice (SHOLANDER *et al.*, 1965).

Quando do corte de um ramo, existindo uma tensão e o sistema sendo

elástico, haverá um refluxo da seiva. Se este ramo for colocado em uma câmara, e receber uma pressão externa gradativa, no momento em que se inicia o aparecimento da seiva sobre a superfície do corte, a pressão positiva (P) será igual a tensão que existe originalmente no tecido antes do corte.

Erros de Medidas

Apesar da simplicidade das medidas, numerosos erros têm sido descritos na utilização da câmara de pressão, que são de máxima importância para o uso adequado do equipamento.

Obtenção do tecido

O primeiro passo para a determinação da pressão de equilíbrio P é o corte do caule ou pecíolo. É importante que este seja feito com uma lâmina afiada e posteriormente não se promova nenhum outro corte (BARRS, 1968; WIEBE *et al.* 1971).

Quantidade de tecido dentro e fora da câmara

WARING & CLEARY (1968) mostraram em seus estudos com Douglas-fir

que a variação do comprimento do caule que fica fora da câmara, é uma fonte de alteração da medida de P. Com 50 cm para fora, os autores observaram que o valor de P foi 10 bars mais negativo. Por outro lado, o trabalho indicou que a quantidade de tecido dentro da câmara não foi crítica. No entanto BOYER (1967) e KAUFMANM (1968) notaram que, em algumas espécies, a quantidade de tecido dentro da câmara é crítica. BOYER(1968), trabalhando com *Rhododendron roseum*, comparou ramos com mais ou menos o mesmo número de folhas, com caule longo e curto e encontrou diferenças altamente significativas. Daí conclui-se a importância da padronização do tecido a ser utilizado nas mensurações.

Tempo entre o corte e a medida

Quando um ramo transpirando é cortado, a tensão existente internamente é liberada, resultando na súbita abertura estomatal e um rápido aumento na taxa de transpiração, que decresce a seguir (FRANCO & MAGALHÃES, 1965; SLATYER, 1967; KRAMER, *et al.*, 1968). Quanto maior o tempo entre o corte e a medida, maiores serão as diferenças entre as medidas, e esse tempo varia com a espécie. Em Douglas-fir, WARING & CLEARY (1967) não encontraram diferenças significativas em um intervalo de 5 minutos. RITCHIE & HINCKLEY (1971) não encontraram diferenças maiores que 0,2 bar, em acículas de cinco espécies de coníferas, após um período de 5 minutos de armazenamento em placa de Petri com papel de filtro umedecido. Em amostras de *Picea sitchensis*, envolvidas em

sacos de polietileno, colocadas no frio por 6 e 26 horas, os autores encontraram diferenças de 0,5 e 1,0 bar respectivamente.

GOODE (1968), observou, em folhas de maçã (*Pyrus* sp), groselha (*Ribes* sp) e amora (*Rubus* sp), a ocorrência de uma considerável diferença com meio minuto de intervalo entre o corte e a obtenção do resultado. JORDAN (1970), trabalhou com algodão em condições de casa de vegetação e verificou um decréscimo de 5 bars em intervalo de 5 minutos.

Segundo RITCHIE of HINCKLEY (1975), o comportamento diferenciado das coníferas e plantas xéricas talvez seja conseqüência de suas maiores resistências à perda d'água, apresentando-se mais favoráveis ao armazenamento.

Portanto, pelos dados de literatura observa-se que o intervalo entre a retirada da amostra e a medida deve ser o menor possível, e quando for necessário o armazenamento, deve-se tomar providências para que o recipiente de armazenamento apresente a menor demanda evaporativa possível, além de avaliar-se os erros inerentes às características do vegetal.

Falha na pressão de equilíbrio

Pelo esquema apresentado por SCHOLANDER *et al.* (1965), fig. 1 e 2 do apêndice, verifica-se que a câmara de pressão estima a tensão hidrostática dos vasos do xilema, anulando a força que provoca o refluxo da seiva. Isto implica no estabelecimento de uma condição de equilíbrio entre a força de tensão e a pressão

externa (RITCHIE & HINCLEY, 1971). Somente assim, na condição de equilíbrio, é que se pode avaliar o potencial hídrico.

WARING & CLEARY (1967) observaram que, em ramos de Douglas-fir, se a pressão é aplicada à câmara muito rapidamente, erros significativos ocorrem e são provavelmente decorrentes do não estabelecimento do equilíbrio necessário. Os autores sugeriram que uma taxa constante de aumento de pressão de 0,7 bar/s deveria ser utilizada para que o equilíbrio fosse alcançado. KAUFMANN (1968 a.b.) usou uma taxa de 0,32 bar/s, WEST & GAFF (1971) e HAAS & DODD, (1972) usaram taxas de cerca de 0,7 bar/s, enquanto JORDAN (1970) empregou 0,2 a 0,3 bar/s e CAMPBELL & PASE (1972) 0,35 bar/s OECHEL *et al.*(1972), usaram uma maior taxa, de 1 a 2 bar/s, enquanto DUNIWAY (1971) empregou taxas relativamente mais baixas, de 0,02 a 0,07 bar/s. BOYER (1967) fazendo comparações de medidas de potencial da água, obtidas com câmara de pressão, com as obtidas por psicrometria, encontrou respostas diferentes de acordo com a espécie. Considerou que a inexistência de erros, apesar do artificialismo criado pela câmara de pressão, devia-se ao fato que a seiva do xilema e as células da estarem em equilíbrio durante as medidas e do arranjo espacial da água na planta intacta ter permanecido similar na amostra. Sugeriu concluir ainda, que o sistema obrigatoriamente devia ser elástico. Segundo BOYER (1967) esta situação ideal não ocorre sempre e as diferenças encontradas entre os dois métodos, em *Rhododendron*, foram decorrentes de deformações inelásticas que ocorreram nas paredes celulares.

Dessecamento interno à bomba

Durante a avaliação do potencial da água em uma espécie, uma importante fonte de erros é o dessecamento, que ocorre na câmara, antes que a pressão de equilíbrio seja alcançada. Uma forma de reduzir ao máximo estas perdas indesejáveis, é envolver o tecido em saco plástico (WENKERT *et al.*, 1978; TURNER & LONG, 1980).

A magnitude destes erros depende da taxa de transpiração do tecido, do potencial da água no momento da retirada da amostra, da espécie, e das plantas estarem se desenvolvendo em campo ou em casa de vegetação (TURNER & LONG, 1980).

Método de obtenção da curva pressão volume

RITCHIE & RODEN (1985) apresentaram uma comparação entre dois métodos para a geração de curvas pressão-volume. No primeiro método, as amostras foram desidratadas na câmara de pressão e a seiva recolhida e pesada. No segundo, as amostras foram desidratadas no ambiente, por evapotranspiração e as perdas avaliadas pela pesagem do próprio tecido. O segundo método apresenta a vantagem de poder produzir um número muito maior de curvas ao mesmo tempo e com um único equipamento. Entretanto, os autores concluíram que os resultados dos

métodos não são comparáveis entre si.

Curvas Pressão Volume: análise Teórica

A importância e os possíveis significados ecológicos da variação do potencial da água, com a alteração do volume, foram reconhecidos inicialmente e de forma notável, em 1920, por Höfler apud LARCHER (1986), que analisou teoricamente este parâmetro.

O único método possível para as mensurações do potencial osmótico do sim-plasto e a estimativa da pressão de turgescência, sem a concomitante destruição de membranas celulares e correções, devidas à contaminação do espaço livre, é a utilização das curvas pressão-volume (TYREE & HAMMEL 1972). SHOLAN-
DER *et al.* (1965) foram os primeiros a publicar resultados, utilizando o método experimental desenvolvido por eles, na construção das curvas pressão-volume. A partir destes dados iniciais, muitos trabalhos têm sido publicados, procurando analisar de forma teórica, os parâmetros gerados pela curva e seus significados ecológicos. TYREE & HAMMEL (1972) apresentaram uma análise teórica da curva e dos parâmetros derivados. Segundo estes autores, a curva pressão-volume pode ser descrita pelas seguintes equações:

$$1/P = V/(RTN_s - F(V)) = (V_o - V_e)/(RTN_s - F(V)) \quad (2)$$

e

$$1/P = V/RTN_s = 1/\pi \text{ quando } F(V) = 0 \quad (3)$$

onde P é a pressão de equilíbrio da bomba, V_o é o volume original da água osmoticamente ativa, V_e é o volume de água removido, $V = V_o - V_e$, RT é a constante universal dos gases multiplicada pela temperatura absoluta, N_s é o número de osmoles de solutos em todas as células vivas, π é a pressão osmótica e $F(V)/V$ é a pressão média do volume de turgescência (VAT) das células do tecido, isto é, a diferença entre o volume total e aquele envolvido na pressão osmótica (obtido por extrapolação), na região curvelínea. A região não linear da curva *pressão-volume* é uma resultante de ambos, pressão osmótica e de turgescência. Por outro lado, a parte linear pode ser atribuída ao componente osmótico somente. TYREE & HAMMEL (1972) mostraram que o VAT, que representa a parte não linear pode ser aproximada por uma expressão empírica da seguinte forma:

$$P_{VAT} = VAT_p = \epsilon^* ((V - V_p)/V_p)^n \quad (4)$$

onde V_p é o volume do simplasto quando P_{VAT} chega a zero (plasmólise incipiente) e ϵ^* é o módulo de elasticidade global e P_{VAT} é pressão de equilíbrio. CHEUNG *et al.* (1976) conseguiram ajustar os dados para *Acer saccharum* Marsh, *Populus balsamífera* L., *Fraxinus pensylvatica* e *Ginkgo biloba* L., a partir deste modelo. Entretanto, HELLKVIST *et al.* (1974) não conseguiram obter um bom ajuste,

com *Picea sitchensis* (Bonq) Corr. Para isto utilizaram outro modelo, um ajuste linear fazendo-se $\epsilon = \alpha P_{VAT}$, onde α é uma constante, tendo-se:

$$P_{VAT} = P_{max}^{(\alpha V_c/V_0)} \quad (5)$$

onde P_{max} é o P_{VAT} máximo (quando o potencial da água na folha é zero). CHEUNG *et al.*(1976) analisando o modelo de ajuste de TYREE & HAMMEL (1972), propuseram que ele não mais fosse utilizado, pois apresentava duas constantes arbitrárias, ϵ^* e n e estas não mostravam relação alguma com o módulo de elasticidade volumétrico da célula, que é definido pela expressão

$$\epsilon = dP_{VAT}/(dv/V_0) \quad (6)$$

Em relação ao modelo de HELLKVIST *et al.* (1974), a maior falha é que P_{max} nunca chega a zero, entretanto, este ajusta os dados para a maior parte de P_{VAT} .

SINCLAIR & VENABLES (1983), com base no modelo de HELLKVIST *et al.* (1974), desenvolveram uma análise a partir da qual podia se calcular ϵ (módulo de elasticidade volumétrico), a partir da diferencial da equação de ajuste. No modelo, entretanto, mantém-se a premissa, não verdadeira, de que o potencial da água à turgescência máxima seria zero e que o comportamento físico da pressão de turgescência, em função da pressão e do volume, seria igual para todas as espécies.

2.1.2 Parâmetros Derivados das Curvas Pressão Volume: Análise Teórica e Interpretação Ecológica

Quantidade de Água do Apoplasto e Simplasto

Análise Teórica

Teoricamente a porção linear da curva pressão-volume deveria interceptar a abscissa num valor de conteúdo relativo de água igual a zero, isto é, um potencial osmótico infinito seria atingido quando o último traço de água fosse removido do tecido. Entretanto, pela presença de água em outros compartimentos, como na parede celular, onde a água está fortemente ligada a macromoléculas, isto não ocorre (TYREE & HAMMEL 1972; HELLKVIST *et al.*, 1974; ROBERTS & KNOERR 1977; RICHTER *et al.*, 1981). A existência de água não osmótica também chamada de “apoplástica” ou água “ligada”, foi bem estabelecida por GAFF & CARR (1961) e a influência desta água pode ser observada nas curvas pressão e volume, quando medidas de potencial osmótico das células vivas e da seiva, removida de células mortas, são comparadas ao conteúdo relativo de água (KIRIAKOPOULOS & RICHTER 1977). Esta diferença pode ser considerada indicativa da presença de uma porção de água relativamente pura, a qual deve ser levada em conta separadamente da água vacuolar, enquanto as membranas estão intactas. Quando o tecido está morto, temos uma descompartimentalização

e uma diluição da água do simplasto (RICHTER *et al.*, 1981). Sem que ocorra nenhuma mudança no conteúdo relativo de água, obtêm-se valores mais altos para o potencial osmótico do tecido morto e esta diferença é uma forma de avaliação da água apoplastica. (RICHTER *et al.*, 1981). Desta maneira, existem duas formas independentes de estimar a quantidade de água apoplástica; a primeira pela intersecção da parte linear da curva pressão-volume com a abcissa onde $1/p = 0$ (sob pressão infinita) e uma segunda, por meio da comparação entre o tecido vivo e morto, que é o método diferencial.

RICHTER *et al.* (1981) compararam os dois procedimentos utilizando a seguinte metodologia:

considerando que:-

a. a água do apoplasto deve estar relacionada com o volume do apoplasto, e este é composto, principalmente, por paredes celulares, que podem ser estimadas pela matéria seca do órgão.

b. todos os pesos ou volumes da curva pressão-volume referem-se ao conteúdo de água em condições de saturação máxima.

Propuseram um novo termo denominado Peso Seco Relativo, que é definido por: $D = \text{Peso seco} / (\text{peso saturado} - \text{peso seco})$. Estimando graficamente a quantidade de água apoplástica obtida pelo método de intersecção e pelo método diferencial, versus D , RICHTER *et al.* (1981) mostraram que somente o segundo apresentou uma correlação significativa, sendo que o primeiro mostrou uma dispersão aleatória dos dados, independentemente de D . Estes fatos permitiram-lhes concluir que o

método da interseção não é confiável e que deveria ser abandonado em favor do segundo.

Interpretação Ecológica

Segundo GAFF & CARR (1961), o apoplasto é a principal via para o movimento da água. As paredes das células das folhas operam como um tampão contra perda de água do protoplasto e são um importante fator de endurecimento das plantas contra a seca.

Módulo de Elasticidade Volumétrico

Análise Teórica

A natureza curvilinear da relação entre o potencial de pressão e volume celular é, provavelmente, o resultado da alteração da elasticidade das células, com a mudança da pressão hidrostática (KELLY, *et al.*, 1963; BURSTROM, *et al.*, 1967; BURSTROM, *et al.*, 1970).

A partir da lei de Hooke, podemos definir o módulo de elasticidade de um tecido (ϵ) como a força por unidade de área, associada com uma alteração no volume do tecido por unidade de volume, isto é,

$$\epsilon = d\psi_p / (dv/v) = d\psi_p / dF \quad (7)$$

onde v é o volume do tecido, F o conteúdo relativo de água e ψ_p é o potencial de equilíbrio (GARDNER & EHLIG 1965). Isto pode ser convenientemente expresso para pequenas diferenças, em uma forma finita, como:

$$\epsilon_t = \psi_{p1} - \psi_{p2} / F1 - F2 \quad (8)$$

Quando a elasticidade é alta, ϵ_t é baixo e vice versa. O declínio de ϵ_t , com o declínio do conteúdo relativo de água, produz uma relação aproximadamente linear, como encontrado por BURSTROM *et al.* (1967, 1970) em internódios e raízes de ervilha. Eles descrevem o módulo elástico do tecido e a pressão como uma equação de regressão linear:

$$\epsilon_t = \epsilon_w + \alpha\psi_p \quad (9)$$

onde, ϵ_w é o módulo de elasticidade de uma célula e da parede celular, isto é, $\epsilon_w = \epsilon_t$ à plasmólise incipiente e α_p é uma constante dependente da pressão, do módulo não linear e é função da célula, das propriedades da parede celular e tensões dentro do tecido HELLKVIST *et al.* (1974). BURSTROM *et al.* (1970) sugeriram que α , o coeficiente de relação entre ϵ_t e ψ_p , fosse denominado coeficiente de estrutura.

WU *et al.*, (1985) discordaram da análise feita para módulo de elasticidade volumétrica, em fisiologia vegetal, por apresentar inconsistência com a definição. O

conceito define relações para corpos sólidos e homogêneos submetidos a pequenas deformações, como definido por Zemansky apud WU *et al.*(1985):

$$\epsilon = \lim_{\Delta V \rightarrow 0} \Delta P / (\Delta V / V) = V dP / dV \quad (10)$$

O módulo pode ser aplicado a gases, líquidos e sólidos e usualmente é constante quando aplicado a um material homogêneo sólido. Segundo WU *et al.* (1985), para a aplicação do módulo de elasticidade volumétrico, em relações hídricas celulares considera-se a célula como um sólido e ϵ não é constante, mas varia com o volume e turgescência (HELLKVIST *et al.*, 1974, CHEUNG *et al.*, 1976; STEUDLE *et al.*, 1977). WU *et al.* (1985) propuseram que este tipo de análise fosse abandonado por inconsistência teórica que fossem utilizados os princípios de polímeros elásticos, para futuras análises. Entretanto, COSGROVE (1988) defendeu a análise tradicional e argumentou que a discordância de WU *et al.* (1985) se deu por um equívoco sobre a natureza e uso de ϵ , pois este está relacionado com o conceito de capacitância hídrica e é necessário para cálculo de fluxo de água para fora da célula, em condições de ausência de equilíbrio dinâmico.

Neste trabalho adota-se o conceito de que ϵ é uma função que avalia a elasticidade celular, que é dependente da pressão de turgescência e tem a sua análise feita a partir da lei de Hooke, definida como:

$$\epsilon_t = (\psi_{p1} - \psi_{p2}) / (F1 - F2) \quad (11)$$

para intervalos finitos.

Interpretação Ecológica

A elasticidade da parede celular determina a taxa de alteração da pressão de turgescência, em função de uma mudança no conteúdo de água do tecido (CHEUNG et al., 1975). Desta forma, uma célula com paredes celulares mais rígidas apresentara maior decréscimo no potencial de pressão, para uma dada alteração do volume, quando comparada com outra com parede celular menos rígida. Desta maneira, a diferença entre ψ_{max} . (potencial osmótico no ponto de turgescência máximo) e ψ_{pli} . (potencial osmótico no ponto de plasmólise incipiente), tende a ser menor em células com parede celular mais rígidas (CHEUNG et al. 1975). Para a maioria das folhas, variações de cerca de 80% do potencial da água ocorrem entre o estado de turgescência máxima e a plasmólise incipiente e são acompanhadas por uma alteração no potencial de turgescência e portanto, do volume. Isto pode ser descrito como um tipo de osmoregulação, pois ocorre alteração do volume sem que ocorra alteração do número de osmoles. Estas variações são primariamente função das propriedades da parede celular e, portanto, de ϵ (CHEUNG et al., 1975). Por outro lado, paredes celulares rígidas podem causar inibição do crescimento do tecido, pois impõem maior resistência ao alongamento celular (CHEUNG et al.1975).

Potencial da Água à Plasmólise Incipiente

Análise Teórica

A partir do modelo teórico apresentado por TYREE & HAMMEL (1972), a plasmólise incipiente é o ponto da curva pressão-volume onde deixa de existir pressão de turgescência, isto é, o ponto onde a curva deixa de ser descrita pela equação nº .2 e passa a ser descrita pela nº .3.

O componente osmótico é descrito pela equação 3 e como pode-se observar, o volume, em pequena extensão e N_s , número total de osmoles, são as duas variáveis determinantes de P , sendo a segunda a que pode sofrer uma alteração ativa por parte do vegetal. Para isto há uma mudança no metabolismo, com uma subsequente alteração do número de osmoles presentes e por conseguinte, no estado energético da água interna (LEVITT, 1980).

Interpretação Ecológica

Na literatura está bem consolidado que a forma da célula evitar desidratação, isto é, uma forma de manter alta pressão de turgescência e, desta maneira, o crescimento, é manter um baixo potencial osmótico. É reconhecido que plantas que experimentam menor disponibilidade hídrica, apresentam menor potencial osmótico (ILJIN, 1957, SHOLANDER *et al.*, 1966, LEVITT, 1980), e que uma mesma espécie, crescendo em ambiente mais seco, reduz o seu potencial osmótico. EA-

TON & ERGLE (1949) encontraram um maior conteúdo de açúcares solúveis por peso de matéria seca, em plantas de algodão não irrigadas, quando comparadas com aquelas irrigadas. GOODE & HIGGS (1973) mediram um menor potencial osmótico em folhas de macieiras não irrigadas e CUTLER & RAINS (1978) observaram este comportamento em algodoeiros submetidos a vários ciclos de estresse. O mesmo foi observado por JONES & TURNER (1978), em sorgo e por LUDLOW & FLOWER (1986), em feijão guandú (*Cajanus cajans* (L) Millsp.). Este comportamento em que a planta reduz o potencial da água do tecido, permite a manutenção de um gradiente energético com o meio externo e, portanto, um fluxo positivo para o interior das células, mantendo atividade metabólica e, por conseguinte, o crescimento.

Desta maneira, a avaliação do potencial osmótico à plasmólise incipiente e a função que descreve este potencial, com alterações do volume (equação 3), assim como sua comparação em plantas estressadas ou não e entre espécies, são informações importantes sobre o comportamento fisiológico.

2.1.3 Procedimento

Cultivo das Plantas

Plantas de seringueira, provenientes de sementes de cruzamento aberto, foram cultivadas em casa de vegetação, durante um período de um ano, em vasos com capacidade de 5 litros, cheios com material inerte (quartzo) e solução nutritiva,

conforme prescrito por BOLLE-JONES (1957). Diariamente, ao final da tarde, a solução foi drenada por uma mangueira de pequeno diâmetro, inserida na parte inferior do vaso. Pela manhã a solução foi completada e fornecida ao vaso. Semanalmente a solução foi substituída. Após um período de um ano as plantas foram enxertadas com borbulha do clone RRIM-600 e, após o pegamento, iniciaram-se os tratamentos, mantendo-se o mesmo procedimento de cultivo. Utilizou-se os seguintes tratamentos: testemunha, menos fósforo, menos cálcio, menos potássio e menos enxofre. Cultivou-se três plantas em cada tratamento.

Obtenção das Curvas Pressão Volume

As curvas foram obtidas utilizando-se um folíolo por planta, retirado do último lançamento maduro. Após a remoção, o pecíolo foi imerso em água desmineralizada e recortado, a fim de impedir a presença de bolhas de ar nos vasos do xilema, que poderiam impedir a formação do contínuo hídrico e dificultar a hidratação no ponto máximo. Depois da permanência do folíolo em água por 30 minutos, este foi pesado rapidamente em balança eletrônica, com precisão de 0.001gr., e a pressão de equilíbrio foi medida em câmara de pressão. Feito isto, foi dado um acréscimo na pressão interna de 0,2 a 0,3 MPa para os primeiros pontos localizados na região curvilinear e intervalos maiores na região linear, sendo que foram obtidos pelo menos dois pontos nesta última região. A água removida foi avaliada pesando-se o tecido logo após a pressão de equilíbrio ter sido alcançada. O tempo médio para obtenção de cada curva foi de 3 horas. Obtiveram-se três

curvas por tratamento, sendo cada curva proveniente de plantas diferentes.

As análises das curvas foram feitas ajustando-se a parte linear das três repetições em uma única equação de regressão, avaliando-se os coeficientes de ajuste dos diferentes tratamentos. Para cada equação de ajuste utilizou-se, no mínimo, 6(seis) pontos experimentais. A partir destes coeficientes foram realizados testes de hipótese como descrito na página 27, na análise estatística.

Cálculo dos Módulos de Elasticidade Volumétrico e do Potencial Osmótico à Plasmólise Incipiente

Os módulos foram calculados a partir das curvas pressão volume. Como houve dificuldade na obtenção de uma turgescência máxima uniforme, em todos os tratamentos, optou-se como referência pelo ponto correspondente à plasmólise incipiente, que é igual ao potencial osmótico, pois o potencial de parede neste ponto torna-se zero. Foram dados incrementos de 0,2 MPa, de modo que fossem obtidos quatro valores com três repetições para cada tratamento (potencial osmótico à plasmólise incipiente mais 0.2, 0.4, 0.6 e 0.8 MPa). O potencial osmótico à plasmólise incipiente foi obtido graficamente, a partir das curvas pressão volume.

Estimativa da Água do Apoplasto

A água apoplástica foi estimada pelo método diferencial (RICHTER et al., 1981). O potencial osmótico foi avaliado primeiramente, pela curva pressão-volume e amostras dos tecidos foram congeladas em nitrogênio líquido. Das amostras congeladas, foi retirada a seiva, com auxílio de uma prensa e o potencial osmótico foi medido em osmômetro crioscópico. O fator de diluição devido à água apoplástica foi calculado, como descrito para o método diferencial e que pode ser derivado em termos matemáticos como se segue:

$$F = \frac{\psi_{0p/v}}{\psi_{0cong}} = \left(\frac{Ns.R.T}{V_0} \right) / \left(\frac{Ns.R.T}{V_0 + V_{ap}} \right) = 1 + \frac{V_{ap}}{V_0} \quad (12)$$

onde Ns é o número total de osmoles do simplasto, R é a constante universal dos gases, T a temperatura absoluta, V_0 o volume do simplasto, V_{ap} o volume do apoplasto, $\psi_{p/v}$ é o potencial osmótico obtido pela curva pressão volume e ψ_{0cong} é o potencial osmótico, obtido por crioscopia, no sistema descompartimentalizado. F representa o fator de diluição, isto é, a fração de água osmoticamente pura adicionada ao simplasto, quando ocorre diluição.

Consumo de Água, por Unidade de Área foliar, por Dia

O consumo diário de água foi avaliado a partir da quantidade necessária para completar o volume da solução nutritiva. Diariamente, à tarde, a solução foi drenada para arejamento do sistema radicular e, pela manhã, o volume completado com água desmineralizada, antes do seu fornecimento às plantas. Um vaso sem plantas foi colocado junto ao experimento, para avaliação da evaporação direta. O volume gasto para completar a solução nutritiva, menos o volume gasto pelo vaso sem plantas, corresponde ao volume consumido pelas plantas, por dia. O consumo por unidade de área, por dia, corresponde ao consumo de água dividido pela área foliar, sendo que esta foi obtida com o auxílio de um integrador portátil Licor Li 3000, não ocorrendo diferenças significativas neste parâmetro entre os tratamentos.

Análise Estatística

Para a identificação de efeitos significativos entre médias de tratamentos, utilizou-se o teste de Duncan (BLISS, 1967), ao nível de 5%. Para as regressões foi realizada a análise de variância da soma dos quadrados dos desvios, testando inicialmente se as retas eram paralelas e, posteriormente, se eram coincidentes, como descrito por SNEDECOR & COCHRAN (1969). No caso dos resultados dos módulos de elasticidade volumétrica, procedeu-se à determinação dos níveis de significância, utilizando-se a tabela de OWEN (1962), através de interpolações lineares.

3 Resultados e Discussão

3.1 Curvas Pressão Volume

As curvas pressão volume ajustadas a partir das três repetições, para cada tratamento, são apresentadas graficamente nas figuras de 1 a 5 . A análise dos efeitos dos tratamentos sobre as curvas é feita através dos parâmetros derivados das curvas e pela comparação das regressões da parte linear. Nesta análise, quando testamos a hipótese de que as regressões dos tratamentos são iguais, contra a hipótese de que não são, pela análise da variância dos quadrados dos desvios, rejeitamos a hipótese de que são iguais. Ao identificarmos a localização das diferenças, verificamos que o tratamento $-C_a$ apresentou um comportamento único, enquanto os demais tratamentos puderam ser expressos por uma mesma equação a um nível de confiança de 5%, por não apresentarem diferença significativa . Estes comportamentos são apresentados graficamente na Fig.6, que mostra a alteração do potencial osmótico com a variação do volume. Algumas informações úteis são tiradas deste gráfico a saber:

a. as equações interceptam-se no ponto $x=0,082$ e o potencial osmótico à plasmólise incipiente do tratamento menos cálcio situa-se, na curva pressão volume, num valor de x (fração do volume original removido) de 0,084, enquanto que os demais tratamentos mostram valores próximos a este. Isto demonstra que, ape-

sar dos comportamentos diferentes, por serem descritos por uma equação linear e a intersecção ocorrer num valor de x próximo do ponto da plasmólise incipiente, o potencial osmótico, quando avaliado no ponto da plasmólise incipiente, não demonstra diferenças significativas, como podemos observar na figura 8.

b. as áreas hachuradas correspondem ao espaço onde foram utilizados dados experimentais (aproximadamente de 0,7 a 3 MPa). O espaço fora desta área é extrapolação. Mesmo com os dados de RICHTER, et al. (1981), mostrando a inexistência de correlação entre o volume do apoplasto, estimado pelo peso seco relativo, e aquele estimado pela extrapolação da parte linear da curva pressão volume, os presentes dados apresentam coerência, no que se refere ao tratamento menos cálcio. Para este tratamento, pelo método da intersecção, temos o menor valor da fração apoplástica para $-Ca$, o mesmo foi obtido pelo método diferencial, embora que por este último tenhamos tido maior discernimento entre os tratamentos.

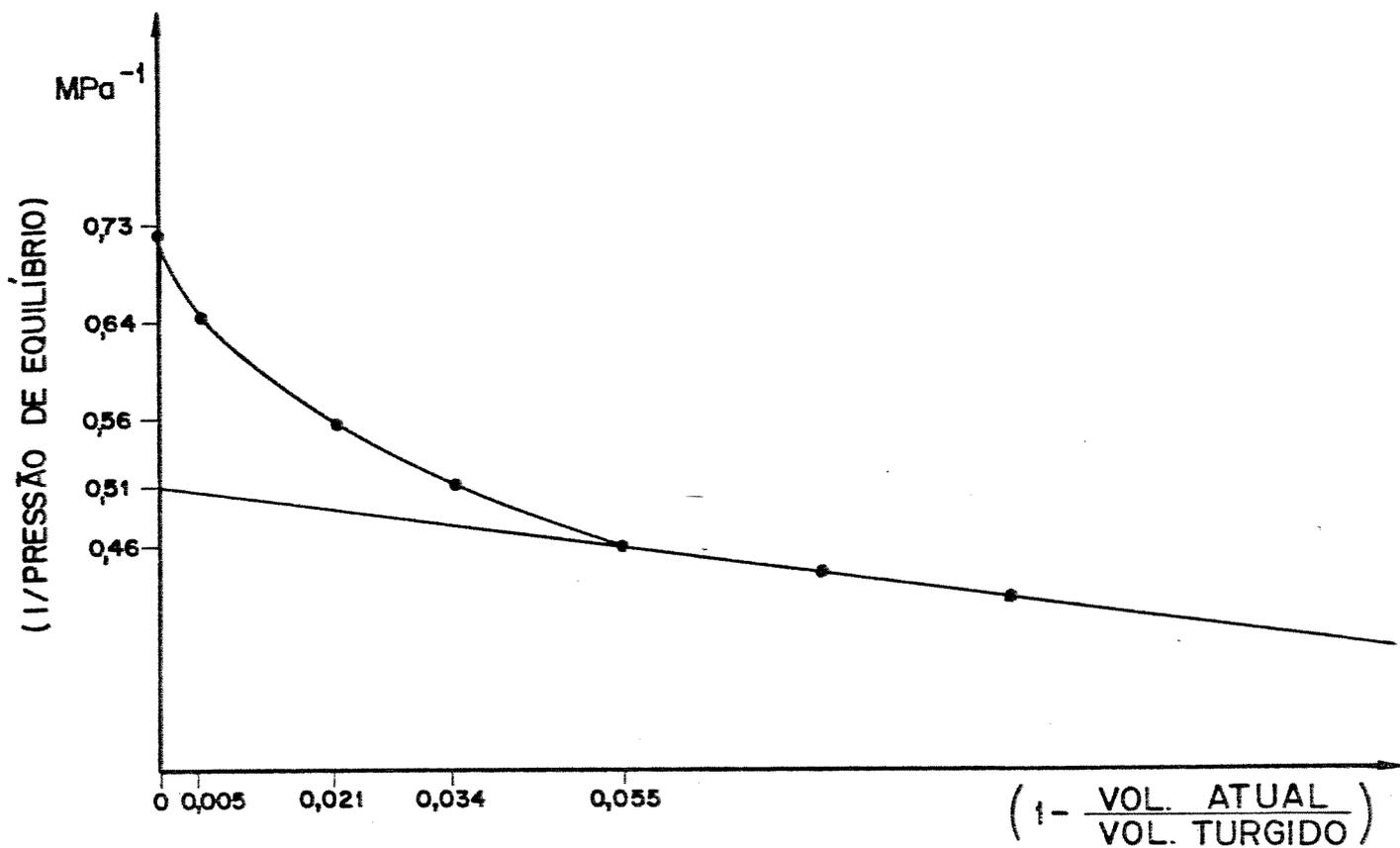


Fig.1- Curva Pressão Volume da Testemunha, ajustada a partir de três repetições.

A parte linear é descrita pela equação $Y = 0,51 - 0,92x (R^2 = 0,94)$

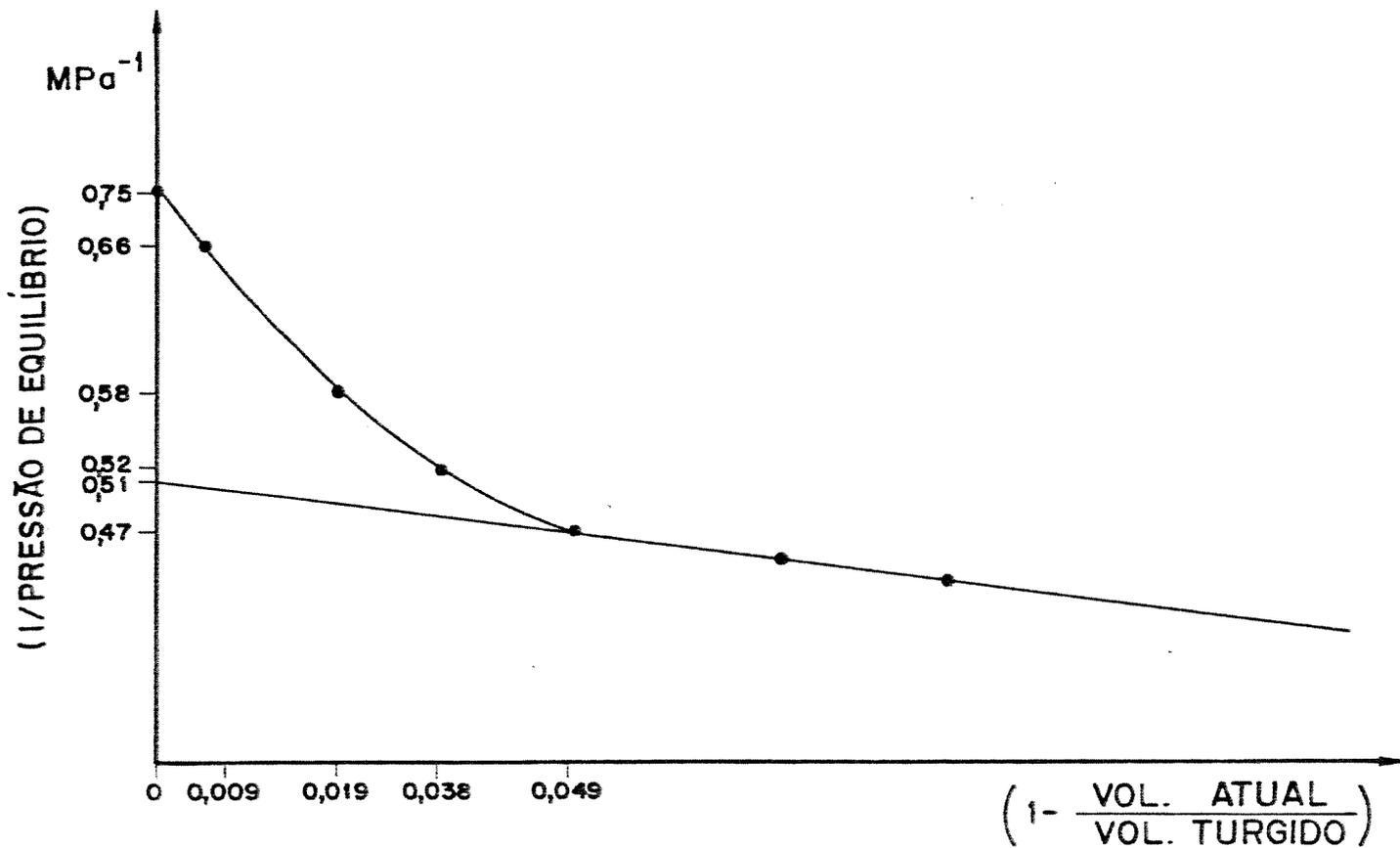


Fig.2- Curva Pressão Volume do tratamento $-P$, ajustada a partir de três repetições.

A parte linear é descrita pela equação $y = 0,50 - 0,89x$ ($R^2 = 0,55$).

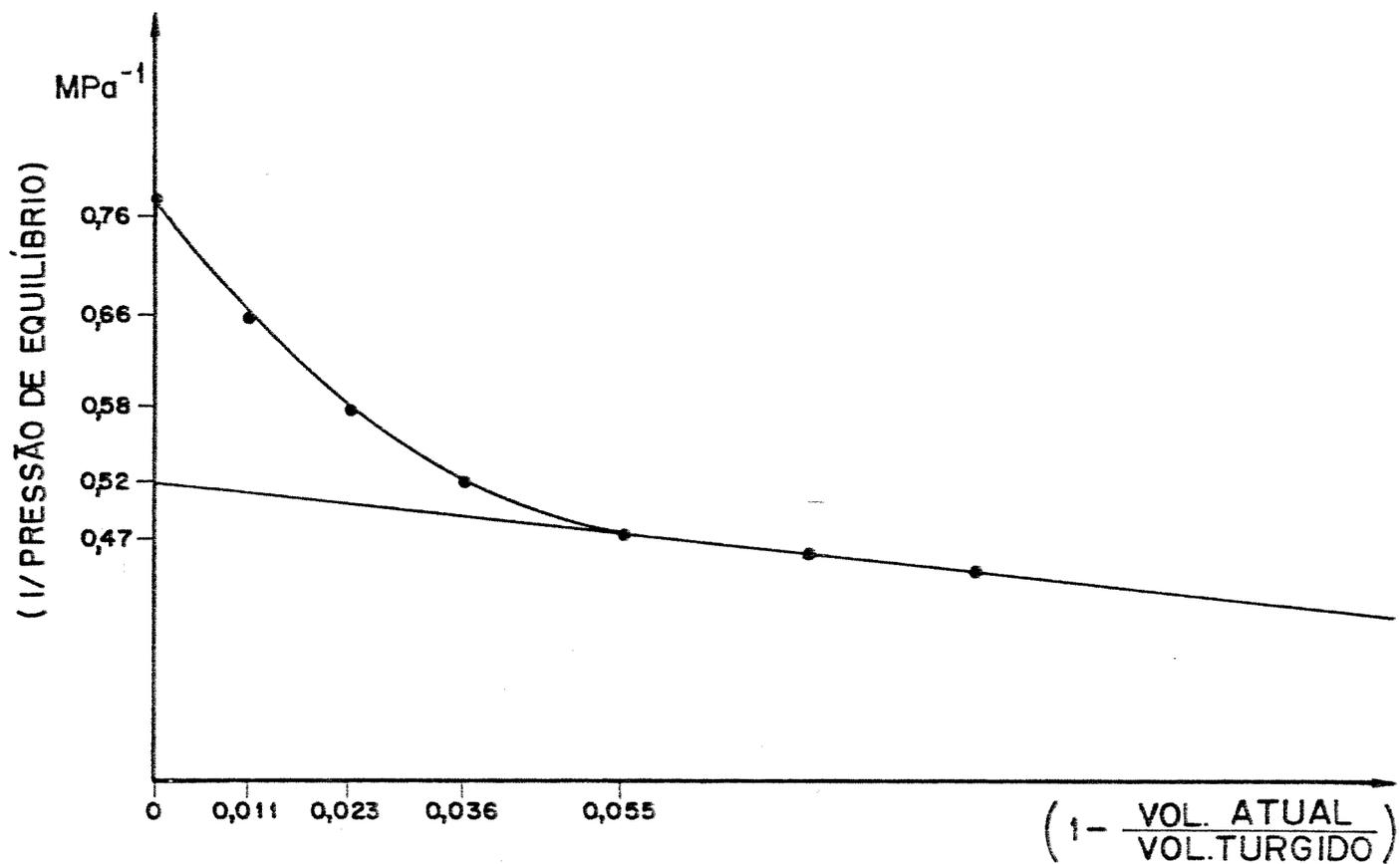


Fig. 3- Curva Pressão Volume do tratamento $-K$, ajustada a partir de três repetições.

A parte linear é descrita pela equação $y = 0,51 - 0,89x$ ($R^2 = 0,66$).

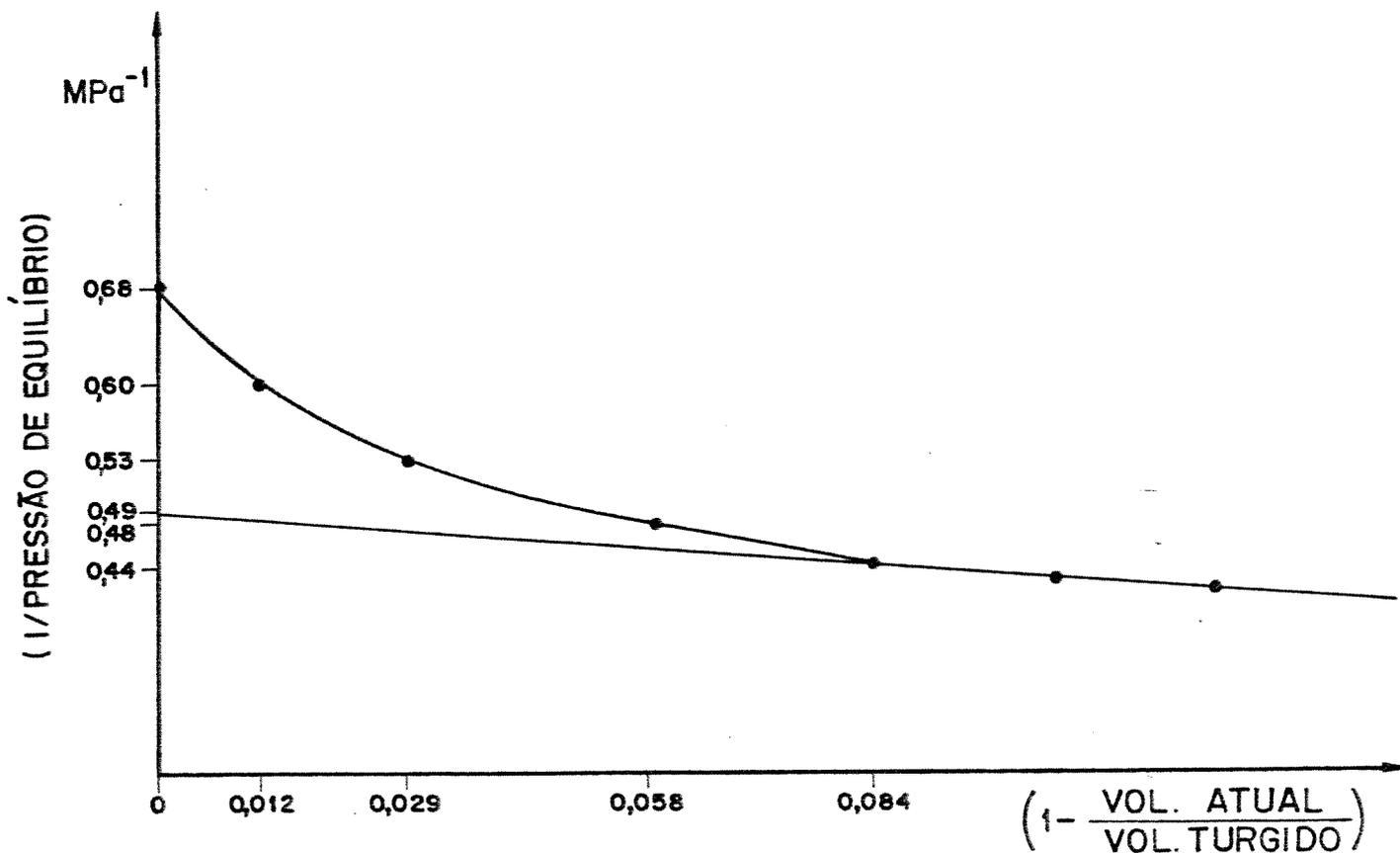


Fig. 4- Curva Pressão Volume do tratamento $-Ca$, ajustada a partir de três repetições.

A parte linear é descrita pela equação $y = 0,49 - 0,53x$ ($R^2 = 0,77$).

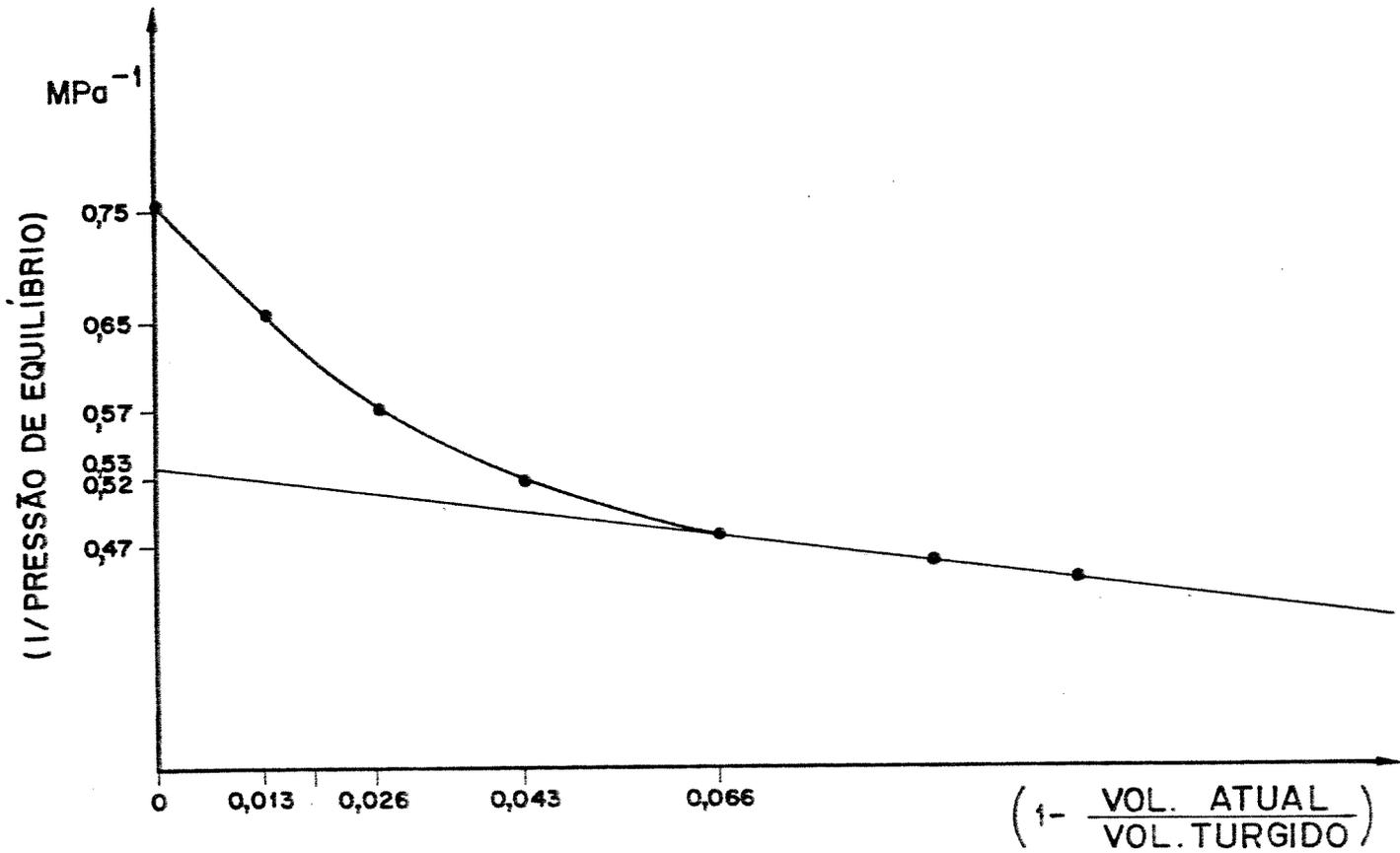


Fig. 5- Curva Pressão Volume do tratamento -S, ajustada a partir de três repetições.

A parte linear é descrita pela equação $y = 0,53 - 0,95x$ ($R^2 = 0,96$).

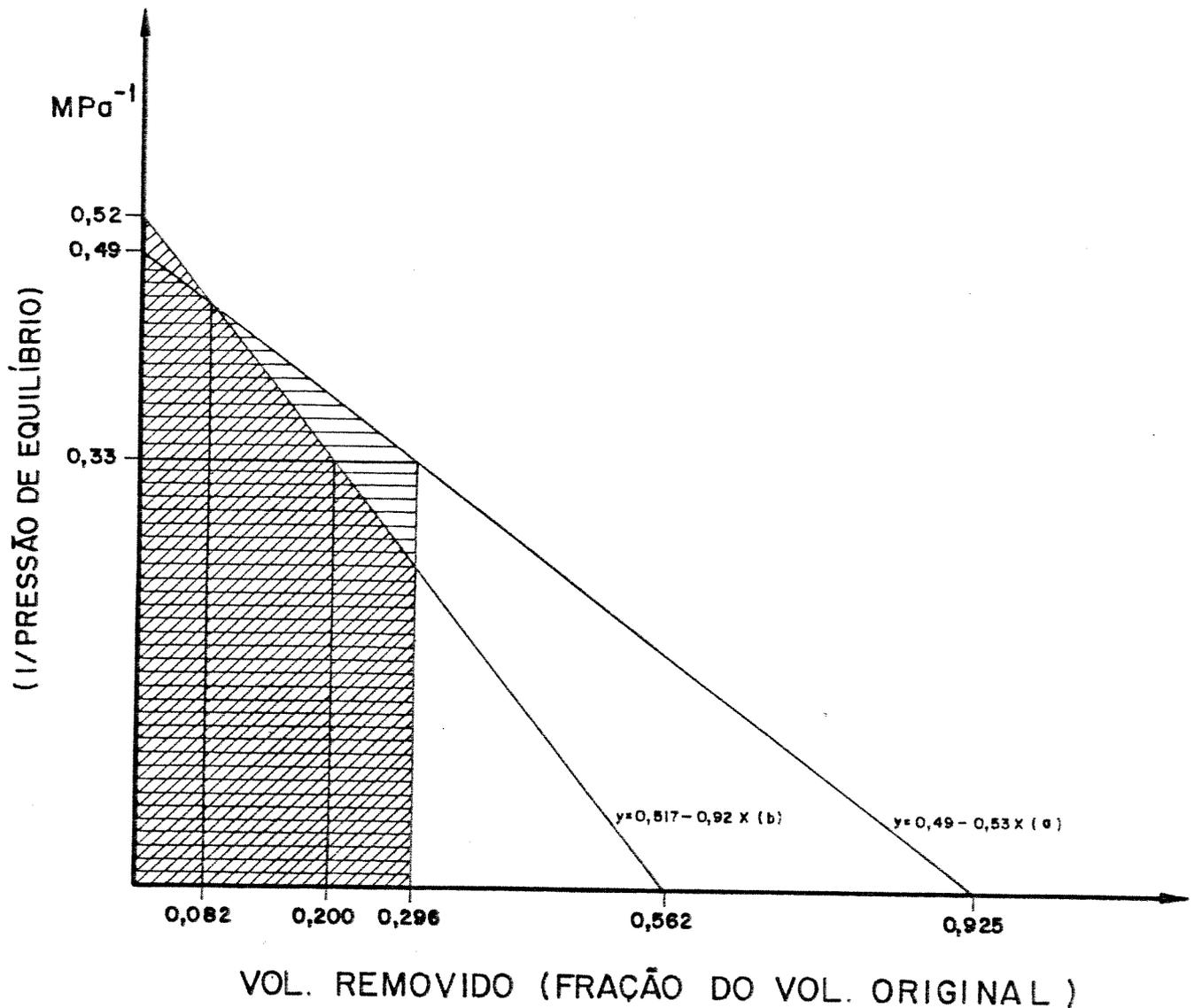


Fig. 6- Variação do potencial osmótico com volume do tecido.

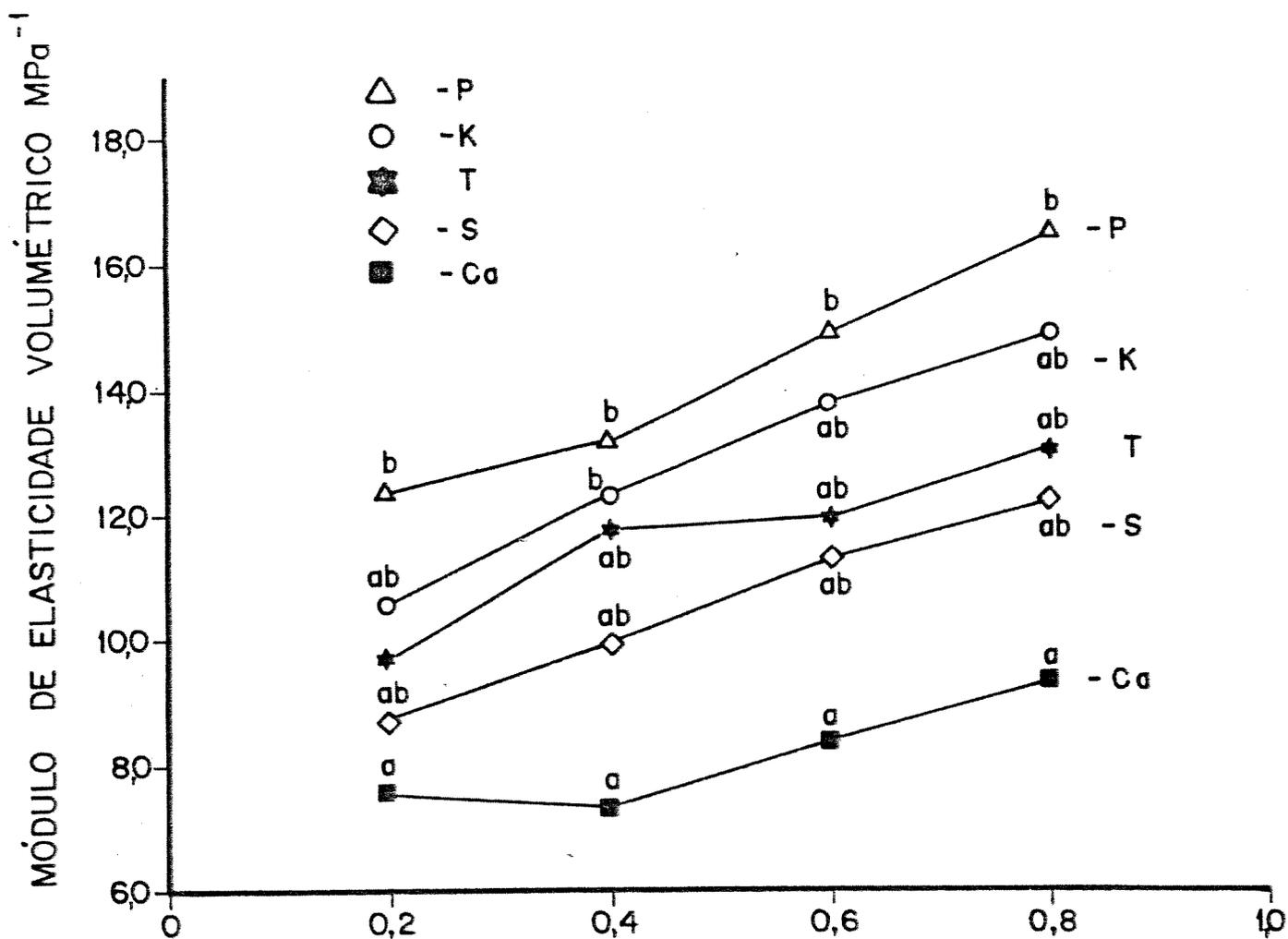
A equação (a) $y = 0,49 - 0,53x$, representa o tratamento $-Ca$ que difere a um nível de 5% de probabilidade dos demais tratamentos ($T, -P, -K$ e $-S$) que podem ter seu comportamento representado pela equação (b) $y = 0,52 - 0,92x$. As áreas hachuradas representam o domínio experimental.

3.2 Módulo de Elasticidade Volumétrico

O módulo de elasticidade volumétrico da parede celular determina a taxa de alteração da pressão de turgescência em função da mudança no conteúdo de água do tecido, definindo as características da parte não linear da curva pressão volume (CHEUNG et al.,1975).A função que descreve a variação do módulo de elasticidade volumétrico com o volume e a pressão de turgescência varia de espécie para espécie, não existindo uma função única que possa descrever estas alterações. CHEUNG et al.(1976) ajustaram os dados obtidos com *Acer sacharum* , *Populus balsamifera*, *Fraxinus pensylvatica* e *Gingko biloba* , dentro de um único modelo. Entretanto HELLKVIST et al.(1974), não obtiveram resultados positivos com *Picea sitchensis* e propuseram um outro modelo de ajuste . BOYER (1967), comparando dados obtidos por psicrometria com os obtidos com câmara de pressão, encontrou uma boa concordância nas espécies em estudo, com exceção de *Rhododendron roseum*, atribuindo este comportamento à deformações inelásticas que estariam ocorrendo e, dessa forma, alterações nas características de ϵ . Portanto, parece-nos claro que as características de elasticidade de um tecido variam com a pressão e o volume e o módulo de elasticidade volumétrico não pode ser analisado considerando o rigor físico dos conceitos iniciais, de que a sua utilização se dá somente em sistemas sólidos e sem alteração de massa, como foi proposto por WU et al., (1985). Ao contrário, deve-se optar por uma interpretação mais flexível que faz com que o

conceito seja útil ao estudo das relações hídricas e, por conseguinte, à análise da adaptabilidade ecológica, por admitir as trocas de massa (água) e portanto contribuir com o conceito de capacitância hídrica, como defendido por COSGROVE (1988). Rigorosamente, o conceito não poderia ser aplicado como concebido, pois não existe variação de massa, somente de volume, situação que não ocorre nas relações hídricas em plantas, pois, uma alteração no volume sempre está associada a uma variação na massa.

Pela figura 7, temos a função dos módulos de elasticidade volumétrico para os diferentes tratamentos. Nesta figura, letras iguais indicam inexistência de diferenças estatísticas aos seguintes níveis: potencial osmótico mais 0,2 MP_a a 9.5 %, mais 0,4 MP_a a 8.7 %, mais 0,6 MP_a a 3 % e mais 0,8 MP_a a 21.1 %. Estatisticamente diferenciados temos o tratamento $-P$, com valores mais altos e o tratamento $-C_a$, com os menores valores. Os demais tratamentos situaram-se em posição intermediária. O efeito da falta de cálcio, na redução do módulo de elasticidade volumétrico, pode ser fisiologicamente explicado por ser o cálcio o principal cátion da lamela média da parede celular, na forma de pectato, sendo importante para as características de resistência mecânica do tecido (CLELAND, 1960; ITO & FUGYWARA, 1967; RASMUSSEN, 1967; TAGAWA & BONNER, 1957). Por outro lado, os valores mais elevados para o tratamento $-P$ poderiam ser atribuídos a uma alteração no metabolismo de carboidratos, levando a uma maior produção de carboidratos estruturais da parede celular.



POT. DE ÁGUA ACIMA DA PLASMOLISE INCIPIENTE MPa

Fig. 7-Variação dos módulos de elasticidade volumétricos com a pressão de turgescência. Abscissa corresponde ao incremento de potencial, ao potencial da água à plasmóise incipiente. Letras diferentes indicam estatísticas nos seguintes níveis: 0,2MPa a 9,5%, 0,4MPa a 8,7%, 0,6MPa a 3% e mais 0,8MPa a 21,1%.

3.3 Potencial da Água à Plasmólise Incipiente

O potencial da água à plasmólise incipiente, foi obtido graficamente pela curva pressão volume e não mostrou diferenças significativas entre os tratamentos (fig.8). Isto a primeira vista, pode sugerir a inexistência de alterações metabólicas, induzindo alterações no número de osmoles presentes no simplasto. Entretanto, como discutido anteriormente, a função que descreve este comportamento, obtida através da equação de regressões utilizando valores da fração da água removida e valores da pressão de equilíbrio, mostra que ocorreu tal alteração. Contudo, pelos dados do potencial osmótico à plasmólise incipiente, não foi possível a sua visualização, pois as equações que descrevem aquele comportamento interceptam-se em um ponto muito próximo ao da plasmólise incipiente.

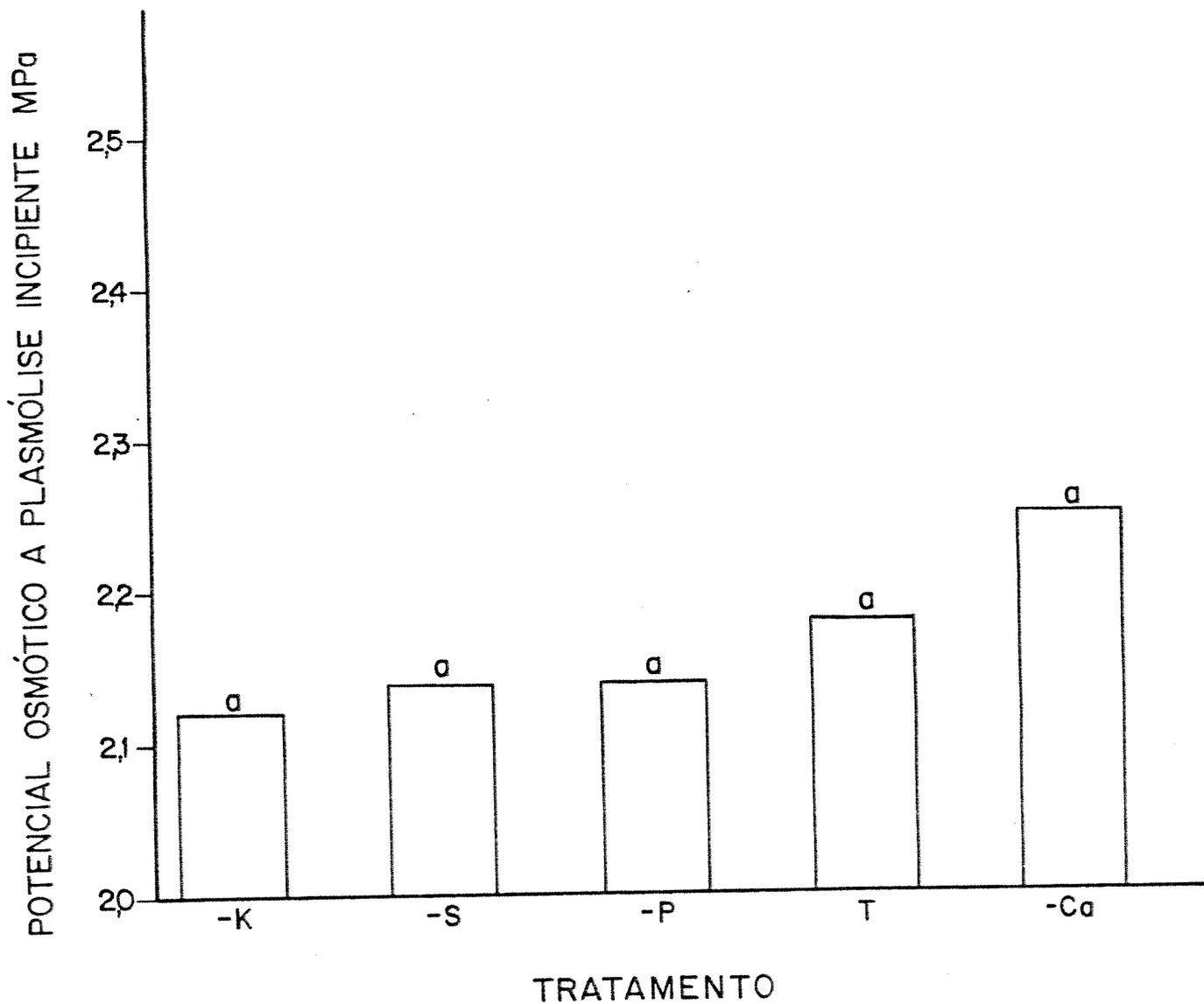


Fig. 8- Potencial osmótico à plasmóise incipiente, obtido a partir das curvas pressão-volume. Letras iguais indicam ausência de efeito significativo a um nível 5%, pelo teste de Duncan.

3.4 Potencial Osmótico Obtido do Tecido Congelado e Estimativa da Água do Apoplasto

O potencial osmótico obtido através da extração da seiva, após o tecido ter sido congelado em nitrogênio líquido e descongelado, representa o resultado da descompartimentalização, quando ocorre a mistura da água osmoticamente ativa do simplasto, com a água ligada, ou apoplástica, que se encontra nas paredes celulares. A única maneira possível de medir o potencial osmótico do simplasto sem a destruição de membranas celulares é a utilização das curvas pressão volume (TYREE & HAMMEL, 1972) e os valores obtidos por esta metodologia não indicaram diferenças significativas entre os tratamentos (Figura 8). Entretanto, os dados obtidos com tecido congelado apresentaram uma grande variação entre os tratamentos, indicando modificações nas características do apoplasto, como podemos observar na figura 9.

A associação do potencial osmótico à plasmólise incipiente (obtido pela curva pressão volume) com o potencial osmótico obtido pelo tecido congelado, permitiu o cálculo do volume de água apoplástica, em relação ao volume original do simplasto (fator F definido pela equação nº 12). Os valores deste parâmetro são apresentados na figura 10. O tratamento $-K$ apresentou o maior valor de F , vindo a seguir, em ordem decrescente e estatisticamente diferenciados, $-S$ e $-P$. Em seqüência, a testemunha e, com o menor valor, o tratamento $-Ca$. Estes resultados indicam que ocorreram alterações significativas a nível de apoplasto. Esta estimativa foi

feita segundo o método proposto por RICHTER et al. (1981).

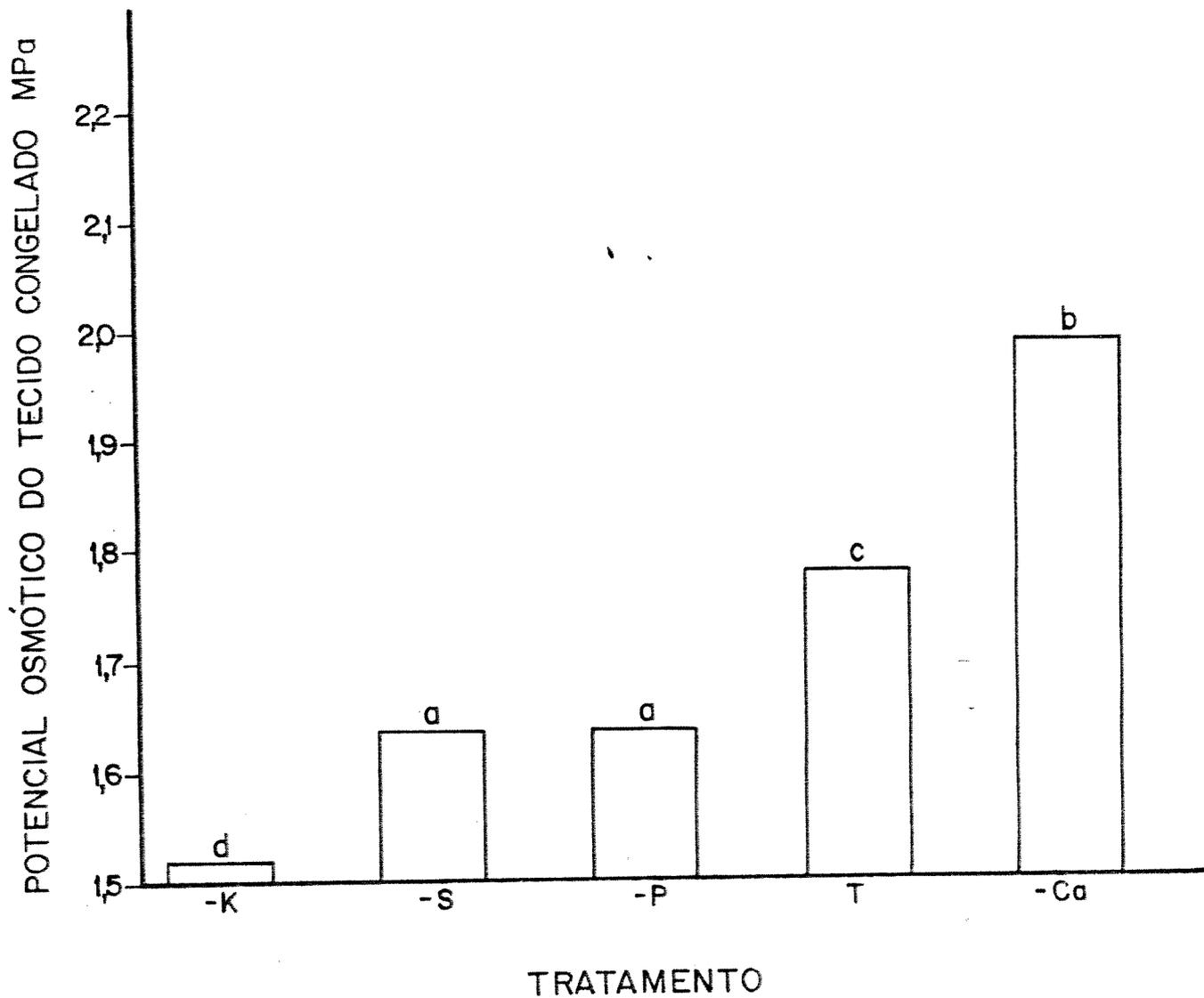


Fig. 9- Potencial osmótico da seiva do tecido descompartmentalizado por congelamento. Letras iguais indicam ausência de efeito significativo a um nível de 5%, pelo teste de Duncan.

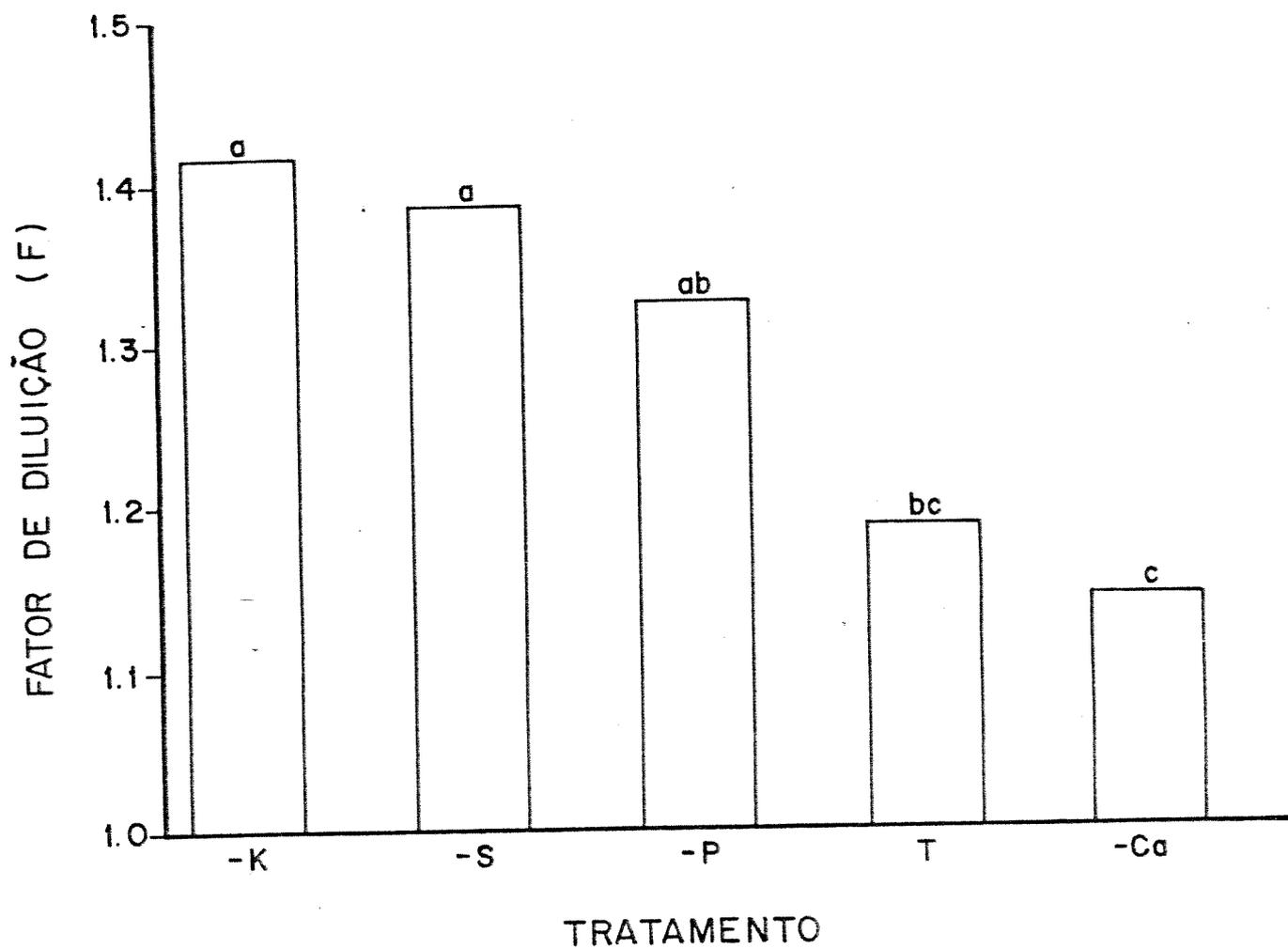


Fig. 10- Fator de diluição do simplasto, pelo apoplasto, para os diferentes tratamentos. Letras iguais indicam ausência de efeito significativo a um nível de 5%, pelo teste de Duncan.

3.5 Consumo de água por unidade de área foliar

O consumo diário de água por unidade de área foliar, apresentou diferenças significativas entre os tratamentos, sendo que o tratamento $-C_a$ foi o que apresentou um comportamento uniformemente diferenciado, com os menores valores, durante os quatro dias de avaliações. Pelos dados da figura 11, observa-se também que no último dia houve uma mudança no padrão de comportamento nos tratamentos $-K$, $-S$ e $-P$, que aproximaram-se do tratamento $-C_a$, enquanto a testemunha manteve um alto consumo de água e portanto, manteve os estômatos abertos com entrada de gás carbônico.

No quarto dia houve alta nebulosidade e portanto, baixa irradiância. Talvez nestes níveis o sistema não estressado, a testemunha, possa manter-se fotossintetizando e com os estômatos abertos, enquanto isto não ocorreu com os demais tratamentos. Tivemos o tratamento $-C_a$ com o menor nível de sensibilidade, a testemunha o nível mais elevado e os demais, níveis intermediários, o que poderia refletir uma mudança no ponto de compensação de luz.

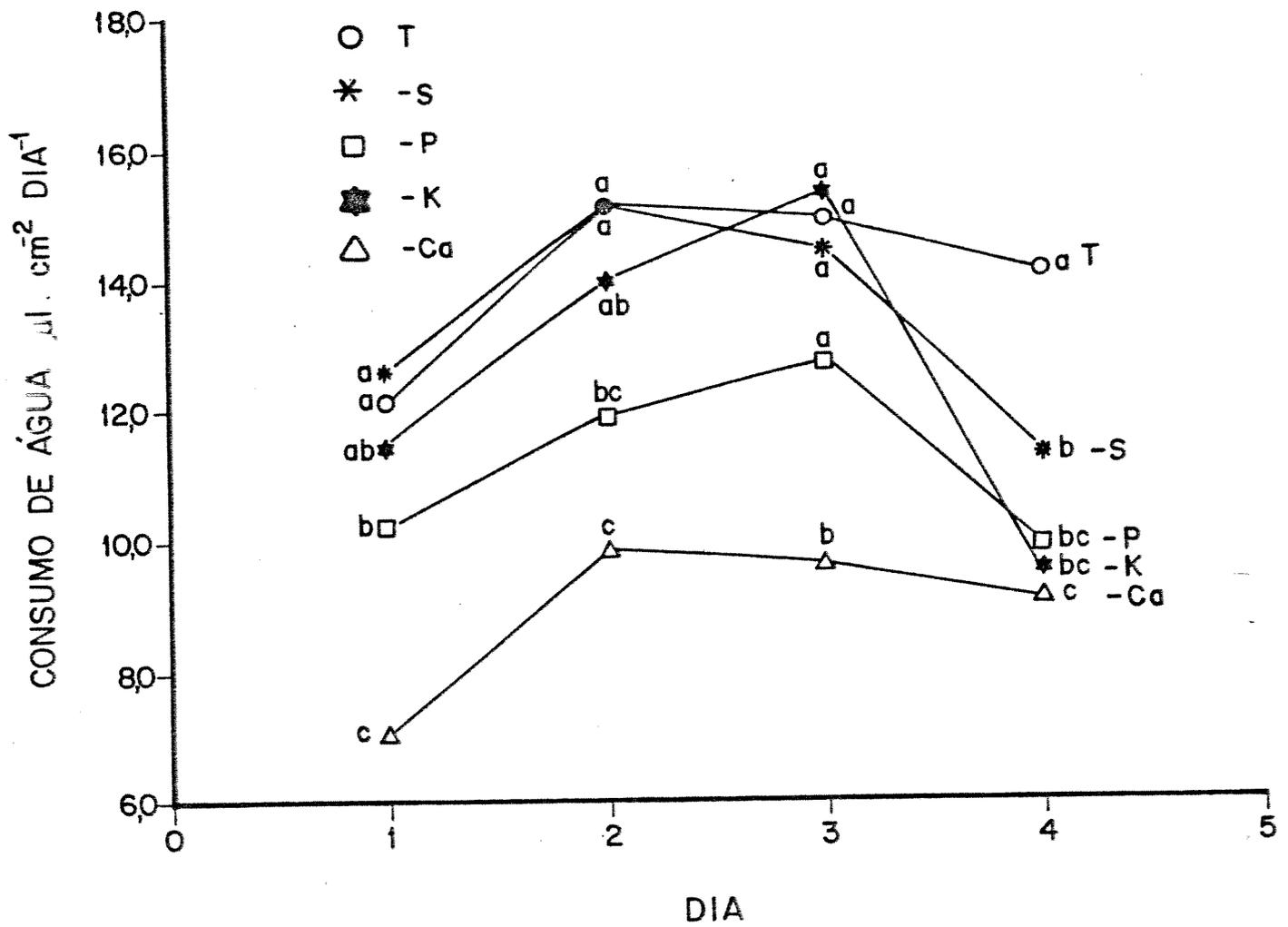


Fig. 11- Consumo diário de água por unidade de área foliar. Letras iguais indicam ausência de efeito significativo a um nível de 5%, pelo teste de Duncan.

4 Conclusões

O cultivo de *Hevea brasiliensis* em solução nutritiva, com ausência de determinados nutrientes (fósforo, potássio, cálcio e enxofre), promoveu alterações em parâmetros biofísicos, que determinam características das relações hídricas na planta. A deficiência de cálcio reduziu os valores do módulo de elasticidade volumétrico, enquanto que a falta de fósforo ocasionou aumento dos valores deste parâmetro. O componente osmótico do simplasto, no ponto de plasmólise incipiente, não foi alterado em nenhum dos tratamentos, porém, quando se fez uma análise da variação do potencial osmótico associado às alterações do volume, como descrito pelas equações de ajuste da parte linear, observou-se um comportamento particular nas plantas submetidas à falta de cálcio, enquanto que os demais tratamentos puderam ser descritos por uma única equação. Com relação ao volume da água apoplástica nos diferentes tratamentos, notou-se que a deficiência de cálcio apresentou os menores valores, vindo a seguir o tratamento 'completo', $-P$, $-S$ e $-K$. No tratamento $-Ca$, a menor fração de água apoplástica pôde ser verificada tanto pelo método da intersecção como pelo método diferencial, entretanto, o segundo permitiu maior resolução.

5 Apêndice

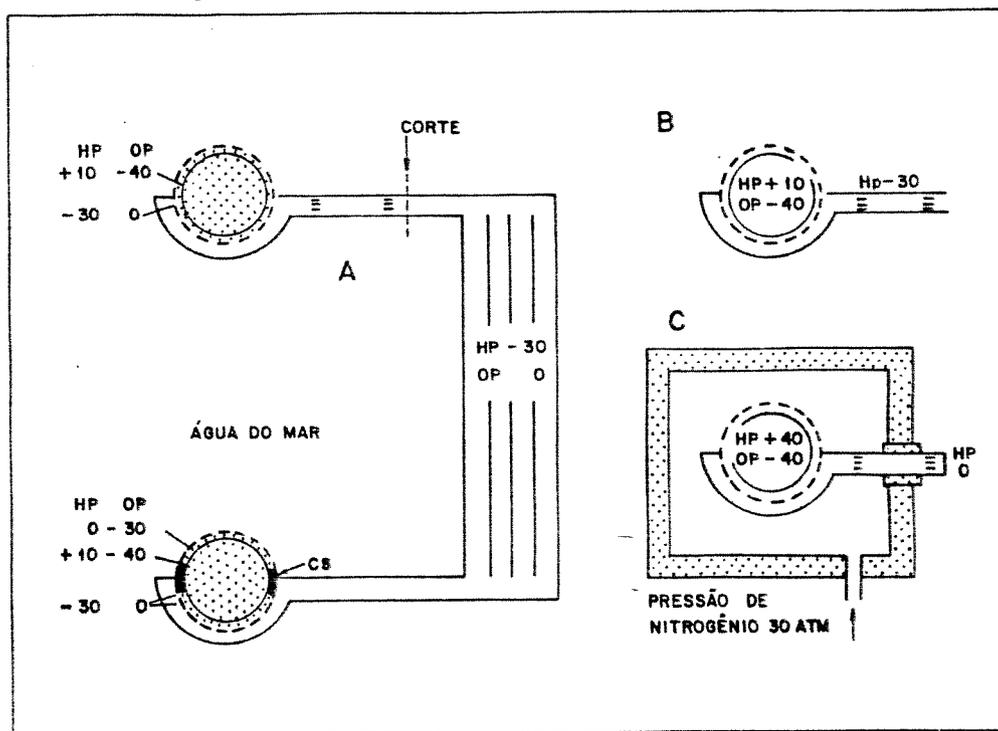


Fig. 1- Conceito esquemático das relações hídricas em "Mangroves". (A) Modelo completo com o sistema vascular e membranas semipermeáveis das células de folhas e raízes. CS, Estrias de Gaspari. (B) Capilaridade seccionada da folha com refluxo do menisco. (C) Capilaridade do xilema dentro da câmara, com o menisco à superfície do corte, HP, mudança na pressão hidrostática a partir da pressão ambiental (1 atm) para a pressão da câmara. OP, mudança na atividade da água devida solutos. Todos os números são em atmosferas. Turgescência é a diferença

entre pressão hidrostática intracelular e a pressão extracelular (10 atm em A, B e C) segundo SHOLANDER *et. al.*, (1965).

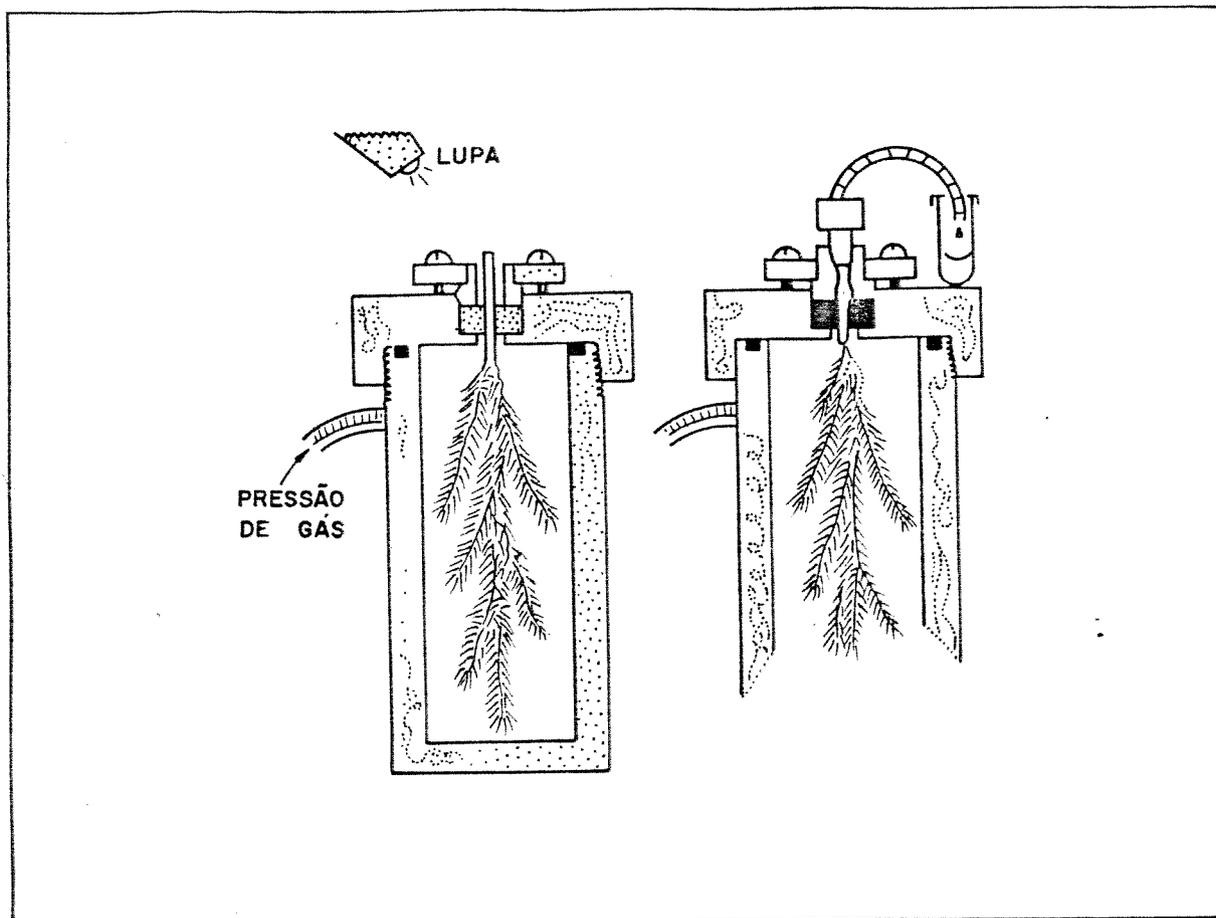


Fig. 2- Bomba de pressão, para medida da pressão, de seiva do xilema de um ramo. À esquerda, observação direta, à direita remoção da seiva em fases, com acréscimos na pressão da bomba, para obtenção da curva-volume (SHOLANDER *et. al.*, 1965).

Tabela 1 - Classes e concentrações dos elementos para folhas aos 100 dias e situadas à sombra.

Elemento	Grupo	Valor baixo	Valor médio	Valor alto	Valor muito alto
K%	I	<1.25	1.26-1.50	1.51-1.65	>1.66
	II	<1.35	1.36-1.65	1.66-1.85	>1.86
P%		<0.19	0.20-0.25	0.26-0.27	>0.28

Grupo I: Todos os clones menos o grupo II.

Grupo II: Clones RRIM 600, PB 86, PB 5/51, GT 1.

Fonte: GENER & SERVE, (1984).

Tabela 2 - Concentração de Macronutrientes nas folhas do 1º e 2º lançamento em função dos tratamentos. (HAAG & BUENO. Dados não publicados)

Tratamentos	N%		P%		K%		Ca%		Mg%		S%	
	1º	2º										
Completo	1,28	1,09	0,28	0,39	1,76	1,53	0,89	0,78	0,45	0,32	0,27	0,27
-P	-	-	0,02	0,05	-	-	-	-	-	-	-	-
-K	-	-	-	-	0,15	0,38	-	-	-	-	-	-
-Ca	-	-	-	-	-	-	0,04	0,15	-	-	-	-
-Mg	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,28	-	-
-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,19	0,14

Tabela 2 - Concentração de macronutrientes nas folhas do 1º e 2º lançamento em função dos tratamentos.

6 Sumário

Este trabalho é um estudo dos efeitos de deficiências de macronutrientes (fósforo, potássio, cálcio e enxofre), nas relações hídricas de plantas jovens de seringueira, Hevea brasiliensis e uma discussão teórica sobre o uso da bomba de pressão, no estudo das relações hídricas em plantas superiores.

A deficiência de cálcio reduziu os valores dos módulos de elasticidade volumétrico, obtidos em função da variação do potencial da água e volume do tecido, a partir do ponto de plasmólise incipiente, enquanto que a deficiência de fósforo elevou estes parâmetros.

O potencial osmótico no ponto de plasmólise incipiente, obtido pela bomba de pressão, não apresentou diferenças estatisticamente significativas. A análise deste parâmetro, feita através da regressão dos pontos das curvas pressão-volume, localizados na região linear, mostrou que o potencial osmótico da deficiência de cálcio, em função da variação do volume, é diferente dos demais tratamentos e a interseção das duas retas se dá próximo ao ponto de plasmólise incipiente. Daí a análise do potencial osmótico à plasmólise incipiente, obtido pela curva pressão-volume não apresentaram diferenças significativas.

A análise do componente apoplástico da água do tecido, pelo método diferencial (RICHTER *et al.* 1981), mostrou que o componente apoplástico da deficiência de cálcio é reduzido, enquanto que as deficiências de potássio e de enxofre mostraram valores mais elevados para este parâmetro.

Bibliografia Consultada

- BARRS, H.D. 1968. In. *Water Deficits and Plant Growth* ed. KOZ-
LOWSKI, T. T. Vol. I. London. Academic Press. p. 236-368.
- BLISS, C.I. 1967 - *Statistics In Biology* - Vol I. New-York, Mc Graw Hill
Company. pp. 253-57.
- BOLLES-JONES, E.W. 1957. Foliar diagnosis of mineral status of *Hevea* in
relation to bark analysis. *J. Rubb. Res. Inst. Malaya*, **15**: 03.
- BOYER, J.S. 1967. Leaf water potentials measured with a pressure chamber. *Pl.*
Physiol., **42** : 133 - 137.
- BURSTROM, H.; UHRSTROM, I. & WURSCHER, R. 1967. Growth, turgor,
water potential and Young's modulus in pea internodes. *Physiol. Pl.*, **20**:
213 - 31.
- ; ————— & OLAUSSON B. 1970. Influence of auxin on Young's modulus
in stems and roots of *Pisum* and the theory of changing the modulus in
tissues. *Physiol. Pl.*, **23**: 1223-33.
- CAMARGO, A. P. de, CARDOSO, M. R. & SCHIMIDT, N. C. 1967. Comporta-
mento e ecologia do "mal-das-folhas" da seringueira nas condições climáticas
do Planalto Paulista. *Bragantia*, **26**: 1-18.

- 1976. Aptidão climática para heveicultura no Brasil. *Ecossistema*, **1**: 6-14.
- ; ALFONSI, R.R.; PINTO, H.S. & CHIARINI, J.V. 1976. Zoneamento da aptidão climática para culturas comerciais em áreas de cerrado. In: FERRI, M.G., coord. *Simposio sobre o Cerrado*. **4**, Belo Horizonte. pp 89-120.
- CAMPBELL, C.J. & PASE, C.P. 1972. Pressure bomb measures changes in moisture stresses of birchleaf mountain mahogany after ported crown removal. *U.S.D.A. Forest.Serv.Paper*, RM-221: 1-4.
- CHEUNG, Y. N. S.; TYREE, M. T. & DAINTY, J. 1975. Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. *Can.J. of Bot.*, **53**: 1342 - 6
- .; ———.& ———. 1976. Some possible sources of errors in determining bulk elastic moduli and other parameters from pressure-volume curves of shoots and leaves. *Can. J. of Bot.*, **54**: 758 - 65.
- CLELAND, R. 1960. Effect of auxin upon loss of calcium from cell walls. *Pl. Physiol.*, **35**: 581-84.
- CORTEZ, J. V. 1986. Histórico e expansão da cultura no estado de São Paulo. In: HAAG, H. P., *Simposio sobre a Cultura da Seringueira no Estado de São Paulo. Fundação Cargill*, pp 1-10.

- COSGROVE, D. J. 1988. In defense of the cell volumetric elastic modulus. *Pl. Cell. Environment*, **11**: 67-9.
- CUTLER, J. M. & RAINS, W. D. 1978. Effects of water stress and hardening on the internal water relations and osmotic constituents of cotton leaves. *Physiol.Pl.*, **42**: 261-8.
- DIJKMAN, M. J. 1951. ~~HEVEA-~~ **Thirty Year of Research in the Far East**. Florida (Coral Gables)- Miami Press- 329 p.
- DUNIWAY, J. M. 1971. Comparison of pressure chamber and thermocouple psychrometer determinations of leaf water status in tomato. *Pl. Physiol.*, **48**: 106-107.
- EATON, F. M. & ERGLE, D. R. 1948. Carbohydrate accumulation in cotton plant at low moisture levels. *Pl. Physiol.*, **23**; 169-87.
- FRANCO, C. M. MAGALHÃES, A. C. 1965 - International Symposium on the Methodology of Plant Eco-Physiology. UNESCO, Montpellier. France . p 211-24
- GAFF, D. F. & CARR, D. 1961. The quantity of water in cell wall and its significance. *Australian J. of Biol.Sci.*, **14**: 299 - 311.
- GASPAROTTO, L.; RODRIGUES, D. & MARTINS e SILVA, H. 1984. Doenças da Seringueira. EMBRAPA-CNPDS, Manaus, 71p. (Circular Técnica no 4)

- GENER, P. & SERVE, M. 1984. *Hévea*. In: MARTIN-PRÉVEL, P.; GAGNARD, J. & GAUTIER, P., Coord. *L'Analyse Végétale dans le Contrôle de L'Alimentation des Plantes Tempérées et Tropicales*. Paris- Techniques et Documentation-Lavoisier, Paris França.
- GOODE, J. E. 1968. The measurement of sap tension in the petioles of apple, raspberry and blackcurrant leaves. *J. Hort.Sci.*, **43**: 231-33.
- & HIGGS, K. H. 1973. Water osmotic and pressure potential relationships in apple leaves. *J. Hort. Sci.*, **48**: 203-15.
- HAAS, R.H. & DODD, J. D. 1972. Water stress patterns in honey mesquite. *Ecology*, **53**: 674-80.
- HELLKVIST, J. ;RICHARDS G.P. & JARVIS P.G. 1974. Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with pressure chamber. *J. Appl.Ecol.*, **11**: 637- 67.
- ILJIN, W.S. 1957. Drought resistance in plants and physiological processes. *Ann. Review of Pl. Physiol.*, **9**: 257-74.
- ITO, A. & FUJIWARA, A. 1967. Function of calcium in the cell wall of rice leaves. *Pl. Cell Physiol.*, **8**: 409-22.
- JONES, M.M. & TURNER, N.C. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Pl. Physiol.*, **61**: 122-26.

- JORDAN, W. R. 1970. Growth of cotton seedlings in relation to maximum daily plant water potential. *Agron. Journal*, **62**: 699-701.
- KAUFMANN, M. R. 1968a. Evaluation of the pressure chamber technique for estimating plant water potential of forest tree species. *Forest Sci.*, **14**: 369-74.
- . 1968b. Evaluation of the pressure chamber method for measurement of water stress in *Citrus*. *Pro. Am. Soc. Hort.Sci.*, **93**: 186-90
- KELLY, R. B., KOHN P. G. & DAINTY, J. 1963. Water relations of *Nitela translucens*. *Trans. Bot. Soc. Edimb.*, **34**: 373-91
- KRAMER, P. J. , KNIPLING, E. B. of MILLER, L. N. 1966. Terminology of Cell - Water Relations. *Science*, **153**: 889-90
- KYRIAKOPOULOS, E. & RICHTER H. 1977. A Comparison of the determination of water status in *Quercus ilex* L.Z. *Pflanzenphysiol.*, **82**: 14-27.
- LARCHER, W. 1986. *Ecofisiologia Vegetal* , São Paulo, Editora Pedagógica e Universitária Ltda, pp. 224-88
- LEVITT, J. 1980. **Responses of Plants to Environmental Stresses** volume II. New York. Academic Press. pp. 25-210
- LUDLOW, M. M. & FLOWER, D. J. 1986. Contribution of osmotic adjustment to the dehydration tolerance of water stressed pigeonpea (*Cajanus cajan* (L.) Millsp.) leaves .*Pl. Cell and Environment*, **9**:33-40.

- OECHEL, W. C.; STRAIN, B. R. & ODENING, W. R. 1972. Photosynthetic rates of a desert shrub, *Larea divaricata* Cav. under field conditions. *Photosynthetica*, **6**: 183-88.
- ORTOLANI, A. A.; PEDRO JUNIOR, M. J.; ALFONSI, R. R.; CAMARGO, M. B. D. & BRUNINI, O. 1983. Aptidão agroclimática para regionalização da heveicultura no Brasil. In: **Seminário Nacional sobre Recomendação de Clones de Seringueira I**, Brasilia DF. EMBRAPA-SUDHEVEA. pp 17-28.
- . 1986. Agroclimatologia e o Cultivo da Seringueira. In: **Simposio sobre a Cultura da Seringueira no Estado de São Paulo I**. Campinas. Fundação Cargill, p.
- OWEN D. B. 1962. **Handbook of Statistical Tables**. New York, addison-Wesley Publishing. Company pp. 63-105
- RASMUSSEN, H. P. 1967. Calcium and strenght of leaves.I Anatomy and histochemistry. *Bot. Gaz.*, **128**: 219-23.
- RITCHIE, G. A. & HINCKLEY, T. M. 1971. Evidence for error in pressure bomb estimates of stem xylem potentials. *Ecology*, **52**: 534-36
- , & ——— 1975. The pressure chamber as an instrument for ecological reserch.. *Advanced in Ecol. Reserch*, **9**: 165-254.

- , & RODEN, J. R. 1985. Comparison between two methods of generating pressure volume curves. *Pl. Cell and Enviroment*, 8: 49-53.
- RICHTER, H.; DUHME, F.; GLATZEL, G.; HINCKLEY, M.T. & KARLIC, H. 1981. Some limitations and applications of the pressure-volume curve technique in ecophysiological research. In: GRACE, J.; FORD, E.D. & JARVIS, P.G., ed. *Plants and their Atmospheric Environment*. Oxford, Blackwell Scientific Publications. p. 263-72.
- ROBERTS, S. W. & KNOERR, K. R. 1977. Components of water potential estimated from xylem pressure measurements in five tree species. *Oecologia*, 28: 191-202
- SHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; BRADSTREET, F. D. & HEMMINGSEN E. A. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148: 339-46.
- ; ———; ———. & ———. 1966. Sap concentrations in halophytes and some other plants. *Pl. Physiol.*, 41: 529-32.
- SINCLAIR, R. & VENABLES, W. N. 1983. An alternative method for analysing pressure-volume curves produced with pressure chamber. *Pl. Cell and Enviroment.*, 6: 211-17.
- SLATYER, R. O & TAYLOR, S. A. 1965. Terminology in plant and soil water relations. *Nature*, 187: 922-24.

- SLATYER, R. O. 1967. *Plant water relations*. London, Academic Press. p. 263-72.
- SNEDECOR, G. W. & COCHRAN, W. G. 1969. *Statistical Methods*. Ames, State University Press. pp. 135-195.
- STEUDLE, E., ZIMMERMANN, U. & LUTGE, U. 1977. Effect of turgor pressure and cell size on the wall elasticity of plant cells. *Pl. Physiol.*, **59**: 285-89.
- TAGAWA, T. & BONNER, J. 1957. Mechanical properties of the *Avena* coleoptile as related to auxin and to ionic interactions. *Pl. Physiol.*, **32**: 207-12.
- TYREE, M. T.; HAMMEL, H. T. 1972. The measurement of turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J. Exp. Bot.*, **74**: 267-82
- TURNER, C. N. & LONG J. M. 1980. Error arising from rapid water loss in the measurement of leaf water potential by pressure chamber technique. *Aust. J. Pl. Physiol.*, **7**: 527-37
- WARING, R. H. & CLEARY, B. D. 1967. Plant moisture stresses: Evaluation by pressure bomb. *Science*, **155**: 1248-54.
- WENKERT, W; LENON, E. R. & SINCLAIR, T. R. 1978. Changes in water potential during the pressure bomb measurement. *Agron. Journal*, **70**: 353-5.

- WEST, D. W. & GAFF, D. F. 1971. An error in the calibration of xylem water potential against leaf water potential. *J. Exp. Bot.*, **22**: 342-46
- WIEBE, H. H.; CAMPBELL, G. S.; GARONER, W. R.; RAWLINGS, S. L.; CARY, J. W. & BROW, R. W. 1971. Measurement of plant and soil water status. UTAH. Aq. Exp. Sta. Bull. p. 484.
- WU, H. I.; SPENCE, R. D.; SHARPE, P. J. H. & GOESCHL, J. D. 1985. Cell wall elasticity: I. A critique of the bulk elastic modulus approach and an analysis using polymer elastic principles. *Pl. cell and Environment*, **8**: 563-70.