

da tese defendida pela candidata Maria
Terezinha Silveira Paulilo e aprovada pelo
comiss. julgadora. Felipe 15/10/91

MARIA TEREZINHA SILVEIRA PAULILO



**Qualea grandiflora Mart.: Crescimento inicial
e crescimento foliar em árvores**

Tese apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade
Estadual de Campinas para a
obtenção do título de Doutor
em Ciências

ORIENTADOR: PROF. DR. GIL MARTINS FELIPPE

Campinas

1991

P285q

14826/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Gil Martins Felipe, do Departamento de Fisiologia Vegetal (UNICAMP) pela orientação, estímulo, amizade e abertura de novos caminhos.

Ao Prof. Dr. John E. Dale, do Departamento de Botânica da Universidade de Edimburgo (RU), pela valiosa colaboração em vários aspectos desse trabalho, e sob cuja supervisão foram realizados os estudos sobre RUBPco e ABA.

Ao Dr. Robert T. Besford, do Instituto de Pesquisa para a Horticultura (Littlehampton - RU), sob cuja supervisão foram realizados os estudos de quantificação de RUBPco.

Ao Prof. Dr. Hilton Silveira Pinto, do Departamento de Fisiologia Vegetal (UNICAMP), pelo auxílio nos cálculos de área foliar.

Ao Prof. Dr. Ladslav Sodek, do Departamento de Fisiologia Vegetal (UNICAMP), pelo auxílio na interpretação de dados e pelas sugestões apresentadas na fase de pré-banca.

À Dr^a Lilian Beatriz Zaidan, do Instituto de Botânica de São Paulo, à Prof^a Dr^a Maria de Fátima Aleixo Pereira e à Prof^a Dr^a Rosely Rocha Sharif, do Departamento de Fisiologia Vegetal (UNICAMP), pelas

sugestões apresentadas na fase de pré-banca.

A Felício Arasaki, Eliana Akie Simabukuro, Regina Sasaki e Silvia Godoy, pelo auxílio na coleta de dados.

A Olinto G. da Rocha Neto, da EMBRAPA, pelas facilidades na utilização de equipamentos.

Aos colegas, professores e funcionários do Departamento de Fisiologia Vegetal (UNICAMP), pela colaboração durante todo o trabalho.

À Estação Experimental de Itirapina da Divisão de Florestas e Estações Experimentais do Instituto Florestal da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, onde foram realizados os estudos de campo.

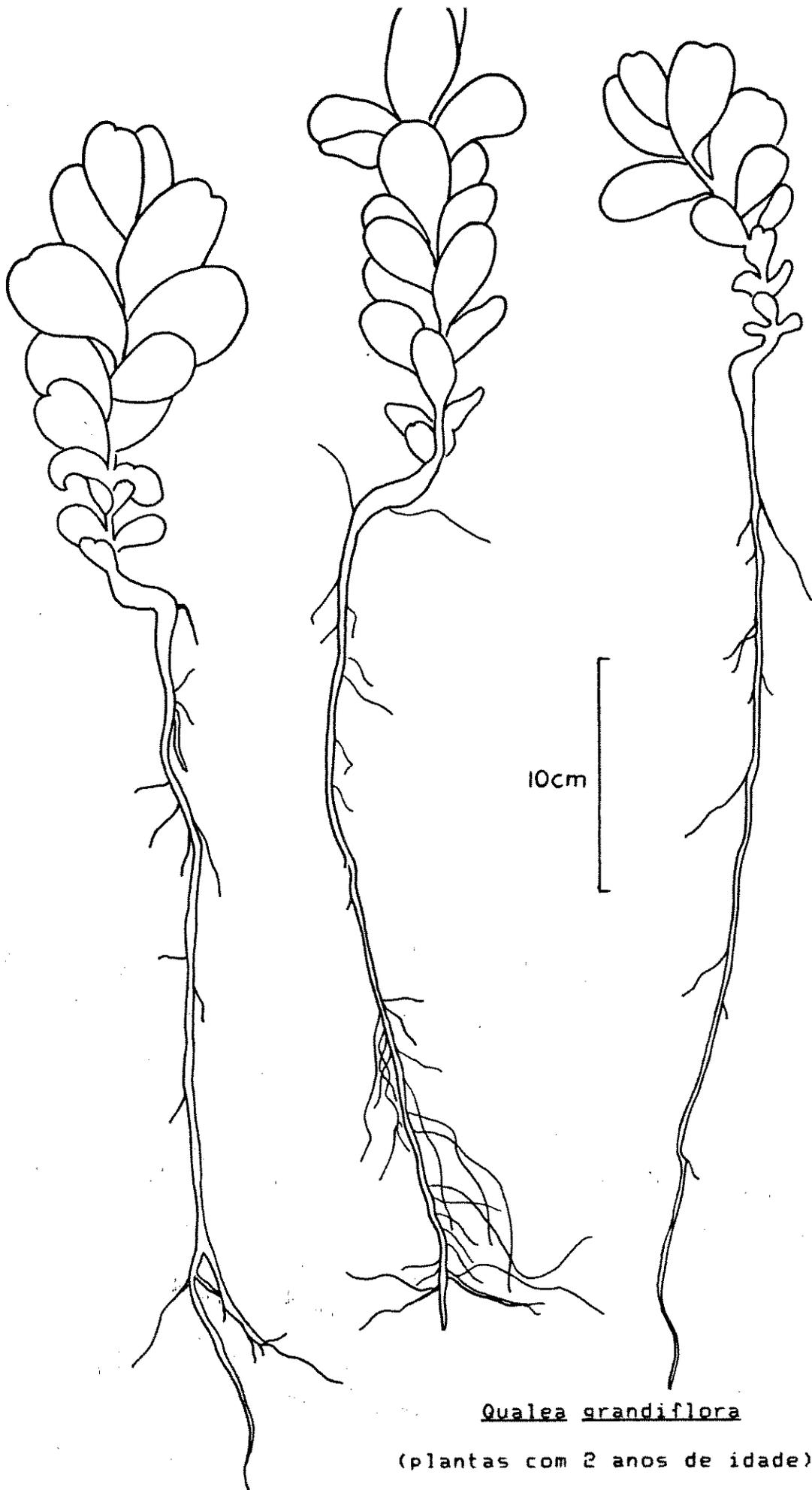
Ao Departamento de Botânica da Universidade de Edimburgo e ao Instituto de Pesquisa para a Horticultura (Littlehampton), onde foi desenvolvida parte deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAMPUS), pela concessão de bolsas de estudo no Brasil e exterior.

A "International Scientific Cooperation EC-Brazil", pela concessão de bolsa de estudo para o trabalho realizado no Departamento de Botânica da Universidade de Edimburgo.

A "The New Phytologist", pela concessão de fundos através da "Transley Bursary" para o trabalho realizado no Instituto de Pesquisa para a Horticultura (Littlehampton).

À Univesidade Federal de Santa Catarina, em especial à Coordenadora de Botânica, pela permissão do afastamento para Doutorado



Qualea grandiflora

(plantas com 2 anos de idade)

ÍNDICE GERAL

INTRODUÇÃO	1
MATERIAL E MÉTODOS	19
1. Material vegetal	19
2. Condições de crescimento	20
3. Número de amostras	23
4. Parâmetros fenométricos	23
5. Análise de crescimento	25
6. Elementos meteorológicos	26
7. Parâmetros fisiológicos	26
8. Análises bioquímicas	27
9. Análises imunológicas	32
10. Análise enzimática	35
11. Análise estatística	38

RESULTADOS	39
1. Crescimento em plântulas	39
1.1. Crescimento inicial em canteiro	39
1.2. Crescimento inicial em casa de vegetação	45
1.3. Crescimento inicial em casa de vegetação: aplicação de solução nutritiva e deficiência hídrica	61
1.4. Crescimento inicial em câmara de crescimento	67
1.5. Comparação dos dados anteriores para crescimento inicial em canteiro, casa de vegetação e câmara de crescimento	76
1.6. Atividade e determinação da RUBPco	82
2. Crescimento de folhas em árvores no cerrado	93
2.1. Comprimento, largura e área foliar	93
2.2. Nível de clorofila	105
2.3. Nível de proteína solúvel	113
2.4. Nível de carboidratos	113
2.5. Nível de ácido abscísico	115
2.6. Nível de nitrogênio	115
DISCUSSÃO	118
1. Crescimento inicial de plântulas	118
2. Crescimento de folhas em árvores	146

APÊNDICE 1	153
APÊNDICE 2	154
APÊNDICE 3	155
APÊNDICE 4	156
APÊNDICE 5	157
RESUMO	158
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	161

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1.	Temperatura e precipitação média da Estação Experimental de Itirapina num período de 10 anos	14
Tabela 2.	Análise química do solo de cerrado utilizado nos experimentos	21
Tabela 3.	Peso de matéria seca de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescida em canteiro (plântula, eixo, cotilédone, raiz e parte aérea)	40
Tabela 4.	Razão entre raiz e parte aérea de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em canteiro, em termos de peso de matéria seca e comprimento	41
Tabela 5.	Peso de matéria seca de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> , crescidas em canteiro (parte aérea, 1 ^o , 2 ^o e 3 ^o pares de folhas e caule)	41
Tabela 6.	Comprimento de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> , crescidas em canteiro (raiz, caule, hipocótilo e epicótilo)	43
Tabela 7.	Área foliar de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> , crescidas em canteiro (total, cotilédones, 1 ^o e 2 ^o pares de folhas)	43
Tabela 8.	Taxa de crescimento relativo (TCR) e taxa de assimilação líquida (TAL) de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em canteiro	44
Tabela 9.	Ganho de peso de matéria seca, área foliar e estimativa da fotossíntese em plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em canteiro	46
Tabela 10.	Número de pares de folhas emergidas até a 55 ^a semana em plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em canteiro	47
Tabela 11.	Medidas de peso de matéria seca de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> , crescidas em casa de vegetação (plântula, eixo, cotilédones, raiz e parte aérea)	48
Tabela 12.	Razão entre raiz e parte aérea de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em casa	

	de vegetação, em termos de peso de matéria seca e comprimento	50
Tabela 13.	Medidas de peso de matéria seca de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em casa de vegetação (parte aérea, 1 ^o e 2 ^o pares de folhas, caule)	51
Tabela 14.	Valores médios para comprimento de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em casa de vegetação (raiz, caule, hipocótilo e epicótilo)	52
Tabela 15.	Medidas de área de cotilédones e folhas de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em casa de vegetação	53
Tabela 16.	Taxa de crescimento realtivo (TCR) e taxa de assimilação líquida (TAL) de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em casa de vegetação	55
Tabela 17.	Ganho de peso seco, área foliar e taxa fotossintética de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em casa de vegetação	55
Tabela 18.	Conteúdo relativo de açúcar solúvel (em termos de peso de matéria seca) em raiz, parte aérea e cotilédones de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em casa de vegetação	58
Tabela 19.	Conteúdo relativo de polissacarídeos solúveis em água em raiz, parte aérea e cotilédones de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em casa de vegetação	59
Tabela 20.	Conteúdo relativo de amido em raiz, parte aérea e cotilédones de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em casa de vegetação	59
Tabela 21.	Razão entre raiz e parte aérea de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em casa de vegetação, em termos de carboidratos e proteínas	60
Tabela 22.	Conteúdo relativo de proteína em raiz, parte aérea e cotilédones e relação carbono:nitrogênio em plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em casa de vegetação	60
Tabela 23.	Peso de matéria seca e razão raiz:parte aérea em plântulas de <u>Q. grandiflora</u> rega-	

	das com água, solução; nutritiva ou deficiência hídrica	62
Tabela 24.	Área foliar de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> , regadas com água (A), solução nutritiva (B), ou submetidas a menor regime de água (C)	64
Tabela 25.	Comprimento de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em casa de vegetação e regadas com água (A), solução nutritiva (B), ou submetidas a menor regime de água (C)	64
Tabela 26.	Taxa de crescimento relativo (TCR) e taxa de assimilação líquida (TAL) de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> regadas com água (A), solução nutritiva (B), ou submetidas a menor regime de água (C)	65
Tabela 27.	Razão de área foliar (RAF); razão de peso foliar RPF); área foliar específica (AFE) taxa fotossintética (Tfs) em plântulas de <u>Q. grandiflora</u> , regadas com água (A), solução nutritiva (B), ou submetidas a menor regime de água (C)	65
Tabela 28.	Peso de matéria seca de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> submetidas à deficiência hídrica de menos 10g de água	69
Tabela 29.	Área foliar e relação raiz:parte aérea (R:PA) de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> submetidas à deficiência hídrica de menos 10g de água	71
Tabela 30.	Potenciais de água (ψ), osmótico (π) e de turgescência (P) em plântulas de <u>Q. grandiflora</u> submetidas à deficiência hídrica de menos 10g de água	72
Tabela 31.	Transpiração e condutância estomática em plântulas de <u>Q. grandiflora</u> submetidas à deficiência hídrica de menos 10g de água	72
Tabela 32.	Quantidade de ácido abscísico (pg/g peso de matéria fresca) encontrada em diferentes diluições de extrato bruto de cotilédones de plântulas <u>Q. grandiflora</u>	75
Tabela 33.	Quantidade de ácido abscísico em plântulas de <u>Q. grandiflora</u> submetidas à deficiência hídrica de menos 10g de água	75

Tabela 34	Conteúdo de nitrogênio e clorofila em cotilédones ou folhas de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas por 7 semanas em câmara de crescimento, submetidas ou não a deficiência hídrica	77
Tabela 35	Peso de matéria seca de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em canteiro (c); casa de vegetação (c.v.) e câmara de crescimento (c.c.) ao final de 9 semanas de crescimento	77
Tabela 36	Área foliar e cotiledonar e razão raiz: parte aérea (R:P.A) de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em canteiro (C); casa de vegetação (c.v.) e câmara de crescimento (c.c.) ao final de 9 semanas de crescimento	79
Tabela 37	Taxa de crescimento relativo de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em canteiro (c); casa de vegetação (c.v.) e câmara de crescimento (c.c.), ao final de 9 semanas de crescimento	79
Tabela 38	Taxa de assimilação líquida (TAL); razão de área foliar (RAF); razão de peso foliar (RPF), área foliar específica (AFE) e taxa fotossintética (TF) de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> crescidas em canteiro (c); casa de vegetação (c.v.) e câmara de crescimento (c.c.) ao final de 9 semanas de crescimento	81
Tabela 39	Atividade de RUBPco em folhas de feijão de uma semana de idade	83
Tabela 40	Atividade de RUBPco em extrato de cotilédones de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> misturado com extrato de folhas de feijão	85
Tabela 41	Atividade de RUBPco em extrato de folhas de feijão maceradas juntamente com cotilédones de plântulas de <u>Q. grandiflora</u>	85
Tabela 42	Atividade de RUBPco em extrato de folhas de feijão macerados juntamente com cotilédones de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> em presença de PVP 40	85
Tabela 43	Atividade de RUBPco em extrato de folhas de feijão maceradas juntamente com folhas de plântulas de <u>Q. grandiflora</u>	86

Tabela 44.	Atividade de RUDPco em extrato de folhas de feijão macerados juntamente com folhas de plântulas de <u>Q. grandiflora</u> em presença de PVP 40	87
Tabela 45.	Número de pares de folhas por ramo, em árvores de <u>Q. grandiflora</u> . Contagens semanais até a 49ª semana. Os ramos marcados com um asterisco tinham folhas com mais de 2cm de comprimento no início das medições; os outros tinham folhas com menos de 2 cm	94
Tabela 46.	Número de pares de folhas novas, por semana, em ramos de árvores de <u>Q. grandiflora</u>	95
Tabela 47.	Pares de folhas (número inicial, máximo e final) semana do aparecimento do último par em 20 ramos de árvores de <u>Q. grandiflora</u>	96
Tabela 48.	Folhas de árvores de <u>Q. grandiflora</u> nas quais foram realizadas as medidas de largura	104
Tabela 49.	Comprimento, largura e área de folhas de árvores de <u>Q. grandiflora</u>	111
Tabela 50.	Teor de clorofila em termos de peso de matéria seca e área foliar e razão área foliar/peso de matéria seca foliar (A/P) de folhas de árvores de <u>Q. grandiflora</u>	112
Tabela 51.	Conteúdo absoluto e relativo de proteínas e de carboidratos de folhas de árvores de <u>Q. grandiflora</u>	114
Tabela 52.	Teor de ácido abscísico (ABA) em folhas do 10 e 20 nós de ramos de plantas adultas de <u>Q. grandiflora</u>	116
Tabela 53.	Teor de nitrogênio e proteína em folhas de ramos de plantas adultas de <u>Q. grandiflora</u>	117
Tabela 54.	Taxa de crescimento relativo (TCR) em espécies herbáceas e arbóreas	135
Tabela 55.	Taxa de crescimento relativo (\overline{TCR}), taxa de assimilação líquida (TAL) e razão de área foliar (RAF) em espécies herbáceas e arbóreas	136
Tabela 56.	Taxa fotossintética (TF) em espécies herbáceas e arbóreas	137

Tabela 57. Conteúdo de nitrogênio em espécies arbóreas de diferentes ambientes	140
Tabela 58. Taxa de transpiração máxima (Tmax) e mínima resistência difusiva (Rmin) em espécies arbóreas de savana e floresta tropical	142

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Conteúdo por plântula de carboidratos e proteína em <i>Q. grandiflora</i> crescida em casa de vegetação	56
Figura 2. Transpiração em cotilédones de plântulas de <i>Q. grandiflora</i> , crescidas por 8 semanas em casa de vegetação	66
Figura 3. Resistência difusiva dos estômatos à água em cotilédones de plântulas de <i>Q. grandiflora</i> , crescidas por 8 semanas em casa de vegetação	68
Figura 4. Quantidade de ABA encontrada através de imunoenensaio em soluções padrão de ABA e em soluções contendo padrão de ABA e extrato de folhas de plântulas de <i>Q. grandiflora</i>	74
Figura 5. Polipeptídeos eletrotransferidos e tratados com anticorpo contra RUBPco	88
Figura 6. Polipeptídeos eletrotransferidos e tratados com anticorpo contra RUDPco	90

Figura 7. Polipeptídeos eletrotransferidos e tratados com anticorpo contra RUBPco	91
Figura 8. Polipeptídeos eletrotransferidos e tratados com anticorpo contra a proteína D ₁ do fotossistema II	92
Figuras 9-28. Comprimento da nervura principal, até a 14 ^a semana de idade, de folhas de árvores de <u>Q. grandiflora</u>	98 a 102
Figura 29. Comprimento médio da nervura principal de folhas de árvores de <u>Q. grandiflora</u>	103
Figuras 30-49. Área foliar, até a 14 ^a semana de idade, de folhas de árvores de <u>Q. grandiflora</u>	106 a 110

INTRODUÇÃO

Cerca de 25% do território brasileiro, a maior parte compreendendo o Planalto Central, é ocupado por uma vegetação onde o estrato herbáceo é único, ou ocasionalmente interrompido por árvores ou arbustos (FERRI, 1983). Essa vegetação é denominada "cerrado" e é considerada como sendo uma vegetação savânica (SARMIENTO *et al.*, 1985). A utilização do termo savana não tem tido uniformidade entre os autores, termo que pode ser utilizado para se referir a uma fisionomia particular, para qualquer tipo de vegetação onde o estrato herbáceo predomina sobre o lenhoso; ou, então, para se referir a um tipo particular de vegetação onde não só a fisionomia é importante, como também a composição florística e o habitat (EITEN, 1982). Entretanto, mais modernamente, a tendência tem sido utilizar o termo savana para caracterizar ecossistemas tropicais ou subtropicais, onde o estrato herbáceo é ocasionalmente interrompido por árvores ou arbustos, o padrão de crescimento das espécies associa-se à sazonalidade de estação seca e chuvosa e onde a ocorrência frequente de fogo tem exercido um papel importante na evolução de muitos aspectos morfológicos e funcionais das espécies (BOULIÈRE & HADLEY, 1983; SARMIENTO, 1984). Para qualquer uma dessas utilizações do termo savana, enquadra-se a vegetação de cerrado (COLE, 1982; EITEN, 1982; COUTINHO, 1982; FERRI, 1983; SARMIENTO, 1984).

O cerrado subdivide-se em duas áreas principais: nuclear, com 1,5 milhão de quilômetros quadrados, abrangendo os estados de Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Goiás, Tocantins, Distrito Federal, oeste

de Minas Gerais, Maranhão, Piauí e Bahia; periférica distribuindo-se pela Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Ceará, noroeste da Bahia, Amazonas, Pará, Roraima, Amapá, Ilha de Marajó, Rondonia, norte de Minas Gerais, São Paulo e Paraná. Esta subárea abrange meio milhão de quilômetros quadrados (REIS, 1971; PARADA & ANDRADE, 1977; FERREI, 1983).

O cerrado é dividido em categorias de acordo com a densidade da vegetação lenhosa: campos limpos, que são campos gramíneos, sem vegetação arbórea; campos sujos, com pequenas árvores esparsas entre a vegetação herbácea; os campos cerrados, com a vegetação arbórea um pouco mais abundante; os cerrados "sensu stricto", com vegetação arbórea densa; e os cerradões, com estrato vegetal arbóreo predominando sobre o estrato gramíneo (GOODLAND, 1971a; COUTINHO, 1990).

A região de cerrado está sob a ação de um clima tropical típico, quente e úmido, com estação chuvosa de verão e invernos secos (REIS, 1971). As temperaturas do solo e do ar são em geral muito elevadas nos períodos secos e de muito sol. A umidade nos dois ou três metros superficiais do solo mostra-se baixa nessa época, por efeito da insolação direta. Abaixo, a umidade mantém-se elevada, mesmo nos períodos secos, por insuficiência de cobertura vegetal verde, que é agente de perda de água por evapotranspiração (CAMARGO, 1971, RANZANI, 1971).

As regiões de cerrado ocorrem a altitudes que variam desde 100 até 1240m (RANZANI, 1971). A pluviosidade varia desde 750 até 2000mm como média anual, estando os períodos mais chuvosos compreendidos entre os meses de janeiro a março, enquanto que os períodos mais

secos compreendem os meses de junho a agosto (PIMENTEL et al., 1977). As temperaturas médias anuais podem variar de 19,9°C (Patos - MG) a 27,5°C (Boa Vista - RO). As temperaturas máximas observadas variam de 26°C (Maranhão) a 44°C (São Paulo). Os cerrados a sudoeste de São Paulo, a altitudes mais moderadas, estão sujeitos a frios ocasionais; os cerrados que ocorrem a altitudes mais altas (restante de São Paulo e sul de Minas), podem experimentar um frio insignificante, enquanto que o remanescente da região de cerrado praticamente não tem frio (REIS, 1971; EITEN, 1977).

A vegetação ocorre sobre solos de diferentes características físicas e morfológicas e de diferentes formações. Na grande maioria dos cerrados, os solos são profundos; alguns poucos possuem solos rasos. Salvo raras exceções, a drenagem é boa, possuindo estes solos baixa capacidade de retenção de água. O pH nos horizontes superficiais encontra-se entre 4 e 5, e nos horizontes mais profundos entre 5 e 6,5. A textura dos solos varia desde areia à argila e o relevo vai de plano, na maioria dos solos de cerrado, a acidentado, em alguns poucos casos. Erosão é apenas observada nos solos pouco profundos, de relevo acidentado (RANZANI, 1971, FREITAS & SILVEIRA, 1977). ALVIM & ARAUJO (1952), analisando o solo, demonstraram que o cerrado está restrito principalmente a solos pobres, enquanto as matas, a solos mais ricos. Outros estudos demonstraram serem os solos de cerrado deficientes em cálcio, fósforo, nitrogênio, enxofre, zinco, molibdenio e boro, apresentando, no entanto, altos teores de alumínio (McLUNG et al., 1958; ARENS, 1963; ALVIM et al., 1968). Esta deficiência mineral associada a altos teores de alumínio estaria ligada à lixiviação e à intemperiza-

ção intensas, principalmente no Planalto Central, onde os solos se encontram entre os mais velhos do mundo (GOODLAND, 1971a).

A vegetação de cerrado ocorre onde, devido ao clima tropical que age sobre a região, seria esperada a ocorrência de floresta decídua (WALTER, 1973, MEDINA, 1982). A explicação para esse fato reside, para muitos autores, nas características do solo e na variação do regime de chuvas (WALTER, 1973; COLE, 1982; EITEN, 1982; SARMIENTO & MONASTÉRIO, 1982). EITEN (1982), utilizando as características do solo e disponibilidade de água explica a ocorrência, numa mesma região, de florestas de galeria, florestas de encosta e cerrado: No fundo dos vales, onde o lençol freático fica mais perto da superfície, a floresta de galeria normalmente está presente, e os cerrados ocorrendo na parte mais alta. Nesse caso, a água, antes que a fertilidade de solo, é a causa da existência de floresta. Entretanto, floresta também ocorre no lado dos vales (florestas de encosta) e parando subitamente no alto do terreno, onde este começa a ser plano e ocupado por vegetação de cerrado. A profundidade da água não é diferente no limite entre a vegetação de cerrado e floresta de encosta. Nesse caso, a existência de floresta e não cerrado reside na fertilidade do solo. As camadas mais superficiais do solo, parte plana do terreno, são as que sofrem maior lixiviação por estarem mais expostas, sendo, assim, de menor fertilidade. As camadas mais profundas sofrem menor grau de lixiviação, sendo, em geral, mais férteis. Quando um vale é cavado na superfície velha, expõe camadas do solo que estavam mais profundas e mais férteis. Essas camadas mais férteis possibilitam a ocorrência de floresta.

O fogo, embora de ocorrência antiga no cerrado e responsável por a um número de adaptações em espécies, especialmente herbáceas (COUTINHO, 1982), não teria sido um fator determinante de tão extensas áreas de vegetação savânica (WALTER, 1973), as quais ocorrem no Brasil desde há cerca de 50 milhões de anos (RATTER *et al.*, 1973). Entretanto a ação do homem, através do corte e da queima da vegetação primária, pode levar à substituição da vegetação de mata pela de cerrado (COLE, 1960; EITEN, 1977, FERRI, 1977). A reconstituição da vegetação em áreas protegidas do cerrado de Emas (SP), levou COUTINHO (1962) e FERRI (1977) a considerarem que provavelmente os cerrados de São Paulo, Paraná e Nordeste teriam sido causados pela ação do homem.

A vegetação que cobre os solos de cerrado apresenta muitas vezes o aspecto de uma vegetação xeromorfa, com as cascas das árvores e arbustos espessas, as folhas grossas, frequentemente revestidas de pêlos, caules de baixo porte, retorcidos e muitas vezes apresentando xilopódio (EITEN, 1977). Entretanto, uma série de dados parece mostrar que esse aspecto xeromorfo não estaria relacionado à deficiência hídrica: as espécies arbóreas de cerrado transpiram livremente durante todo o dia, mesmo nos períodos secos, não havendo restrição de transpiração como ocorre nas plantas adaptadas à seca; as raízes de um grande número de espécies aprofundam-se muito no solo, podendo chegar ao lençol freático, ou atingindo camadas do solo a dez ou mais metros de profundidade, as quais contêm muita água disponível (RAWITSCHER *et al.*, 1943; SCHUBART & RAWITSCHER, 1950; FERRI & COUTINHO, 1950; FERRI & LAMBERTI, 1960). Não sendo o aspecto xeromorfo resultante da escassez de água, ARENS (1958 a,b) formulou a hipótese de que o xeromorfis-

mo poderia ser devido à deficiência nutricional. Nos cerrados, onde a insolação é alta, a taxa de fotossíntese é elevada, levando a um alto teor de carboidratos. Os aspectos xeromorfos seriam devidos a uma superprodução de esclerênquima ligada à ausência de nutrientes minerais essenciais à conversão dos esqueletos carbônicos em outras substâncias necessárias ao crescimento. Segundo vários autores, a carência nutricional desses solos é variável segundo os tipos de cerrado, havendo um gradiente ascendente de fertilidade do campo sujo para o cerradão, concomitantemente com a redução nos teores de alumínio, aumento de pH e matéria orgânica (ASKEW et al., 1970; GOODLAND & POLLARD, 1973; RATTER et al., 1973). GOODLAND (1971a) propôs que as alterações surgidas do campo sujo para o cerradão, tais como as diferenciações fisionômicas, a diminuição da biomassa e do número de espécies arbóreas, a rarefação da cobertura das copas e a modificação da composição florística estariam relacionadas ao aumento de saturação de alumínio. O alumínio no solo, aumentando a acidez, provoca a deficiência nutricional que levaria ao xeromorfismo e à pequena densidade vegetacional, já que as plantas não conseguiriam sobreviver nessas condições de solo. A interferência direta do alumínio sobre a síntese de proteínas poderia explicar o aspecto de raquitismo e de nanismo das árvores de cerrado. Entretanto, valores muito baixos de pH e muito altos de alumínio têm sido encontrados, por exemplo, em solos da Floresta Amazônica (COUTINHO & LAMBERTI, 1971; MARTINS & MATHES, 1978) e na Mata Atlântica (SILVA & LEITÃO FILHO, 1982). COCHRANE & AZEVEDO (1988), em um estudo sobre os cerrados, nem sempre encontraram relação entre o aumento de biomassa e o aumento de fertilidade do solo. Por outro lado, a sobre-

vivência de plântulas no cerrado poderia ser limitada pela baixa umidade do solo na época seca (SCLF, 1989).

As plantas de cerrado, em relação ao alumínio, podem ser divididas em acumuladoras obrigatórias ou facultativas, e em não acumuladoras tolerantes. (GOODLAND, 1971b). As plantas acumuladoras são as que apresentam mais de 100ppm de alumínio na parede celular (Cherny, 1949, in GOODLAND, 1971b) ou as que deixam um resíduo nas cinzas de mais de 2500ppm (Hutchinson, 1943, in GOODLAND, 1971b). Essas plantas retiram os nutrientes do solo juntamente com o alumínio, que é separado, neutralizado e armazenado. As plantas acumuladoras facultativas comportam-se, em algumas situações, como as plantas não acumuladoras tolerantes: elas só passam a acumular o alumínio quando a concentração deste exceder a um certo nível, sendo, por isso, difíceis de serem distinguidas das não acumuladoras tolerantes. Entre as plantas acumuladoras constam as da família Vochysiaceae (Qualea, Vochysia, Salvertia), as Melastomataceae (Miconia), as Rubiaceae (Palicourea, Psychotria e Rudgea), as Theaceae e as Symplocaceae e os gêneros Neea, Roupala, Rapanea, Antonia, e Strychnos. As não acumuladoras tolerantes são plantas que possuem a capacidade de absorver nutrientes em presença do alumínio, sem que este seja absorvido. Este grupo de plantas compreende a maior parte das plantas de cerrado, tais como as Leguminosae, Malpighiaceae, Myrtaceae, Compositae e Dilleniaceae (GOODLAND, 1971b). A concentração de nutrientes encontrada em plantas acumuladoras e não acumuladoras não difere nas folhas de um e outro tipo dessas plantas, sendo que as folhas mais jovens acumulam mais fósforo e potássio, independentemente do nível de alumínio encontrado nas

plantas (HARIDASAN, 1982; MEDEIROS & HARIDASAN, 1985).

De maneira geral, a vegetação é formada por dois grupos de plantas: permanentes, que reúne todas as árvores e muitos arbustos, e efêmeras, que compreende inúmeras plantas herbáceas (FERRI, 1977). As plantas herbáceas só vegetam na época chuvosa e as perenes podem apresentar a parte aérea permanentemente viva ou não, sobrevivendo através de órgãos subterrâneos (FERRI, 1983). Quanto à composição florística, há marcantes diferenças nas várias regiões de cerrado do Brasil. Estudos feitos em Mato Grosso, Minas Gerais e São Paulo mostram que há diferenças e similaridades quanto à vegetação, entretanto a maioria das espécies repetem-se nas várias regiões estudadas (GIBBS *et al.*, 1983). Algumas dissimilaridades com relação à vegetação que deve ser incluída ou não como vegetação de cerrado ocorre, segundo EITEN (1977) devido à área de estudo da vegetação que, dependendo dos autores, ocorre na área principal de cerrado ou também nas áreas de transição entre vegetação de cerrado e outro tipo de vegetação. A flora de cerrado consiste aproximadamente de 800 espécies de árvores e arbustos e um número muito maior de espécies herbáceas e subarbustos (FURLEY & RATTER, 1988). No estudo de HERINGER *et al.* (1977) sobre a vegetação lenhosa do cerrado, os gêneros dominantes são Annona, Aspidosperma, Bombax, Birsonimia, Cassia, Didymopanax, Eugenia, Jacaranda, Machaerium, Qualea, Roupala e Vochysia. As famílias que detêm hegemonia são as das Anacardiaceae, Annonaceae, Apocinaceae, Bombacaceae, Bignoniaceae, Caryocaraceae, Connaraceae, Dilleniaceae, Erythroxylaceae, Guttiferae, Leguminosae, Malpighiaceae, Melastomataceae, Myrtaceae, Ochnaceae e Rubiaceae. Esta flora pode ser considerada como

formada por cerca de 42% de espécies peculiares, provenientes dos cerradões, e 50% de espécies acessórias, oriundas de outras formações vegetais. As espécies acessórias originam-se da Floresta Amazônica, da Floresta Atlântica, do campo limpo e das florestas mesófilas centrais. As espécies peculiares encontradas no cerradão vêm de espécies amazônicas e atlânticas, principalmente através de estreita vicariância. As entidades peculiares do cerradão são fortemente marcadas por suas características organográficas, revelando adaptações morfológicas que as distinguem das vicariantes silvestres. Apresentam, em geral, ramos mais abertos, menor altura, ramificação mais baixa, folhas maiores e mais espessas, mais pilosas e obtusas, flores e frutos de maior tamanho, casca do tronco mais grossa e comumente suberosa (RIZZINI, 1971). Com relação à vegetação efêmera, FERRI (1983), assinalou representantes de famílias como , Cochlospermaceae, Compositae, Gramineae e Leguminosae, Sapindaceae. Entre as espécies de Pteridófitas encontram-se Anemia flexuosa, A. raddiana, Adiantum serratodentatum, Doryopteris concolor, Polypodium hirsutissimum, P. latipes, P. pleopeltifolium, P. polypodioides e P. synamulosum (CITEN, 1971; ESTEVES & FELIPPE, 1985).

Alguns trabalhos sobre espécies arbóreas de cerrado têm apontado para o lento crescimento dessas espécies (RIZZINI, 1965; MCELHEN, 1975), embora não existam muitos dados sobre a quantificação desse crescimento. Muitos trabalhos que estudaram o crescimento em plantas arbóreas de cerrado, o estudaram em termos comparativos entre raiz e parte aérea. Esses trabalhos mostraram o lento crescimento da parte aérea em relação à raiz (RIZZINI, 1965; POGGIANI, 1971; LABOURIAU, 1973; ARASAKI & FELIPPE, 1990).

Alguns estudos quantitativos foram feitos para plântulas de Kielmeyera coriacea (SELF, 1989) e Qualea grandiflora (FELIPPE & DALE, 1990) em condição de câmara de crescimento e para plântulas de Kielmeyera coriacea (ARASAKI, 1988) e Qualea cordata (GODOY, 1991) em condições de campo e casa de vegetação. Esses trabalhos mostraram, respectivamente, baixas taxas de crescimento relativo e baixas taxas fotossintéticas. Para plantas adultas, crescendo em seu habitat natural, a atividade fotossintética medida mostrou valores ora baixos, como em Curatella exasperma (JOHNSON et al., 1983) e Caryocar brasiliense (PEIREIRA NETTO & HAY, 1986), ora altos como em Didymopanax macrocarpa (JOHNSON et al., 1983) e Byrsonima crassiflora (MEDINA, 1982).

O maior crescimento da raiz em relação à parte aérea tem sido atribuído à escassez nutricional do solo. BELTRÃO (1963) e POGGIANI (1971) consideram que, em solo de cerrado, a ausência de zinco para a síntese do triptofano, precursor do ácido indol acético, levaria a uma menor concentração desse hormônio, o qual em doses menores inibe o crescimento do caule e promove o da raiz. Outros autores, para outros ambientes, também encontraram maior crescimento da raiz em relação à parte aérea com diminuição da fertilidade do solo (Minguzzi & Vergano, 1953 in ARENS, 1963; WILSON, 1988).

Para o baixo crescimento e baixas taxas fotossintéticas em plantas de cerrado, várias causas são apontadas. MEDINA (1982) ressaltou que o aspecto escleromorfo das folhas das espécies de cerrado pode resultar numa baixa capacidade fotossintética, com conseqüente menor crescimento, devido a alta resistência do mesófilo à transferência de dióxido de carbono. A deficiência nutricional em solos de cerrado tam-

bém poderia levar a uma menor atividade fotossintética, pelo fato dos nutrientes participarem tanto da composição de substâncias como da ativação de enzimas que têm ação direta na fotossíntese (SALISBURY & ROSS, 1978). O teor de clorofila, o teor e atividade da enzima de carboxilação, a Ribulose bifosfato carboxilase -oxigenase, são alguns dos fatores que são fortemente correlacionados com atividade fotossintética e que poderiam ser deficitários em solos menos férteis (MOONEY, 1972; HESKETH, 1983). Também há uma alta correlação entre atividade fotossintética e teor de nitrogênio, não explicável pela simples participação de nitrogênio na composição de compostos relacionados com a fotossíntese (FIELD & MOONEY, 1986). Além disso, a deficiência nutricional, principalmente de nitrogênio e fósforo, pode levar a uma deficiência no aproveitamento do carbono fixado, por falta de enzimas ou compostos ricos em energia, levando ao acúmulo de carboidratos, que acaba inibindo a fixação de carbono (ROBINSON & WALKER, 1981). Baixa atividade fotossintética também pode estar correlacionada ao sistema de captação de luz e transformações fotoquímicas que ocorrem na membrana dos cloroplastos. Algumas plantas submetidas à alta irradiação, sob concentração de dióxido de carbono não muito alta, podem reduzir sua eficiência fotossintética por danos ocorridos no centro de reação das transformações fotoquímicas, mais especificamente, na proteína D₁ do fotossistema II (BESFORD, 1989). O tamanho e a produção de área foliar também podem ser responsáveis pelo baixo crescimento e baixas taxas fotossintéticas. Esse foi o caso apontado por JARVIS & JARVIS (1974) para justificar o baixo crescimento e baixas taxas fotossintéticas em Picea abies, Fraxinus sylvatica e Pinus sylvestris. O tamanho e

produção de área fotossintetizante podem sofrer considerável restrição devido à deficiência nutricional ou deficiência hídrica. GALLAGHER (1985) associou o aumento na velocidade de emergência de folhas a um aumento da nutrição mineral, enquanto MARC & PALMER (1988) encontraram que pequenos decréscimos no potencial de água, mesmo que não causem seca visível, podem inibir a iniciação foliar e o número final de folhas. LEVITT (1980) e TERRY et al. (1988) assinalam que o crescimento das folhas em extensão é um dos primeiros processos afetados pela deficiência hídrica. A diminuição de área foliar sob deficiência hídrica é atribuída à diminuição do potencial de turgescência, o qual gera a força mecânica para o alongamento celular (LEVITT, 1980). Entretanto, a capacidade de expansão foliar é também dada por propriedades da parede celular, como o coeficiente de extensibilidade da parede e pela força mecânica mínima aplicada à parede para que ocorra o alongamento celular (VAN VOLKENBURGH & CLELAND, 1984). SMITH & DALE (1988) sugeriram que as propriedades de extensibilidade da parede celular poderiam ser alteradas pelo aumento da concentração de ácido abscísico que ocorre durante a deficiência hídrica. Outro efeito bastante conhecido do ácido abscísico durante a deficiência hídrica é sua ação sobre o fechamento estomático, afetando indiretamente a fotossíntese (LEVITT, 1980).

O cerrado de Itirapina

A Estação Experimental de Itirapina, uma das unidades da Divisão de Florestas e Estações Experimentais do Instituto Florestal da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, localiza-se a 22°15' de latitude Sul e 47°49' de longitude Oeste (Veiga, in GIANOTTI, 1986).

Está situada a uma altitude de 760m e pertence, em sua maior parte, ao município de Itirapina (SP), sendo que há aproximadamente uma área de 1200 hectares localizada no município de Brotas (SP). A Seção de Inventário e Manejo Florestal do Instituto Florestal aponta um total de 6580 hectares como área da Estação Experimental de Itirapina. Desse total de hectares, 2048,50 são ocupados por reflorestamento, sendo quase todo o restante coberto por vegetação natural, em sua maior parte representada por cerrado em todas as suas formas fisionômicas: campos limpos, campos sujos, campos cerrados, cerrados "sensu stricto" e cerradões. Há também banhados e matas ciliares ao longo dos cursos de água (GIANOTTI, 1986).

O clima da Estação é tropical de altitude, com inverno seco e verão quente e chuvoso (Veiga, in GIANOTTI, 1986). A temperatura média anual registrada é de 19,7°C, sendo que no mês de fevereiro ocorre a temperatura média mais elevada, 22,3°C, e em julho, a média mais baixa, 16,2°C, conforme a tabela 1. O regime pluviométrico do local apresenta uma precipitação média anual de 1425mm, com duas estações bem distintas: uma chuvosa, estendendo-se de outubro a março, com

TABELA 1- Temperatura e precipitação média da Estação Experimental de Itirapina num período de 10 anos- 1958/1968 (GI- ANOTTI, 1986).

	Temperatura média °C	Precipitação média mm
janeiro	22,2	266
fevereiro	22,3	262
março	21,5	131
abril	20,1	55
maio	17,7	57
junho	16,4	34
julho	16,2	16
agosto	17,5	19
setembro	19,5	45
outubro	20,5	161
novembro	21,3	151
dezembro	21,8	228
	19,7(média anual)	1425(total anual médio)

1199mm de chuvas, representando 04,14% da precipitação ocorrente durante o ano; e uma mais seca, de abril a setembro, com apenas 226mm de chuvas, representando 15,86% da precipitação anual (GIANOTTI, 1986).

O solo é do tipo latossol vermelho amarelo fase arenosa (OLIVEIRA - SOUZA, 1977). O pH varia de 4,1 a 5,4, sendo esse solo fortemente ácido a medianamente ácido. Ocorre um aumento de pH à medida que aumenta a profundidade (GIANOTTI, 1986).

Um estudo nutricional do solo até uma profundidade de feito por GIANOTTI (1986), indicou que os teores de carbono orgânico variam de médio a alto na camada superficial (0,60% a 2,22%) e de baixo a médio nas mais profundas (0,27% a 1,38%). Os teores de fósforo apresentam-se baixos em todo o perfil da camada analisada, variando de 0,007 a 0,05mEq/100mg de terra e estes valores diminuíram à medida que se atingiram maiores profundidades. Para o potássio, os teores variam de baixo a médio na camada superficial (0,4 a 0,16 mEq/100mg de terra) e se mantêm baixos nas camadas mais profundas, ocorrendo também um decréscimo no teor de potássio com a profundidade. Quanto aos teores de cálcio e magnésio, eles se mostraram baixos em todo o perfil estudado, diminuindo com a profundidade. Os teores de alumínio foram superiores a 0,50 mEq/100mg de terra em 76% das amostras analisadas, sendo este nível considerado tóxico. As concentrações de hidrogênio trocável diminuíram com a profundidade, variando de média a alta (2,5 meq/100mg de terra a 9,76 mEq/100 mg de terra).

Um levantamento da composição florística (GIANOTTI, 1986) revelou que o total de espécies identificadas (118) pertencem a 87 gêneros e 46 famílias. As espécies que determinaram a definição fisio-

nômica, devido ao seu porte elevado, sua alta densidade, ou a conjugação desses dois fatores foram: Dalbergia miscolobium, Guapira noxia, Myrcia lingua, Myrcia pallens, Rapanea umbelata e Vochysia tucanorum.

Qualea grandiflora Mart.

Esta espécie, que também é conhecida pelo nome popular de pau-terra, tem hábito arbóreo-arbustivo, casca espessa, folhas opostas cruzadas, coriáceas, flores em inflorescências terminais ou axilares arranjadas em ráceros ou panículas, frutos capsulares que liberam as sementes aladas por três fendas longitudinais (FERRI, 1969). É característica das regiões de cerrado, podendo ser encontrada tanto em solos mais ricos, o cerradão, ou menos férteis, o cerrado "sensu stricto" (RATTER *et al.*, 1977). São árvores decíduas, perdendo as folhas uma vez por ano. A brotação ocorre no início da estação chuvosa (setembro e outubro), a floração na estação chuvosa (setembro a fevereiro) e a maturação dos frutos no final da estação seca (setembro), podendo não haver coincidências nesses períodos em outros estudos realizados (BARBOSA, 1983). A espécie encontra-se entre as acumuladoras de alumínio, podendo ser observado cerca de 5g de Al/kg de folha (HARIDASAN, 1982). Os frutos produzem sementes claras e escuras. As sementes escuras, cerca de 80% da produção, não são viáveis, sendo desconhecida a razão da produção dessas sementes. As claras, viáveis, apresentam baixa germinação. Quando o tegumento é retirado, entretanto, a germinação é bastante rápida, havendo cerca de 90% de germinação no espaço de 12

dias (FELIPPE, 1990).

Objetivos

Embora a região de cerrados represente uma vasta parcela do território nacional e sua vegetação guarde grande diversidade biológica, pouco é sabido a respeito da fisiologia das espécies que formam esse tipo de vegetação.

Em relação às espécies arbóreas ou arbustivas, pouco se sabe a respeito do desempenho dessas plantas em resposta à sazonalidade do regime de água e à pobreza nutricional do solo.

Um dos objetivos desse trabalho foi o de obter dados tanto sobre o crescimento inicial de uma espécie lenhosa típica de cerrado, como sobre alguns parâmetros que poderiam estar relacionados com o crescimento apresentado pela espécie.

O crescimento foi analisado em plântulas durante os 6 primeiros meses. Para isso foram realizados dois experimentos: um, de longa duração, em ambiente e solo de cerrado, com coletas mais espaçadas, para acompanhar o desenvolvimento da plântula até o 6º mês; e outro, de curta duração, em casa de vegetação e solo de cerrado, com coletas mais próximas, para acompanhar as primeiras semanas de desenvolvimento. Para verificação de alguns parâmetros relacionados ao crescimento, foi utilizado o Departamento de Botânica da Universidade de Edinburgh (Escócia), sendo lá as plântulas crescidas em câmaras de crescimento, tendo como substrato areia irrigada com solução nutriti-

va.

Os parâmetros analisados que poderiam se relacionar com o crescimento apresentado pela espécie, discutidos antes na introdução desse trabalho, foram:

1. a disponibilidade de água
2. a fertilidade do solo
3. a resistência das folhas às trocas gasosas
4. a atividade e o teor da enzima de carboxilação, Ribulose bifosfato carboxilase-oxigenase
5. os teores de nitrogênio e clorofila
6. o teor da proteína D_1 , responsável pelas reações de conversão de energia luminosa em energia química
7. o envolvimento do ácido abscísico
8. o teor e a distribuição de carboidratos e proteínas com o decorrer do crescimento.

Outro objetivo foi o de analisar o desenvolvimento de folhas em árvores estabelecidas no cerrado, em termos de emergência, crescimento, duração; bem como alguns parâmetros como teores de clorofila, nitrogênio, carboidratos, proteínas e ácido abscísico, relacionando esses dados tanto com aqueles obtidos para plântulas e como também com as características do ambiente de cerrado

MATERIAL E MÉTODOS

1. Material vegetal

O material de estudo é Qualea grandiflora Mart. O material de referência está depositado no herbário da UNICAMP: M.T.S. Paulilo, nº 1054; UEC 50639.

Em experimentos com enzimas, também foram utilizados outros vegetais, como Phaseolus vulgaris L. (1 a 3 semanas de idade), Schefflera arboricola Hayata (planta adulta), Arabidopsis thaliana Schur (3 semanas) e Prunus avium L. (1º ano).

As plântulas de Q. grandiflora foram obtidas através da germinação de sementes coletadas no município de Itirapina, SP, em agosto de 1988, e em Brasília, DF, em agosto de 1990.

As árvores utilizadas, para o estudo de campo, foram aquelas localizadas em um trecho de cerrado existente ao longo do km 216 da rodovia Washington Luiz, também no município de Itirapina. Foram marcadas, ao acaso, cinco árvores de Q. grandiflora. Em cada árvore foram marcados, também ao acaso, cinco ramos, à altura máxima de dois metros do solo, para facilidade de observação. Dos 25 ramos marcados, apenas 20 se desenvolveram, sendo que houve desenvolvimento dos 5 ramos marcados de três árvores, de apenas 4 ramos marcados de uma árvore, e de apenas 1 ramo marcado de uma árvore. Nesses ramos marcados foram analisados a emergência e o crescimento de folhas de outubro de 1988 (mês 1) a agosto de 1989 (mês 11).

2. Condições de crescimento

Para os experimentos em canteiro no cerrado, casa de vegetação e câmara de crescimento, sementes de *O. grandiflora* foram colocadas por cinco minutos em ácido sulfúrico concentrado e posteriormente lavadas por 24 horas em água corrente. Após esse período, a casca das sementes foi retirada. As sementes nuas foram postas em bandejas plásticas, ou placas de Petri, recobertas com duas folhas de papel de filtro umedecidas em solução de micostatin em concentração de 60 unidades/ml. As bandejas, ou placas, foram colocadas em câmaras FORMA mantidas a 25°C e luz fluorescente branca constante, por um período de 10 dias (experimentos em canteiro e em casa de vegetação), ou por 7 dias em câmaras de crescimento com 12h de luz, a temperaturas diurna de 30°C e noturna de 26°C. As plântulas com 10 dias de idade foram plantadas em sacos plásticos contendo solo de cerrado de Itirapina (tabela 2) e postas para crescer em casa de vegetação (Universidade Estadual de Campinas) ou em canteiros localizados na Estação Experimental do Instituto Florestal de Itirapina. Nos primeiros 15 dias as plântulas foram cobertas com sacos de estopa, mantidos a uma altura de 15cm acima do topo dos sacos plásticos, sendo a insolação abrandada em cerca de 90%. Para os experimentos em casa de vegetação, as plântulas foram plantadas em sacos plásticos de 20cm de altura por 5cm de largura, perfurados na base. Os sacos plásticos, contendo uma plântula cada, foram mantidos em recipientes contendo 50ml de água destilada ou solução de Hoagland (HOAGLAND & ARNON, 1938) diluída pela metade para manutenção da umidade do solo. Em experimentos onde era necessário um

TABELA 2 - Análise química do solo de cerrado utilizado nos experimentos.

Análise realizada no Instituto Campineiro de análise do solo e adubo.

pH		%		ppm	
CaCl ₂	água	Carbono	P	P res.	
4,0	4,7	0,8	3,0	12,0	

mEq/1000ml TFSA

K	Ca	Mg	Al	H	S	CTC	V %
0,03	0,3	0,1	0,7	1,7	0,43	2,83	15,1

TFSA: terra fina seca ao ar; CTC: capacidade de troca catiônica;

S: soma de bases; V%: saturação de bases

menor regime de hidratação, as plântulas foram plantadas em sacos plásticos com solo de cerrado em capacidade de campo, sendo irrigadas a cada 10 dias com 5ml de água. O experimento em casa de vegetação utilizado para comparação com o experimento em canteiro teve a duração de 10 semanas, de novembro de 1988 a janeiro de 1989, sendo as plântulas regadas apenas com água destilada. A duração do experimento em canteiro, realizado na Estação Experimental, foi de janeiro a dezembro de 1989. Nos experimentos em canteiro, as plântulas foram colocadas em sacos plásticos de 40cm de altura por 15cm de largura. Cada saco recebeu uma plântula. A irrigação foi feita diariamente com água. As plântulas foram mantidas sob sombrite, recebendo insolação com um corte de 50%. Um experimento adicional em canteiro teve a duração de novembro de 1988 a dezembro de 1989 (55 semanas).

Nos experimentos realizados sob condições controladas, nas câmaras de crescimento do Departamento de Botânica, da Universidade de Edinburgh, plântulas com 7 dias de idade, foram transferidas para sacos plásticos de 25cm de altura por 4cm de largura, perfurados na base, contendo areia lavada, umedecida com solução de Hoagland diluída 5 vezes. As plântulas eram regadas diariamente. As condições das câmaras de crescimento são dadas a seguir. A densidade de fluxo de fótons foi de $260 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, a temperatura noturna foi de 26°C e a diurna de 30°C. O ciclo de luz foi de 12 horas de fotoperíodo e 12 horas de nictoperíodo. A umidade relativa não foi controlada e flutuou entre 30% e 50%. Durante os primeiros 15 dias as plântulas foram recobertas com sacos plásticos transparentes para evitar ressecamento. Nos experimentos de deficiência hídrica, realizados em câmaras de crescimento, os

sacos plásticos foram perfurados da base até cerca da metade, para aumentar a evaporação de água na região mais baixa dos sacos. Os sacos com areia umedecida foram pesados no dia da montagem e somente irrigados novamente quando perdiam 8 ou 10g de peso (água), o que correspondia a 25% e 35% do peso total e 32% e 40% do conteúdo de água.

3. Número de amostras

O número de plântulas utilizado para as diversas análises, a não ser que especificado de outra maneira, foi 5 para os experimentos conduzidos em canteiro e casa de vegetação; e 10 para os experimentos conduzidos em câmara de crescimento.

4. Parâmetros fenométricos

A área foliar de plântulas foi obtida através da comparação do peso do contorno das folhas desenhadas em papel sulfite com o peso de áreas conhecidas do mesmo papel. A área foliar considerada foi referente aos pares de folhas ou ao par de cotilédones. A determinação da área foliar em plantas adultas é explicada a seguir. De uma amostragem de 100 folhas de várias idades, tomadas ao acaso, foram tiradas medidas de comprimento da nervura principal e da maior largura da lâmina foliar; foi calculado o produto dessas duas medidas e calculada a área foliar. Isso foi feito para a determinação de um modelo matemático que se adequasse à determinação da área foliar quando não fosse possível o destacamento da folha para fazer o molde. Para isso foram

correlacionados o comprimento da nervura principal com área foliar; a maior largura da folha com área foliar; e o produto do comprimento da nervura principal pela maior largura da folha com a área foliar. Os resultados mostraram que houve alta correlação entre os três parâmetros analisados e a área foliar nos vários modelos matemáticos testados. Os coeficientes de correlação entre largura e área, nos vários modelos testados, foi maior que aqueles encontrados para a correlação entre comprimento e área, entretanto o parâmetro que apresentou coeficientes de correlação mais altos com área foliar foi o produto do comprimento da nervura principal pela maior largura da folha. Esse parâmetro foi então escolhido para determinação da área foliar. O modelo matemático escolhido foi o que apresentou uma equação mais simples para cálculos, aliado a um alto coeficiente de correlação:

$Y = 1,2077 \times X^{1,0227}$, onde Y é o produto do comprimento da nervura principal pela maior largura e X é a área foliar a ser determinada.

As medidas de comprimento e largura foram feitas com auxílio de régua graduada em milímetros. O comprimento e a maior largura das folhas foram feitas sem a remoção destas das árvores.

O peso da matéria seca foi obtido utilizando-se balança analítica Sartorius, após a secagem do material por 48h em estufa a 80°C, ou por 16 horas em liofilizador. Foi utilizada a secagem em liofilizador por permitir que o mesmo material utilizado para as medidas de peso de matéria seca fosse utilizado para dosagens bioquímicas. Experimentos prévios (não mostrados neste trabalho) demonstraram que a diferença de

secagem feita através de liofilizador ou estufa, não chegou a produzir 1,5% de diferença no peso do material seco.

5. Análise de crescimento

Os dados obtidos através das medidas dos parâmetros fenomêtricos foram utilizados para a análise de crescimento.

As plântulas foram separadas em raiz, cotilédones, caule e folhas. O termo parte aérea engloba apenas o caule e as folhas. O termo eixo embrinário engloba a raiz, caule e folhas.

A taxa média de crescimento relativo (TCR) foi calculada pela equação $TCR = \ln(P_2 - P_1)/t_2 - t_1$; a taxa média de assimilação líquida (TAL), pela equação $TAL = \ln A_2 - \ln A_1 / A_2 - A_1 \times P_2 - P_1 / t_2 - t_1$; a razão de área foliar (RAF), pela equação $(A_2 - A_1) \times (\ln P_2 - \ln P_1) / (P_2 - P_1) \times (\ln A_2 - \ln A_1)$; a razão de peso foliar (RPF), pela equação P/P_{total} ; e a área foliar específica (AFE), pela equação A/P_{total} (WILLIAMS, 1946) onde: P representa o peso, t, o tempo, A representa a área foliar.

A fotossíntese estimada (FE) foi calculada pela fórmula $FE = (P_2 - P_1) \times 2 / (T_2 - T_1) \times (A_2 - A_1) \times H$, onde P é o peso, T, o tempo, A, a área foliar, K é o fator de conversão de quantidade matéria seca em quantidade de gás carbônico absorvido e equivale a 1,65 (SALISBURY & ROSS, 1978), e H é o fotoperíodo, considerado para os cálculos, foi de 12 horas, que seria aproximadamente o valor médio para Itirapina e Campinas (ARASAKI, 1988)

6. Elementos meteorológicos

A radiação solar foi medida através de data Logger Li 1000.

7. Parâmetros fisiológicos

A transpiração, condutância e resistência estomática foram medidas através de porômetro Steady State , modelo LI 1600 - LICOR.

Os potenciais de água, osmótico e de turgescência foram medidos segundo MILLIGAN & DALE (1988).

O potencial de água da parte aérea das plântulas foi medido usando câmara de pressão. Os caules das plântulas foram cortados abaixo dos cotilédones e colocados na câmara, a qual foi submetida à pressão crescente até a seiva exudar pela superfície cortada do caule. A região cortada do caule foi iluminada por um sistema de fibra ótica (NACHET EF 50s) e vista sob um microscópio binocular.

O potencial osmótico da seiva foi medido por osmômetro WESCOR modelo 5100C. As mesmas folhas utilizadas para medidas do potencial de água foram congeladas e espremidas em seringa para obtenção da seiva.

O potencial de turgescência foi obtido pela diferença entre o potencial de água e o osmótico.

B. Análises bioquímicas

Dosagem de clorofila

Para a extração e dosagem de clorofila, foram retiradas três folhas, do primeiro e segundo nós, de cada uma das cinco árvores marcadas. De cada folha, recém coletada ou armazenada por 24h a 4°C, foram retirados três discos, da região basal, mediana ou apical. Os discos foram colocados em frascos escuros contendo 5ml de solução acetônica a 80%. Os frascos, fechados, foram mantidos a 4°C por 24, 48 ou 72h em alguns experimentos. Após esse tempo foi feita a leitura da absorbância da solução acetônica a 645nm e 663nm (ARNON, 1949). Outros 5ml de solução acetônica a 80% foram colocados sobre os discos de folhas, voltando o sistema por mais 24h a 4°C. Foi feita nova leitura da absorbância da solução acetônica. Após esses experimentos prévios, como norma, os discos foram mantidos em solução acetônica apenas por 48h, pois após esse período não foram mais retiradas quantidades significativas de clorofila. Os experimentos prévios também demonstraram não haver diferença no teor de clorofila nas várias partes da folha, sendo, então, nos experimentos seguintes, os discos retirados de qualquer parte da lâmina foliar, evitando-se, naturalmente, a nervura principal. Após a extração, os discos foram postos para secar por 48h a 80°C, e os seus pesos medidos após esse período. O teor de clorofila foi, então, calculado pela equação de ARNON (1949):

$$C = \frac{(20.2 \times DO_{645} + 8.02 \times DO_{663}) \times \text{volume extrato}}{\text{peso seco do tecido} \times 1000\text{ml}}$$

C representa a concentração de clorofila e DO, a absorvância.

Para plântulas, discos de folhas ou cotilédones foram colocados por 48h em solução acetônica, seguindo-se o mesmo procedimento descrito acima.

Dosagem de proteína

Para a extração e dosagem de proteínas solúveis, três amostras de 50mg de pó de folhas liofilizadas (para material retirado de árvores) ou órgãos liofilizados de 5 plântulas foram utilizados. As amostras foram maceradas em graal com 5ml de hidróxido de sódio (NaOH) 0,1M. O macerado foi colocado em tubo de ensaio e centrifugado por 10 minutos a 83g. O sobrenadante foi reservado e o resíduo extraído mais duas vezes com 5ml de NaOH 0,1M. Os sobrenadantes foram juntados, sendo, então, retiradas três alíquotas de 0,1ml, às quais foram adicionados 5ml de reagente de Coomassie, e a absorvância a 595nm lida após 2 minutos (BRADFORD, 1976). O reagente foi preparado dissolvendo-se 100mg de Coomassie Brilliant Blue G 250 (SIGMA) em 50ml de etanol 50%. A esta solução foram acrescentados 100ml de ácido ortofosfórico 85%, completando-se o volume final para um litro com água destilada. Através de uma curva padrão de albumina de soro bovino (BSA), em concentrações de 20 a 100 μ g/0,1ml, calculou-se a quantidade de proteína solúvel encontrada nas amostras.

Dosagem de carboidratos

Para a extração e dosagem de açúcares solúveis, polissacarídeos solúveis em água (PSA) e amido, três amostras de 50mg de pó de folhas liofilizadas (para material retirado de árvores) ou órgãos liofilizados de 5 plântulas foram macerados em graal, juntamente com 0ml de metanol:clorofórmio:água (MCW) na proporção de 12:5:3, segundo método de SHANON (1968). O extrato obtido foi centrifugado por 10 minutos a 830g. O sobrenadante foi reservado e o resíduo extraído mais duas vezes com 7ml de MCW, centrifugando-se a cada extração. Os resíduos foram guardados para outras extrações. Do sobrenadante reunido foram retiradas alíquotas de 4ml, colocadas em tubos de centrifugação e adicionados 1,5ml de água e 1ml de clorofórmio, segundo BIELESKI & TURNER (1966). Procedeu-se a seguir à centrifugação por 10 minutos a 87g, retirando-se 1ml do sobrenadante para dosagem de açúcares solúveis. O resíduo, guardado anteriormente, foi extraído três vezes com 8ml de etanol 10% (SHANON, 1968). A cada extração as amostras foram centrifugadas por 10 minutos a 83g. O sobrenadante foi utilizado para dosagem de polissacarídeos solúveis em água e o resíduo foi guardado para extração do amido. O amido foi extraído utilizando-se ácido perclórico a 30% (YEMM & WILLIS, 1954), fazendo-se três extrações utilizando-se 4ml de ácido perclórico em cada uma. Açúcares solúveis foram dosados das frações MCW, etanol e ácido perclórico, utilizando-se o reagente de antrona (McCREADY *et al.*, 1950). Alíquotas de 1ml das diversas frações foram adicionadas a 2ml de reagente de antrona (200mg de antrona da SIGMA em 100ml de ácido sulfúrico 95%). A mistura foi

imediatamente agitado e aquecido em banho-maria a 100°C por 5 minutos.

A absorbância dessa solução foi lida a 620nm. O teor de açúcar solúvel foi calculado em comparação à absorbância a 620nm de soluções-padrão de glicose em concentrações de 20 a 100ug/ml. Para o cálculo do teor de amido, os valores encontrados foram multiplicados por 0,9, segundo McCREADY et al. (1950).

Dosagem de nitrogênio

O teor de nitrogênio foi medido por método micro kjedahl (UMBREIT et al., 1957). Cotilédones ou folhas de 5 plântulas foram secos a 80°C por 4 horas e macerados separadamente em graal. Cincoenta miligramas de cada amostra foram colocadas em tubos de ensaio de 1x18cm. A cada tubo foi adicionado 1ml de ácido sulfúrico (H_2SO_4) 2N tendo 0,2g/l de sulfato de cobre ($CuSO_4$) e selenato de sódio (Na_2SeO_3). Os tubos foram cobertos com bolas de vidro e colocados para digestão por 12h em digestor, a uma temperatura de 115°C. Após a digestão foram adicionados, pela ordem, a cada tubo: 2ml de reagente (4g de iodeto de potássio - KI -, 4g de iodeto de mercúrio - HgI_2 - e 1,75g de goma Gatti em 1 litro de água destilada) e 3ml de hidróxido de sódio (NaOH) 2N. Após 15 minutos foi lida a absorbância da solução a 490nm. Essa absorbância foi comparada com a absorbância de uma solução padrão de nitrogênio, preparada com sulfato de amônia ($(NH_4)_2SO_4$), contendo 10, 20, 40 e 80 ug de nitrogênio.

7. Análises imunológicas

Dosagem de ácido abscísico (ABA)

O nível de ácido abscísico (ABA) foi determinado segundo QUARRIE et al. (1988), onde isótopos marcados (exógenos) e não marcados (presentes no extrato) competem pela ligação ao anticorpo específico. O complexo antígeno-anticorpo formado é precipitado, e a radioatividade do precipitado é medida. Quanto menor a radioatividade, maior o número de isótopos de ABA não marcados ligados ao anticorpo. Para a dosagem de ABA, 5 folhas ou cotilédones de diferentes plântulas foram pesados e congelados em nitrogênio líquido. Ainda congelado, o material foi colocado em tubos plásticos e macerado com auxílio de bastão de vidro. Ao macerado foi adicionada água bidestilada (2ml/200mg de material fresco) e os tubos foram deixados por 12h a 4°C, no escuro, sob agitação constante. Após esse período as amostras foram centrifugadas por 10 minutos a 200g, e o sobrenadante foi utilizado para dosagem de ABA. Em tubos "eppendorf" de 2ml foram colocados: 200ul de tampão PBS 50% (fosfato de sódio (NaH_2PO_4) 50mM, levado a pH 6,0 com difosfato de sódio (Na_2HPO_4) 50mM; NaCl 100mM); 50ul da amostra; 100ul de ^3H -ABA em solução de γ globulina 0,5% em PBS (8000cpm por frasco); 100ul de anticorpo monoclonal contra ABA em solução de 0,5% de BSA e 0,4% de PVP 40 em PBS. Os tubos foram agitados e incubados por 45 minutos a 4°C. Após esse período foram adicionados 500ul de solução saturada de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. Os tubos foram agitados e incubados à temperatura ambiente por 30 minutos e, então, centrifugados por 4 minutos a

500g. O sobrenadante foi descartado e o precipitado foi ressuspen-
dido em solução de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ a 50%. Foi feita nova centrifugação, como a an-
terior, e o precipitado foi ressuspen-
dido em 100ul de água bidestila-
da. Em cada frasco foram, então, adicionados 1,4ml de líquido de cin-
tilação (3,3g de PPO, 0,33g de POPP, 667ml de tolueno e 333ml de tri-
ton X-100) e os frascos foram colocados em cintilador para a contagem
da radioatividade. A radioatividade das amostras foi comparada com a
radioatividade de padrões de (+)- ADA, nas concentrações de 125, 250,
500, 1000 e 2000pg de ABA por frasco.

Determinação de RUBPco

A determinação da RUBPco foi feita segundo BESFORD
(1990). Discos de folha(116 ou 150mg) ou cotilédones(205mg) de Qualea
grandiflora, Schefflera arboricola (100mg), Arabidopsis thaliana
(101mg) e Prunus aviam(200mg) foram homogeneizados separadamente a
4°C em graal e pistilo com 1,2ml do seguinte meio de extração: TRIS-
HCL a 50mM a pH 8,0; sacarose a 0,2mM; cloreto de sódio(NaCl) a 10mM,
NaN₃ a 0,1% e " fenilmetilsulfonil-fluoride" 1mM. O homogeneizado foi
centrifugado a 3500g por 5 minutos e o sobrenadante foi utilizado para
imunodeteccão de RUBPco. O resíduo foi guardado para determinação da
proteína D₁ do fotossistema II. Ao sobrenadante foram adicionados 20ul
de dodecil sulfato de sódio (SDS) 5%, contendo glicerol 25%; mercap-
toetanol 5%; TRIS-HCL 0,5M a pH 6,8; e azul de bromofenol, aquecen-
do-se a mistura por 5 minutos em água fervente. O sobrenadante assim
tratado foi sujeito à eletroforese em gel de poliacrilamida, consis-

tindo de gel de separação de acrilamida 10% (0,5ml de acrilamida bis 30%; 1,2ml de TRIS·HCl 0,5M a pH 6,8; 5ul de TEMED; 50ul persulfato de amônia 10%; 50 ul de SDS 0,1% e 3,0ml de água destilada). O gel foi carregado com extrato de Q. grandiflora diluído (1, 2, 4, 6 e 10ul) ou não diluído (1, 2, 10 e 15ul), extrato de folhas de S. arboricola (1,08, 2,15 e 4,3ul do extrato diluído e 2,15ul do extrato não diluído), extrato de folhas de P. avium (0,4ul do extrato não diluído e extrato de folhas de A. thaliana (1,15, 2,3 e 4,6ul do extrato diluído e 2,3ul do extrato não diluído). O gel foi também carregado com marcadores de peso molecular (SDS molecular weight standard mixture·SIGMA), com proteínas de peso molecular na faixa de 27000 a 180000. O gel foi submetido à eletroforese por aproximadamente 45 minutos, a uma voltagem constante de 100V. O tampão de corrida consistiu de glicina 192mM, TRIZMA 25mM, pH 8,3 e SDS 0,1%. Após a separação das proteínas por eletroforese, elas foram transferidas para uma membrana de nitrocelulose(0,45µm BAB3·SCHEICHER & SCHUCL), utilizando "trans blot cell" da BIO·RAD, contendo tampão de transferência composto de TRIS 25mM a pH 8,3; glicina 192mM e metanol 20%. Ao sistema foi aplicada uma voltagem de 50V e uma corrente constante de 100mA por aproximadamente 1 hora. Após a transferência, sítios da membrana não ocupados com proteínas foram bloqueados com solução de albumina de soro bovino (BSA) 3% em tampão fosfato (PBS) 50% por aproximadamente 1 hora à temperatura ambiente. Após tratada com BSA, a membrana foi incubada por 2 horas, à temperatura ambiente, com anticorpos de coelho contra RUBPco, diluídos na proporção de 1/500 em solução de BSA a 0,1% e TWEEN 20 a 0,05%. O segundo anticorpo, preparado segundo BCSFORD (1990),

anticorpo de cabra contra anticorpo de coelho conjugado com uma peroxidase, foi então colocado sobre a membrana por 2 horas. A atividade da peroxidase foi revelada pela incubação da membrana com 0,5mg/ml de 4-cloro-1-naftol e 0,015% de água oxigenada (H_2O_2) em PBS 50%, resultando em bandas de coloração azul escuro.

Determinação da proteína D_1

A determinação da proteína D_1 do fotossistema II foi feita segundo BESFORD et al. (1990). O resíduo obtido anteriormente (ver determinação de RUBPco) foi solubilizado em SDS 2% em tampão TRIS-HCL 50mM a pH 7,4, com glicerol 10% e mercaptoetanol 1%. A mistura foi aquecida por 5 minutos em água fervente. Essa mistura aquecida, contendo a proteína D_1 , foi sujeita a eletroforese em gel de separação de acrilamida 10%, descrito anteriormente, e gel de concentração 3%. Após a separação das proteínas por eletroforese, elas foram transferidas para membrana de nitrocelulose, como descrito anteriormente para RUBPco. Após a transferência, a membrana foi tratada com BSA em TBS (Tris-HCl 50mM, pH 7,4 e 2mM de NaCl) por 1 hora à temperatura ambiente e então incubada por 2 horas com anticorpo de coelho para a sequência His 332-Ala345 da proteína D_1 , em diluição de 1/500 em TBS, segundo BESFORD & HAND (1989). A seguir, procedeu-se como descrito para determinação de RUBPco.

10. Análise enzimática

Extração de RUBPco

A extração de RUBPco (Ribulose bifosfato carboxilase oxigenase) foi feita diretamente do material vegetal fresco, segundo BLENKINSOP & DALE (1974), ou do pó seco do material vegetal, segundo KONECNA *et al.* (1987), ou a partir de cloroplastos isolados, segundo método modificado de WALKER (1964).

Quando extraída de material fresco, 1g cotilédones ou folhas de *O. grandiflora* ou de feijão foram homogeneizados em graal, homogeneizador de vidro ou Polytron em 3ml do seguinte tampão: TRIZMA 5mM a pH 8,0; 10mM de cloreto de magnésio ($MgCl_2$); 0,2mM de ácido etileno diamino tetracético (EDTA) e 5mM de ditionitrosito (DDTT). Em alguns experimentos foram adicionados ao tampão TWEEN 80 ou polivinilpirrolidona (PVP 40) a 1%. O macerado foi centrifugado a 4°C por 10 minutos a 3500g. O sobrenadante foi diretamente utilizado para medidas da atividade enzimática de RUBPco ou proteases, ou foi antes purificado através de cromatografia de coluna. Quando foi extraída a partir de pó seco, cotilédones ou folhas foram primeiramente macerados em graal com acetona a -20°C e o homogeneizado foi filtrado a vácuo através de papel de filtro. O processo foi repetido até o material ficar completamente descolorido. O resíduo deixado no papel de filtro foi seco à temperatura ambiente. Após seco, o resíduo foi utilizado para extração de RUBPco através de agitação magnética, por 30 minutos, no mesmo tampão de extração citado acima. Após a extração, a solução foi centrfu-

gada a 3500g por 10 minutos, e o sobrenadante utilizado para dosagem de atividade de RUBPco. Quando extraída a partir de cloroplastos isolados, 1g de peso de matéria fresca de cotilédones ou folhas foi mace- rado em 3ml de tampão TRIZMA 50mM a pH 7,8; com sorbitol 0,33M; MgCl₂ 0,01M, EDTA 1mM; DTT 5mM e PVP 40 a 1%. O macerado foi filtrado através de 8 camadas de "cheese cloth" para remoção de paredes celula- res e fibras. O filtrado foi centrifugado a 4000g por 1 minuto. O so- brenadante foi descartado e o resíduo lavado 2 vezes com tampão de ex- tração descrito anteriormente e ressuspendido em 3ml do mesmo tampão. A suspensão foi colocada em sonificador para ruptura dos cloroplastos e liberação de RUBPco. A suspensão foi centrifugada e o sobrenadante utilizado para dosagem enzimática.

Dessalinização do extrato enzimático

O extrato enzimático obtido após centrifugação foi dessali- nizado o em coluna de SEPHADEX G25 de 25x3cm, equilibrada com o tampão de extração. A coluna foi eluída com o mesmo tampão. Foram coletadas frações de 5ml e a fração correspondente a 25-30ml foi utilizada para dosagem da atividade de RUBPco. A coluna foi calibrada anteriormente com azul de dextrano, substância corante com comportamento igual às proteínas nesta coluna. Todo o processo foi feito a 4°C.

Dosagem de RUBPco

A atividade da RuBPco foi determinada segundo BLENKINSOP & DALE(1974). Em 3 tubos "eppendorf", por amostra, contendo 50ul de tampão de reação (Tricina 0,1M a pH 8,0; MgCl₂ 0,025M; EDTA 0,02mM e DTT 4mM) foram adicionados 100ul de bicarbonato de sódio com carbono marcado (Na¹⁴C₃) 50mM (10uCi) e 50ul de extrato enzimático. Após uma pré-incubação da mistura por 10 minutos a 25°C, a reação foi iniciada pela adição de 200ul de substrato, ribulose bifosfato(RUBP) a 0,5mM. A reação foi parada após 1,2,3 ou 5 minutos de reação com 200ul de ácido clorídrico a 5N. Aliquotas de 200ul (2 aliquotas por "eppendorf") foram aplicadas em discos de papel de 4cm de diâmetro(papel de filtro nº3 da Whatman), os quais foram postos para secar à temperatura ambiente, por 12h em capela, para que o CO₂ marcado não fixado fosse liberado para o ambiente. Os discos foram então colocados em tubos plásticos de cintilação, com 2ml de líquido de cintilação (tolueno contendo 5% de 2,5 difeniloxazol - PPO - e 0,5% de 1,4 bi 2,5 difeniloxazol-benzeno - POPOP).

Dosagem de proteases

A atividade proteolítica em extratos de cotilédones ou folhas de Q. grandiflora foi determinada segundo BESFORD(1984). A atividade de proteases no extrato é medida incubando-se aliquotas do extrato com um complexo proteico insolúvel ("hide-powder"), corado com re-mazolbrilliant blue ("hide-azure-powder). Esse complexo, em presença

de proteases, é solubilizado, dando à mistura de incubação uma coloração amarelada. Após filtração, a leitura da densidade óptica da mistura de incubação dá a medida da atividade de proteases. Para isso, 1g de material vegetal foi macerado em 3ml de tampão de extração anteriormente descrito para RUBPco e foi centrifugado a 3500g por 10 minutos. Cinco alíquotas do sobrenadante foram utilizadas para dosagem de proteases. A composição do meio de reação foi de 12mg de "hide-azure powder"; 1,7ml de TRIS-HCL 0,2M a pH 7,6; sulfanilamida 0,1%; cloranfenicol 0,002% e 0,3ml de extrato enzimático. O ensaio foi incubado por 24h a 35°C e a liberação da cor foi determinada espectrofotometricamente a 595nm.

11. Análise estatística

Quando necessário foi feita a análise de variância, seguido de DMS ($p < 0,05$) quando F se mostrou significativo. Em alguns experimentos foram calculados o limite de confiança, o desvio padrão e o coeficiente de variação, segundo SNEDECOR & COCHRAN, (1967). Os dados para crescimento apresentados nas tabelas representam a média (\bar{x}).

RESULTADOS

1. Crescimento de plântulas

1.1. Crescimento inicial em canteiro

A tabela 3 traz os valores de crescimento em peso de matéria seca. Observa-se um crescimento contínuo do eixo embrionário, o qual ultrapassou em peso os cotilédones após a 9ª semana de crescimento. A plântula apresentou aumento em peso, refletindo o aumento em peso do eixo embrionário, já que o peso dos cotilédones, a partir da 7ª semana, manteve-se sem alterações significativas até a sua queda (após a 27ª semana). Os cotilédones são mantidos por cerca de 190 dias.

A tabela 3 mostra também o crescimento em peso da raiz e parte aérea. A parte aérea apresentou um crescimento contínuo até a 13ª semana de crescimento, e continuou crescendo com oscilações, apresentando no final do experimento um peso cerca de 50 vezes superior ao inicial. O crescimento da raiz, até a 13ª semana, foi semelhante ao da parte aérea. No entanto, após esse período a velocidade de crescimento da raiz foi maior que a da parte aérea, chegando a raiz a apresentar, na 35ª semana de crescimento, um peso cerca de 4 vezes maior e um comprimento cerca de 8 vezes maior que aquele apresentado pela parte aérea (tabela 4) e de 170 vezes superior ao seu peso no início do experimento (tabela 3). Pela tabela 5 observa-se que o 1º par de folhas surgiu na 9ª semana, crescendo até a 11ª semana, quando houve

TABELA 4 Razão entre raiz e parte aérea de plântulas de Q. grandiflora, crescidas em canteiro, em termos de peso de matéria seca e comprimento.

razão raiz/parte aérea		
semanas	peso	comprimento
5	1,27	2,56
7	1,63	4,46
9	1,63	7,88
11	1,10	6,79
13	1,23	6,30
19	2,16	5,88
27	4,58	7,72
35	3,95	8,03

TABELA 5 Peso de matéria seca de plântulas de Q. grandiflora, crescidas em canteiro (parte aérea, 1^o, 2^o e 3^o pares de folhas e caule).
(): l.c.

peso de matéria seca (mg)					
semanas	parte aérea	1 ^o par	2 ^o par	3 ^o par	caule
5	7 (±2)	-	-	-	7 (±2)
7	19 (±4)	-	-	-	19 (±4)
9	38 (±8)	16 (±7)	-	-	22 (±4)
11	116 (±17)	53 (±13)	29 (±9)	-	34 (±6)
13	165 (±36)	58 (±16)	52 (±24)	-	55 (±16)
19	188 (±49)	52 (±24)	52 (±14)	-	84 (±28)
27	168 (±31)	33 (±11)	63 (±14)	-	72 (±10)
35	399 (±53)	83 (±45)	110 (±38)	111 (±10)	95 (±9)

estabilização do peso da matéria seca. O 2º par de folhas surgiu na 11ª semana, crescendo em peso até a 13ª semana. O 3º par de folhas surgiu entre a 27ª e a 35ª semana de crescimento. O eixo hipocótilo-epicótilo (caule) cresceu da 5ª até a 35ª semana, quando foi encerrado o experimento.

O crescimento maior da raiz em relação a parte aérea (caule) também foi observado quando se compararam os dados de comprimento de ambos (tabelas 4 e 6). Desde o início das medições a raiz apresentou comprimento maior que o do eixo hipocótilo-epicótilo, chegando a ter, na 35ª semana, um comprimento cerca de 8 vezes superior ao do caule.

A tabela 7 mostra a variação de área foliar. A área dos cotilédones manteve-se com valores praticamente inalterados até a queda dos mesmos. O 1º e o 2º pares de folhas aumentaram em área foliar até a 11ª e 13ª semanas, respectivamente. A área foliar total, refletindo o crescimento em área dos pares de folhas, estabilizou após a 11ª semana. A queda na área foliar total observada na 35ª semana foi devida à queda dos cotilédones.

A taxa de crescimento relativo (\overline{TCR}) entre a 5ª e a 35ª semanas (tabela 8) foi de $0,013 \text{mg} \cdot \text{dia}^{-1}$ para a plântula (que inclui, até a 19ª semana, os cotilédones) e para o eixo embrionário foi de $0,023 \text{mg} \cdot \text{d}^{-1}$. A raiz, com a \overline{TCR} de $0,025 \text{mg} \cdot \text{d}^{-1}$, contribuiu mais para o crescimento do eixo que a parte aérea, a qual apresentou uma \overline{TCR} de $0,017 \text{mg} \cdot \text{d}^{-1}$. A \overline{TCR} entre a 5ª e 13ª semanas, período em que a raiz e o eixo tiveram crescimento semelhante, foi de $0,033 \text{mg} \cdot \text{d}^{-1}$ para a plântula, $0,056 \text{mg} \cdot \text{d}^{-1}$ para o eixo, $0,055 \text{mg} \cdot \text{d}^{-1}$ para a raiz e $0,056 \text{mg} \cdot \text{d}^{-1}$ para a parte aérea.

TABELA 6 · Comprimento de plântulas *Q. grandiflora*, crescidas em canteiro (raiz, caule, hipocótilo, epicótilo).
(): l.c.

comprimento (cm)				
semanas	raiz	caule	hipocótilo	epicótilo
5	7,2 (±2,2)	3,6 (±0,6)	3,6 (±0,6)	
7	20,5 (±5,3)	4,6 (±0,5)	4,3 (±0,5)	0,3 (±0,1)
9	32,3 (±1,8)	4,1 (±0,3)	3,2 (±0,2)	0,9 (±0,2)
11	35,3 (±1,3)	5,2 (±0,4)	3,2 (±0,2)	2,0 (±0,4)
13	42,8 (±2,7)	6,7 (±0,3)	4,3 (±1,0)	2,4 (±0,4)
19	40,6 (±3,3)	6,9 (±0,5)	4,0 (±0,6)	2,9 (±0,4)
27	44,8 (±5,0)	5,8 (±0,7)	3,6 (±0,7)	2,2 (±0,5)
35	49,0 (±2,0)	6,1 (±0,6)	2,6 (±0,7)	3,5 (±0,7)

TABELA 7 · Área foliar de plântulas de *Q. grandiflora*, crescidas em canteiro (total, cotilédones, 1^o e 2^o pares de folhas).
(): l.c.

área foliar (cm ²)				
semanas	total	cotilédones	1 ^o par	2 ^o par
5	16,0 (±1,6)	16,0 (±1,6)		
7	18,3 (±1,8)	18,3 (±1,8)		
9	21,3 (±2,0)	17,7 (±1,5)	3,6 (±1,3)	
11	33,6 (±4,2)	19,5 (±2,3)	8,4 (±1,7)	5,7 (±1,3)
13	40,2 (±5,3)	21,4 (±3,4)	8,8 (±1,4)	10,0 (±2,2)
19	33,9 (±7,0)	19,6 (±2,2)	7,6 (±1,3)	6,7 (±2,2)
27	31,0 (±2,3)	18,3 (±3,3)	4,4 (±1,5)	8,3 (±1,9)
35	21,4 (±1,9)		9,4 (±3,9)	12,0 (±3,1)

(·) valores inexistentes

TABELA 8 - Taxa de crescimento relativo (\overline{TCR}) e taxa de assimilação líquida (\overline{TAL}) de plântulas de *O. gran diflora* crescidas em canteiro.

semanas	\overline{TCR} (mg . mg ⁻¹ . d. ⁻¹)		\overline{TAL} (mg . cm ⁻² . d. ⁻¹)
	plântula	eixo	plântula
5 - 7	0,051	0,081	0,33
7 - 9	0,021	0,050	0,19
9 - 11	0,037	0,061	0,38
11 - 13	0,022	0,030	0,25
13 - 19	0,013	0,015	-
19 - 27	0,005	0,006	-
27 - 35	0,010	0,012	-
5 - 35	0,013	0,023	-

Os dados de taxa de assimilação líquida (\overline{TAL}) mostraram que os períodos de maior assimilação coincidiram com os períodos de maior crescimento relativo (tabela 8). Entre as semanas 13 e 35 a \overline{TAL} não pode ser calculada, uma vez que os dados para área foliar não foram relacionados com os de peso.

Os dados para fotossíntese estimada (tabela 9) mostraram que a fotossíntese por unidade de área foi maior no intervalo entre 9 e 11 semanas.

Em um outro experimento foi contado o número de pares de folhas presentes e de cicatrizes dos pares de folhas já caídos em plântulas com 55 semanas de idade (tabela 10). Algumas dessas plantas já apresentavam ramos laterais.

1.2. Crescimento inicial em casa de vegetação

Pela tabela 11 pode-se observar que houve um crescimento em peso do eixo embrionário em peso de matéria seca até a 9ª semana de crescimento. O eixo apresentou menor velocidade de crescimento até a 3ª semana, cerca de 4mg/semana, atingindo na 9ª semana, numa velocidade média de 54mg/semana, um peso de matéria seca cerca de 2,5 vezes superior ao dos cotilédones. Os cotilédones mostraram pequenas oscilações em peso durante todo o transcorrer do experimento. O peso da matéria seca total da plântula apresentou crescimento cerca de 7 vezes superior ao seu peso inicial, alcançando na 9ª semana de crescimento um peso de 470mg, contra as 71,2mg iniciais. Houve uma queda na 10ª semana, possivelmente por limitação ao crescimento dada pelas pequenas

TABELA 7 - Ganho de peso de matéria seca, de área foliar e estimativa da fotossíntese em plântulas de Q. grandiflora, crescidas em canteiro.

semanas	peso (mg)	área foliar (cm ²)	taxa fotossintética (mgCO ₂ .cm ⁻² .h ⁻¹)
5 - 7	86	2,3	0,046
7 - 9	55	2,3	0,027
9 - 11	150	13,0	0,053
11 - 13	132	5,5	0,035
13 - 19	355	2,3	-
19 - 27	228	8,0	-
27 - 35	050	3,0	-

TABELA 10 · Número de pares de folhas emergidas até a 55ª semana em plantulas de *O. grandiflora*, crescidas em canteiro.
R_{1,2,3}=ramo lateral

planta	nº de pares por planta ate a 55ª semana	caule e ramos laterais	nº de pares de folhas por ramo	nº de cicatrizes de pares de folhas
1	7	caule	0	2
		R1	4	0
		R2	1	0
2	8	caule	0	1
		R1	4	0
		R2	3	0
3	12	caule	0	2
		R1	4	0
		R2	4	0
		R3	2	0
4	7	caule	4	3
5	7	caule	5	2
média:			8,2	

TABELA 11 - Medidas de peso da matéria seca de plântulas de *Q. grandiflora*, crescidas em casa de vegetação (plântula, eixo, cotilédones, raiz e parte aérea).
(): l.c.

semanas	peso de matéria seca (mg)				
	plântula	eixo embrionário	cotilédones	raiz	parte aérea
0	71,4 (±0,6)	1,4 (±0,6)	70,0 (±11,9)	1,0 (±0,2)	0,4 (±0,1)
1	103,4 (±20,0)	2,4 (±0,5)	101,0 (±18,0)	1,6 (±0,5)	0,8 (±0,2)
2	77,0 (±1,9)	7,0 (±1,6)	70,0 (±16,0)	4,0 (±1,0)	3,0 (±1,0)
3	97,0 (±5,1)	15,0 (±2,9)	82,0 (±4,6)	9,3 (±2,0)	5,7 (±1,6)
4	138,0 (±28,0)	33,0 (±2,9)	105,0 (±26,5)	20,0 (±4,0)	13,0 (±5,4)
5	153,0 (±24,7)	51,0 (±3,8)	102,0 (±14,5)	27,8 (±3,2)	23,2 (±3,5)
6	185,0 (±20,0)	88,0 (±18,0)	97,0 (±5,8)	36,0 (±4,1)	52,0 (±7,9)
7	335,0 (±50,0)	211,0 (±60,0)	124,0 (±27,0)	69,0 (±7,9)	142,0 (±7,9)
8	341,0 (±36,8)	242,0 (±19,0)	99,0 (±21,0)	73,2 (±14,2)	168,8 (±15,0)
9	470,0 (±73,4)	338,0 (±30,0)	132,0 (±24,0)	97,2 (±21,0)	240,8 (±36,0)
10	388,0 (±75,0)	292,0 (±40,0)	96,0 (±29,0)	96,2 (±33,0)	175,8 (±36,6)

dimensões do tubo.

Pela tabela 11 verifica-se que, em termos de peso de matéria seca, a parte aérea cresceu até a 7ª semana. Até a 3ª semana a raiz teve peso em matéria seca maior que o da parte aérea. Da 3ª até a 5ª semana não houve diferença entre raiz e parte aérea. A parte aérea começou, a partir daí, a ter peso superior ao da raiz, atingindo um valor 4 vezes maior que o da raiz na 7ª semana (tabela 12).

Através da tabela 13 observa-se que o primeiro par de folhas surgiu na 5ª semana de crescimento, apresentando crescimento até a 7ª semana. Na 10ª semana houve um decréscimo em peso no primeiro par de folhas, possivelmente por problemas na amostragem. O segundo par de folhas apareceu uma semana mais tarde que o primeiro, apresentando, também, crescimento até a 7ª semana. O filocrono foi ao redor de 7 dias. Houve um maior crescimento em peso da raiz em relação ao eixo hipocótilo-epicótilo (caule) que também ocorreu quando se compararam as medidas de comprimento (tabela 14). A raiz chegou a apresentar, na 7ª semana, cerca de 4 vezes o comprimento do hipocótilo e epicótilo juntos (tabela 12). Ao final do experimento, do peso de matéria seca total, a raiz representou 21%, as folhas 41%, a parte aérea (caule e folhas) 51% e os cotilédones 20%.

A tabela 15 mostra a variação em área das folhas e cotilédones. Houve um aumento em área cotiledonar até a 4ª semana. Daí em diante a área cotiledonar permaneceu com valores semelhantes. As folhas surgidas na 5ª semana de crescimento, aumentaram em área da 5ª para a 7ª semana. O primeiro e o segundo pares de folhas tiveram crescimento em área semelhante entre si, aumentando continuamente, com

TABELA 12 : Razão entre raiz e parte aérea de plântulas de Q. grandiflora, crescidas em casa de vegetação, em termos de peso de matéria seca e comprimento.

.....		
razão raiz/parte aérea		
.....		
semanas	peso	comprimento
.....		
1	2,00	1,27
2	1,30	3,29
3	1,14	4,00
4	1,53	5,74
5	1,28	4,00
6	0,74	3,88
7	0,46	3,84
8	0,42	3,76
9	0,40	4,06
10	0,59	4,30
.....		

TABCLA 13 - Medidas de peso da matéria seca de plântulas de Q. grandiflora, crescidas em casa de vegetação.

l.c. é dado após o valor.

semana	peso matéria seca (mg)			
	caule	1º par	2º par	1º+2º pares
0	--	--	--	--
1	0,8 (±0,2)	--	--	--
2	3,0 (±1,0)	--	--	--
3	5,7 (±1,6)	--	--	--
4	13,0 (±5,4)	--	--	--
5	17,6 (±2,2)	5,6 (±1,6)	--	5,6 (±1,0)
6	21,8 (±3,0)	27,6 (±0,5)	2,6 (±1,3)	30,2 (±1,0)
7	35,2 (±5,6)	63,6 (±7,7)	43,2 (±12,0)	106,8 (±10,0)
8	35,6 (±2,1)	85,2 (±7,6)	40,0 (±3,0)	133,2 (±8,0)
9	45,3 (±5,0)	96,0 (±3,5)	99,5 (±12,0)	195,5 (±13,0)
10	45,0 (±8,0)	61,2 (±5,0)	89,6 (±8,0)	150,8 (±33,0)

TABELA 14 - Valores médios para comprimento de plântulas de *O. grandiflora*, crescidas em casa de vegetação (raiz, caule, hipocótilo e epicótilo).
(): l.c.

semanas	comprimento (cm)			
	raiz	caule	hipocótilo	epicótilo
1	0,9 (±0,4)	0,7 (±0,1)	0,7 (±0,1)	--
2	2,3 (±0,3)	0,7 (±0,2)	0,7 (±0,2)	--
3	8,4 (±1,7)	2,1 (±0,4)	2,1 (±0,4)	--
4	15,5 (±4,2)	2,7 (±0,7)	2,7 (±0,7)	--
5	18,8 (±4,2)	4,7 (±0,6)	2,8 (±0,6)	1,9 (±1,2) ^{0,6}
6	17,8 (±3,7)	5,1 (±0,8)	2,8 (±0,5)	36,0 (±4,1) ^{2,3 0,6}
7	23,8 (±2,2)	6,2 (±1,1)	2,8 (±0,4)	69,0 (±7,9) ^{3,4 0,8}
8	24,8 (±1,3)	6,6 (±1,2)	2,9 (±0,2)	79,2 (±14,0) ^{3,7 0,5}
9	28,8 (±4,5)	7,1 (±1,5)	3,1 (±0,7)	97,2 (±21,0) ^{4,0 0,6}
10	27,1 (±2,0)	6,3 (±2,1)	2,8 (±1,1)	76,2 (±33,0) ^{3,5 0,7}

TABELA 15 - Medidas de área de cotilédones e folhas de plântulas de *Q. grandiflora*, crescidas em casa de vegetação.
(): l.c..

.....				
área (cm ²)				
.....				
semanas	área foliar total	colilédones	1 ^o par	2 ^o par
.....				
2	6,40 (±1,00)	6,40 (±1,00)	--	--
3	10,00 (±2,30)	10,00 (±2,30)	--	--
4	18,10 (±3,40)	18,10 (±3,40)	--	--
5	17,95 (±3,00)	16,97 (±2,50)	0,98 (±0,10)	--
6	22,11 (±2,20)	15,42 (±1,60)	6,28 (±0,70)	0,41 (±0,10)
7	38,30 (±3,50)	18,45 (±3,30)	10,65 (±2,30)	9,20 (±5,40)
8	44,22 (±3,80)	17,48 (±3,70)	12,70 (±3,70)	13,84 (±6,00)
9	50,22 (±3,30)	19,02 (±3,00)	12,36 (±4,40)	18,84 (±3,00)
10	46,40 (±4,20)	15,70 (±4,90)	11,20± (3,60)	19,30± (6,40)
.....				

exceção da 10ª semana.

A \overline{TCR} é diferente quando os cotilédones são considerados ou não. Em presença dos cotilédones (plântula), a \overline{TCR} foi, à exceção dos períodos compreendidos entre as semanas 6 e 7, sempre bem mais baixa que na ausência dos cotilédones (eixo). Isso porque os cotilédones representam boa porção do peso da plântula, e quase não alteram seu peso durante o crescimento (tabela 16). Pode-se ver que a plântula, como um todo, apresentou maior crescimento relativo entre a 6ª e 7ª semanas e o eixo, entre a 3ª e 4ª semanas (tabela 16).

Os dados para as taxas de assimilação líquida (tabela 16) mostraram que as maiores taxas apresentadas coincidiram com o período onde ocorreram as maiores taxas de crescimento relativo. Os dados para fotossíntese estimada (tabela 17) mostraram que as taxas mais altas corresponderam ao intervalo entre 5 e 7 semanas.

Observa-se pela figura 1A que o conteúdo em açúcar solúvel da raiz aumentou até a 6ª semana de crescimento, e o da parte aérea até o final do experimento. O teor nos cotilédones aumentou até a 4ª semana. O conteúdo foi sempre maior nos cotilédones do que na raiz e parte aérea até a 6ª semana. O conteúdo da parte aérea foi maior que o da raiz na 8ª semana. Quando se compara o teor em açúcar solúvel por miligrama de peso de matéria seca (tabela 18), observa-se que esse teor aumentou na raiz até a 2ª semana, caiu na parte aérea e aumentou nos cotilédones até a 6ª semana. Na comparação entre os órgãos, pouca diferença houve entre eles.

A figura 1B mostra o conteúdo de polissacarídeos solúveis em água (PSA), o qual aumentou com a idade em raiz e parte aérea. Nos co-

TABELA 16 - Taxa de crescimento relativo (TCR) e taxa de assimilação líquida (TAL) de plântulas de Q. grandiflora, crescidas em casa de vegetação.

semanas	TCR (mg . mg ⁻¹ . d ⁻¹)		TAL (mg . cm ⁻² . d ⁻¹)
	plântula	eixo	plântula
0 - 1	0,050	0,099	
1 - 2		0,015	
2 - 3	0,017	0,104	0,20
3 - 4	0,049	0,113	0,44
4 - 5	0,015	0,062	0,32
5 - 6	0,027	0,078	0,22
6 - 7	0,085	0,012	0,66
7 - 8	0,003	0,020	0,20
8 - 9	0,046	0,048	0,40
9 - 10			

TABELA 17 - Ganho de peso seco, de área foliar e taxa fotosintética plântulas de Q. grandiflora, crescidas em casa de vegetação.

semanas	peso seco (mg)	área foliar (cm ²)	taxa fotossintética (mgCO ₂ . cm ⁻² . h ⁻¹)
0 - 1	25,0		
1 - 2	16,0		
2 - 3	10,0	3,6	0,05
3 - 4	41,0	8,0	0,07
4 - 5	15,0	0,2	
5 - 6	32,0	4,3	0,14
6 - 7	150,0	16,9	0,17
7 - 8	6,0	5,9	0,02
8 - 9	129,0	6,1	0,30
9 - 10	80,0	3,2	

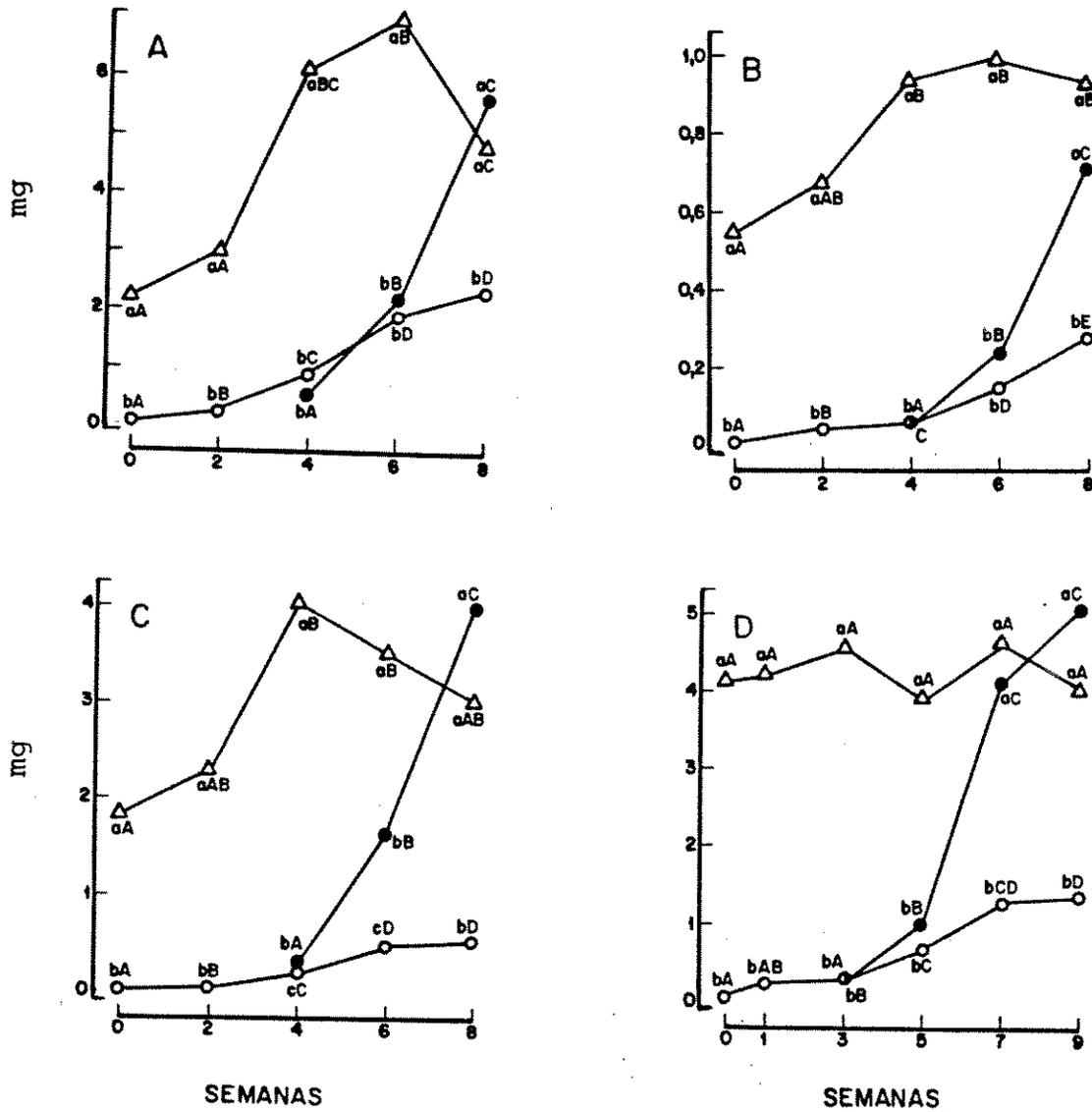


FIGURA 1 - Conteúdo, por plântula, de carboidratos e proteína em Q. grandiflora crescida em casa de vegetação. A: açúcar solúvel; B: PSA, C: amido e D: proteína. Cotilêdones (Δ); raiz (○) e parte aérea (●) Letras minúsculas comparam na vertical e maiúsculas, dentro de um mesmo órgão.

TABELA 10 - Conteúdo relativo de açúcar solúvel (em termos de peso de matéria seca) em raiz, parte aérea e cotilédones de plântulas de *O. grandiflora*, crescidas em casa de vegetação.
(): l.c.

.....			
carbodrato solúvel (ug.g p.s. ⁻¹)			
.....			
semanas	raiz	parte aérea	cotilédones
.....			
0	36,5 (± 8,7)		30,7 (± 8,5)
2	59,1 (±11,2)		36,6 (± 5,7)
4	46,6 (± 5,5)	45,0 (±4,5)	58,0 (± 7,5)
6	63,3 (±25,7)	41,9 (±3,8)	72,7 (± 5,5)
8	34,1 (±13,9)	31,9 (±6,1)	49,2 (±14,0)
.....			

tilédones, o conteúdo aumentou até a 2ª semana, estabilizando-se a partir dessa data. O conteúdo relativo de PSA (tabela 19) não sofreu alterações durante o crescimento da plântula. Comparando as várias partes da plântula (figura 1B), os cotilédones tiveram (com exceção da 8ª semana), maior teor em PSA que a raiz ou parte aérea; na 8ª semana a parte aérea passou a ter um teor maior que a raiz. Em termos relativos (tabela 19), os cotilédones sempre tiveram um teor de PSA maior que a raiz e parte aérea.

Pela figura 1C observa-se que houve um aumento entre o teor de amido inicial e das últimas semanas, em raiz e parte aérea. O conteúdo relativo de amido (tabela 20) não se alterou durante o crescimento nas diversas partes de plântula. Observa-se que cotilédones tiveram teor relativo maior que a parte aérea e, esta, maior que a raiz.

Comparando raiz e parte aérea (sem os cotilédones), com relação ao conteúdo de carboidratos, observa-se que, exceto na 4ª semana, o teor em açúcar solúvel, PSA e amido foi maior na parte aérea, fazendo com que a razão raiz/parte aérea seja menor que 1 (tabela 21).

A figura 1D mostra que o conteúdo de proteína nos cotilédones não se alterou durante o crescimento. Na parte aérea há um aumento considerável até a 7ª semana de crescimento, chegando o teor em proteína a ser 10 vezes maior que o inicial. Em raiz também há um aumento, sendo o teor em proteína, na 9ª semana, cerca de 6 vezes maior que o inicial. O conteúdo nos cotilédones foi maior que o da raiz e parte aérea até a 5ª semana, e a parte aérea passou a ser maior que a raiz na 7ª semana. Quando se compara o conteúdo relativo de proteína (tabela 22), observa-se uma forte queda desse conteúdo na raiz,

TABELA 17 - Conteúdo relativo ($\mu\text{g/g}$) de polissacarídeos solúveis em água em termos de peso de matéria seca em raiz, parte aérea e cotilédones de plântulas de Q. grandiflora crescidas em casa de vegetação.
(): l.c.

Polissacarídeos sol. em água ($\mu\text{g.g. p.s.}^{-1}$)			
semanas	raiz	parte aérea	cotilédones
0	3,5 ($\pm 1,3$)		7,7 ($\pm 2,6$)
2	5,2 ($\pm 1,7$)		8,3 ($\pm 1,3$)
4	2,7 ($\pm 0,7$)	4,5 ($\pm 1,5$)	8,7 ($\pm 1,8$)
6	4,0 ($\pm 1,2$)	4,7 ($\pm 1,6$)	10,0 ($3 \pm 3,$)
8	3,8 ($\pm 0,7$)	4,2 ($\pm 0,7$)	9,3 ($\pm 2,7$)

TABELA 20 - Conteúdo relativo de amido (em termos de peso de matéria seca) em raiz, parte aérea e cotilédones de plântulas de Q. grandiflora, crescidas em casa de vegetação.
(): l.c.

amido ($\mu\text{g.mg}^{-1}$)			
semanas	raiz	parte aérea	cotilédones
0	8,3 ($\pm 1,7$)		26,4 ($\pm 1,5$)
2	9,7 ($\pm 0,5$)		28,7 ($\pm 6,8$)
4	7,7 ($\pm 2,1$)	24,6 ($\pm 6,2$)	38,2 ($\pm 4,5$)
6	13,8 ($\pm 4,3$)	32,7 ($\pm 3,6$)	35,7 ($\pm 3,9$)
8	7,4 ($\pm 1,8$)	23,7 ($\pm 7,7$)	30,5 ($\pm 2,1$)

TABELA 21 - Razão entre raiz e parte aérea em plântulas de Q. grandiflora crescidas em casa de vegetação, em termos de carboidratos e proteínas.

teor relativo (raiz/parte aérea)				
semanas	açúcar solúvel	PSA	amido	proteína
3	.	.	.	0,98
4	1,60	0,99	0,61	.
5	.	.	.	0,79
6	0,92	0,61	0,31	.
7	.	.	.	0,32
8	0,41	0,38	0,13	.
9	.	.	.	0,26

. não determinado

TABELA 22 - Conteúdo relativo de proteína (em termos de peso de matéria seca) em raiz, parte aérea e cotilédones, e relação carbono:nitrogênio (C:N) em plântulas de Q. grandiflora crescidas em casa de vegetação. (): l.c.

teor de proteína (µg.mg p.s. ⁻¹)			
semanas	cotilédones	parte aérea	raiz
0	57,6 (±6,2)	.	164,5 (±24,4)
1	52,4 (±8,3)	.	140,0 (±25,9)
3	55,7 (±8,7)	50,6 (± 4,5)	43,7 (±20,1)
5	38,4 (±8,5)	44,3 (±13,8)	27,2 (±7,6)
7	37,0 (±3,4)	28,4 (± 8,1)	20,1 (±7,3)
9	30,3 (±10,8)	21,1 (± 3,7)	13,8 (±1,6)

C:N			
0	1,07	.	0,29
2	1,40	.	0,52
4	2,74	1,67	1,35
6	3,21	2,80	3,43
8	2,90	2,83	3,28

com o transcorrer do tempo, queda essa, maior que a sofrida pela parte aérea e cotilédones.

A razão entre os teores de proteínas de raiz e parte aérea foi sempre menor que um, mostrando ter a raiz menor teor em proteína que a parte aérea (tabela 21).

A relação carbono nitrogênio (C:N) aumenta em todos os órgãos vegetais durante o crescimento, mostrando que o teor de nitrogênio não acompanha o aumento do teor de carbono incorporado (tabela 22).

1.3. Crescimento inicial em casa de vegetação: aplicação de solução nutritiva e deficiência hídrica

A tabela 23 mostra as variações em peso de matéria seca de plântulas crescidas por 85 dias em solo de cerrado, em casa de vegetação, irrigadas com solução nutritiva ou água, ou submetidas a deficiência hídrica. Não houve diferenças significativas em peso nos cotilédones nos vários tratamentos dados. O peso da matéria seca da raiz em solução nutritiva foi cerca de duas vezes maior que o do controle (água); em deficiência hídrica e controle, os pesos de matéria seca de raiz não diferiram significativamente. Em solução nutritiva, a parte aérea foi cerca de 1,5 vez mais pesada que o controle. Em deficiência hídrica houve uma redução de peso de matéria seca, cerca de duas vezes, em relação ao controle. O peso de matéria seca de folhas foi cerca de 1,5 vez maior em solução nutritiva e cerca de 2,8 vezes menor em deficiência hídrica, quando comparados com o controle. O peso total

da plântula em solução nutritiva foi ao redor de 1,5 vez maior que no controle, e em deficiência hídrica, 1,5 vez menor. A razão raiz/parte aérea foi mais alta em deficiência hídrica (1,67) que no controle (1,05) ou solução nutritiva (1,29).

Pela tabela 24 observa-se que não houve diferenças significativas em área nos cotilédones nos vários tratamentos. A área foliar total, entretanto, foi cerca de 1,4 vezes maior em solução nutritiva e cerca de 2,4 vezes menor em deficiência hídrica, quando se comparou com o controle.

A raiz teve comprimento bem superior ao do caule (tabela 25). Com relação ao comprimento do caule, nos vários tratamentos dados, não houve diferenças significativas, enquanto que a raiz, no entanto, mostrou ser significativamente maior em solução nutritiva que em água.

Os dados de taxa de crescimento relativo e taxa de assimilação líquida (tabela 26) mostraram valores mais altos em solução nutritiva que em deficiência hídrica ou controle. A taxa de fotossíntese por unidade de área para o período estudado nos vários tratamentos dados (tabela 27), mostra que ~~na~~ houve diferenças nos resultados obtidos para controle, aumento de nutrição mineral ou deficiência hídrica.

A figura 2 mostra as curvas de transpiração para os cotilédones. Nos três tratamentos a transpiração foi semelhante, não havendo diferenças na transpiração entre 9:30 e 15:00h dentro de cada tratamento. Houve, entretanto, diferença na transpiração quando se compararam os períodos de menor insolação (7:30h e 10:00h), com o período de maior insolação (12:00h a 14:00h). Quando se compara a transpira-

TABELA 24 · Área foliar de plântulas de O. grandiflora, regadas com água (A), solução nutritiva (B), ou submetidas a menor regime de água (C). As letras comparam valores na horizontal.

Área foliar (cm ²)				
	valor inicial	A	B	C
cotilédones	9,5	16,4 a	17,5 a	17,5 a
folhas (1 ^o par)	-	10,4 ab	13,0 a	7,9 b
folhas (2 ^o par)	-	10,3 a	14,4 b	-
folhas (total)	-	20,7 a	27,3 b	7,9 c

TABELA 25 · Comprimento de plântulas de O. grandiflora crescidas em casa de vegetação e regadas com água (A), solução nutritiva (B), ou submetidas a menor regime de água (C). As letras minúsculas comparam valores na horizontal e as letras maiúsculas, na vertical.

Comprimento (cm)			
	A	B	C
raiz	24,8 aA	20,3 bA	25,2 aA
hipocótilo	2,9 a	3,1 a	3,2 a
epicótilo	2,1 a	3,0 a	1,4 b
caule	5,0 aB	6,1 aB	4,6 aB

TABELA 26 - Taxa de crescimento relativo (TCR) e taxa de assimilação líquida (TAL) de plântulas de Q. grandiflora regadas com água (A), solução nutritiva (B), ou submetidas a menor regime de água (C).

As letras comparam valores horizontal

TCR ($\text{mg} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)			
	A	B	C
plântula	0,017a	0,022b	0,012c
eixo	0,021a	0,020b	0,014c
raiz	0,021a	0,027b	0,018a
parte aérea	0,020a	0,026b	0,010c
cotilédones	0,010a	0,011a	0,010a
TAL ($\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)			
plântula	0,21a	0,31b	0,16 ^{ac}

TABELA 27 - Razão de área foliar (RAF); razão de peso foliar (RPF); área foliar específica (AFE) taxa fotosintética (Tfs) em plântulas de Q. grandiflora, regadas com água (A), solução nutritiva (B), ou submetidas a menor regime de água (C).

O intervalo de tempo utilizado para cálculos foi correspondente a 70 dias.

As letras comparam na horizontal

Tratamentos			
	A	B	C
RAF ($\text{cm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$)	0,77a	0,74a	0,79a
RPF ($\text{mg} \cdot \text{mg}^{-1}$)	0,51a	0,40a	0,49a
AFE ($\text{cm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$)	0,15a	0,15a	0,14a
Tfs ($\text{mgCO}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)	0,036b	0,045a	0,029c

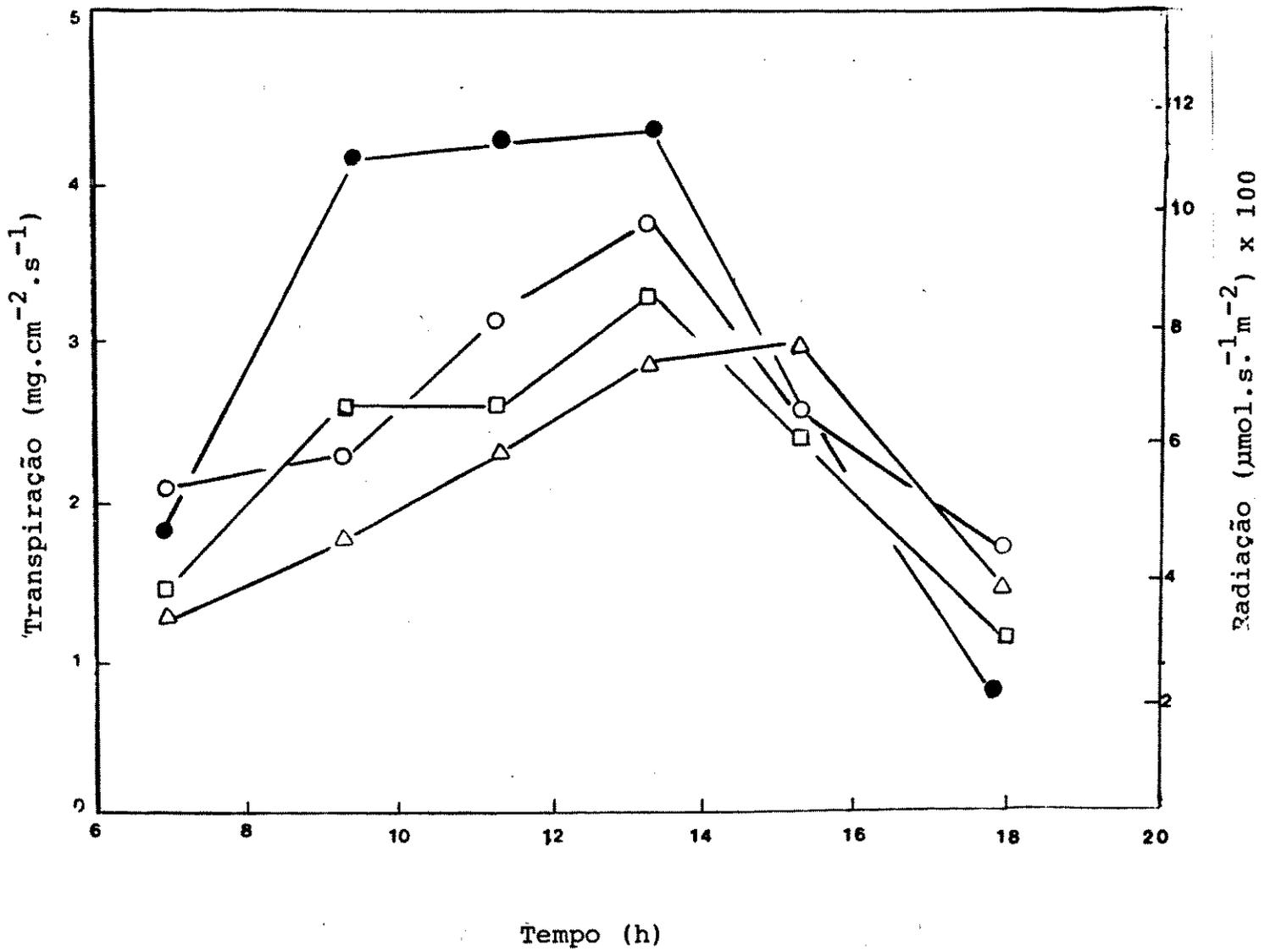


FIGURA 2 - Transpiração em cotilédones de plântulas de Q. grandiflora, crescidas por 8 semanas em casa de vegetação.
 (Δ) água; (□) solução nutritiva; (○) deficiência hídrica;
 (●) radiação.

ção ocorrida a cada horário nos vários tratamentos dados, observa-se que não houve diferenças marcantes entre os tratamentos em cada medição.

A figura 3 mostra as curvas de resistência estomática. Não houve diferenças entre os três tratamentos.

1.4. Crescimento inicial em câmara de crescimento

Nesta condição, foram observados tanto o crescimento de plântulas irrigadas diariamente, como o de plântulas submetidas à deficiência hídrica.

Um primeiro experimento foi realizado, utilizando-se 5 plântulas em cada amostragem, para cada tratamento e as plântulas sendo submetidas a uma deficiência de menos 0g de água em relação ao controle. Entretanto, os resultados obtidos num ou noutro tratamento, nos parâmetros analisados, como peso de matéria seca, área foliar, relações hídricas, teores de nitrogênio, clorofila e ácido abscísico, não mostraram diferenças, havendo grande variação dos valores encontrados dentro de um mesmo tratamento.

Para que as diferenças entre maior ou menor irrigação fossem mais nítidas, um outro experimento foi realizado com maior número de repetições (10 repetições contra as 5 do experimento anterior) e com uma deficiência hídrica mais severa.

A tabela 20 mostra os dados de peso de matéria seca referentes a 4 coletas, durante um período de 65 dias de crescimento. Observa-se, agora, uma diferença de peso desde o 35º dia, diferença essa

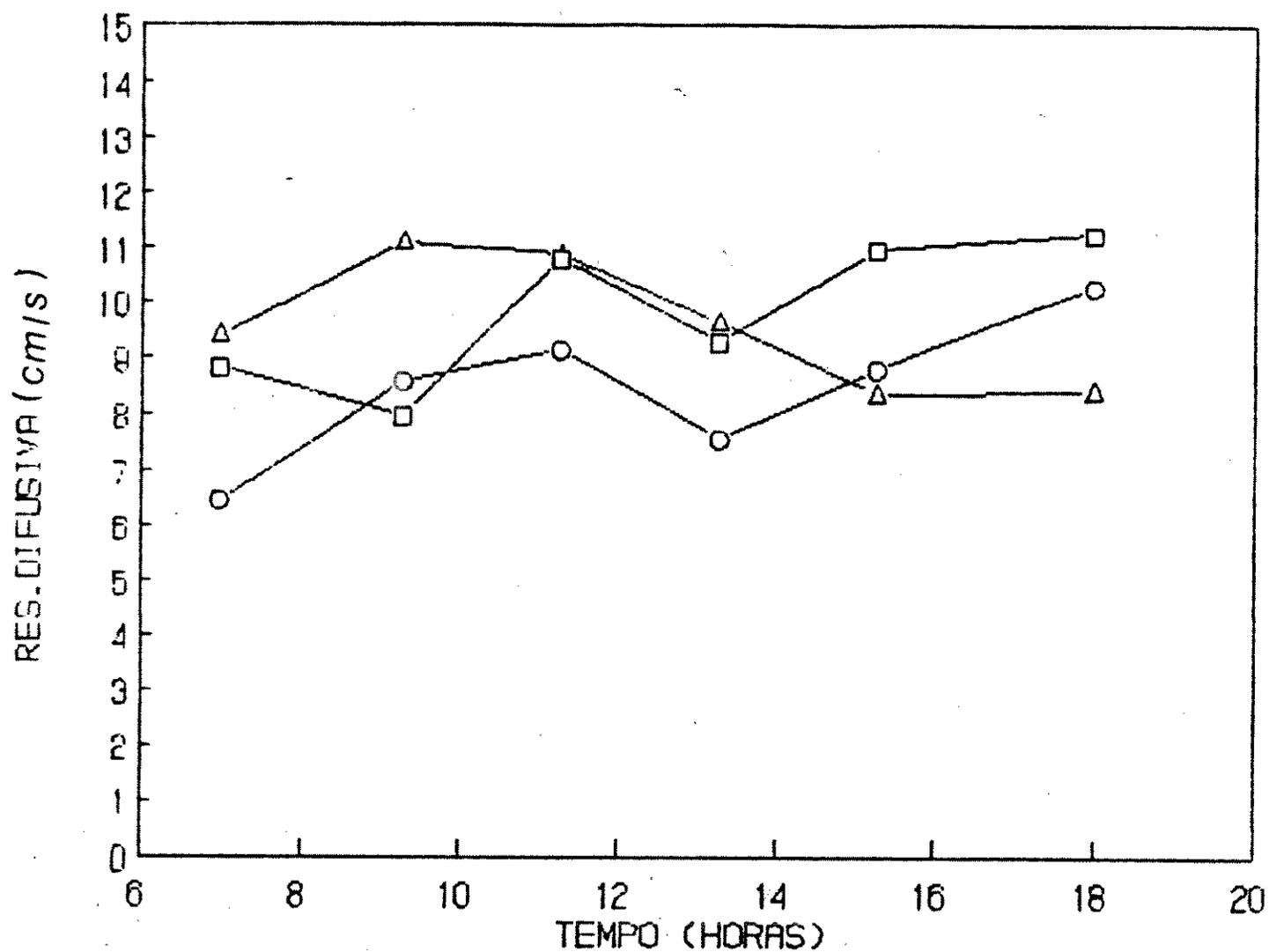


FIGURA 3 - Resistência difusiva dos estômatos à água em cotilédones de plântulas de *Q. grandiflora*, crescidas por 8 semanas em casa de vegetação. (Δ) água; (□) solução nutritiva, (○) deficiência hídrica.

TABELA 28 - Peso de matéria seca de plântulas de *Q. grandiflora* submetidas à deficiência hídrica de menos 10g de água. Controle (C), Deficiência hídrica (D)

.....

Peso de matéria seca (mg) e desvio padrão

.....

dias	raiz		Caule		cot.		folhas		total	
	C	D	C	D	C	D	C	D	C	D
20	10±2	6±1	65±15	81±2
35	36±3	24±1	9±3	9±2	77±10	69±2	3±0,1	125±16	102±10
50	100±17	57±15	21±5	10±1	105±21	85±19	59±20	8±2	285±47	160±34
65	137±29	94±22	31±5	20±5	116±15	100±17	121±11	51±6	405±40	273±46

.....

que perdurou até o final do experimento. Esse menor peso total em plântulas menos irrigadas foi dado pelo menor peso de raiz e de folhas.

A tabela 29 mostra os dados de área foliar. A área do primeiro par de folhas foi menor nas plântulas menos irrigadas até a 50^o dia de idade. Na última coleta, embora a área foliar média do primeiro par de folhas tenha sido menor nas plântulas menos irrigadas, devido à grande variação dentro de um mesmo tratamento, as diferenças de área entre folhas de plântulas submetidas aos dois tratamentos não foi significativa. A área do segundo par de folhas foi sempre menor nas plantas menos irrigadas.

A razão raiz/parte aérea foi bem maior no tratamento de deficiência hídrica (tabela 29).

A tabela 30 mostra as relações hídricas da plântula durante o experimento. Observa-se que, no 35^o dia, as plântulas com menor irrigação acusaram um potencial de água bem menor que o das plantas mais irrigadas. A turgescência, nessas plantas, também foi mais baixa, não havendo alteração no potencial osmótico. No 50^o dia não houve diferenças nos potenciais de água, osmótico e de turgescência entre os dois tratamentos. No 65^o dia, novamente, o potencial de água foi menor nas plântulas menos irrigadas, possivelmente por ter havido um ajustamento do potencial osmótico, o qual se tornou mais negativo nas plântulas menos irrigadas.

A tabela 31 mostra os dados de transpiração e condutância estomática das plântulas durante o experimento. Observa-se claramente uma redução na transpiração e condutância estomática nas plântulas me-

TABELA 29 - Área foliar e relação raiz:parte aérea (R:PA) de plântulas de *Q. grandiflora* submetidas à deficiência hídrica de menos 10g de água. Controle (C), Deficiência hídrica (D)

Área foliar (cm ²) e desvio padrão								
dias	cotilédones		1 ^o par folhas		2 ^o par folhas		total	
	C	D	C	D	C	D	C	D
20	5(±1)	5(±1)
35	7(±1)	6(±1)	1(±1)	8(±1)	6(±1)
50	7(±1)	6(±1)	4(±1)	2(±1)	1(±1)	1(±1)	13(±1)	9(±1)
65	7(±1)	6(±1)	4(±1)	3(±1)	5(±1)	3(±1)	16(±1)	12(±1)

R:PA		
semanas	C	D
20	1,7	.
35	3,0	2,7
50	1,3	3,2
65	0,9	1,2

TABELA 30 - Potenciais de água (ψ), osmótico (π) e de turgescência (P) em plântulas de Q. grandiflora submetidas à deficiência hídrica de menos 10g de água. Controle (C), Deficiência hídrica(D)

.....

Potenciais (mPa) e desvio padrão

.....

dias	ψ		π		P	
	C	D	C	D	C	D
20	-0,56±0,07	-0,92±0,05	0,36±0,1
35	-0,48±0,08	-0,75±0,17	-0,87±0,04	-0,75±0,1	0,39±0,07	0,22±0,08
50	-0,46±0,06	-0,50±0,1	-0,94±0,06	-1,0±0,1	0,49±0,08	0,5±0,1
65	-0,46±0,06	-0,74±0,15	-1,08±0,13	-1,3±0,1	0,62±0,11	0,53±0,13

.....

TABELA 31 - Transpiração e condutância estomática em plântulas de Q. grandiflora submetidas à deficiência hídrica de menos 10g de água.

Controle (C); deficiência hídrica (D)

O desvio padrão é dado seguido ao valor

.....

dias	Transpiração (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)		condutância (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	
	C	D	C	D
35	1,39±0,38	0,53±0,25	76,25±17,49	28,76±10,63
50	1,06±0,46	0,83±0,20	68,03±17,77	50,32±8,78
65	1,50±0,45	0,74±0,26	71,90±18,60	42,95±16,69

.....

nos irrigadas, no 35º e 65º dias. No 50º dia não houve diferença na transpiração e condutância estomática entre os dois tratamentos. Esses dados concordam com os de relações hídricas, mostrando que, quando o potencial de água foi mais alto nas plantas menos irrigadas, elas não restringiram a transpiração.

Para verificar se havia interferência na determinação de ABA a partir de extratos brutos, através do método de imunoensaio, foi realizado um experimento onde as mesmas quantidades de extrato vegetal diluído pela metade, foram adicionadas a diferentes concentrações de ABA. Os valores obtidos no ensaio foram plotados contra a quantidade de hormônio adicionado.

Observa-se pela figura 4 que a curva obtida referente à adição de extrato vegetal a diferentes concentrações de ABA não é paralela à curva padrão, indicando pequena interferência na determinação do hormônio.

Para verificar se, mesmo com a existência de interferência, o método media quantidades relativas de ABA com certa acuidade, experimentos foram feitos onde a amostra foi diversas vezes diluída e a quantidade de ABA determinada em cada diluição. Observa-se pela tabela 32 que a quantidade de ABA encontrada foi proporcional a cada diluição da amostra, podendo assim o método de determinação de ABA, através de imunoensaio, ser utilizado para quantificação relativa do hormônio.

A tabela 33 mostra os níveis de ABA nas plântulas durante o experimento. Infelizmente, por problemas na experimentação, os dados obtidos para os dias 20 e 65 não puderam ser utilizados. Houve um au-

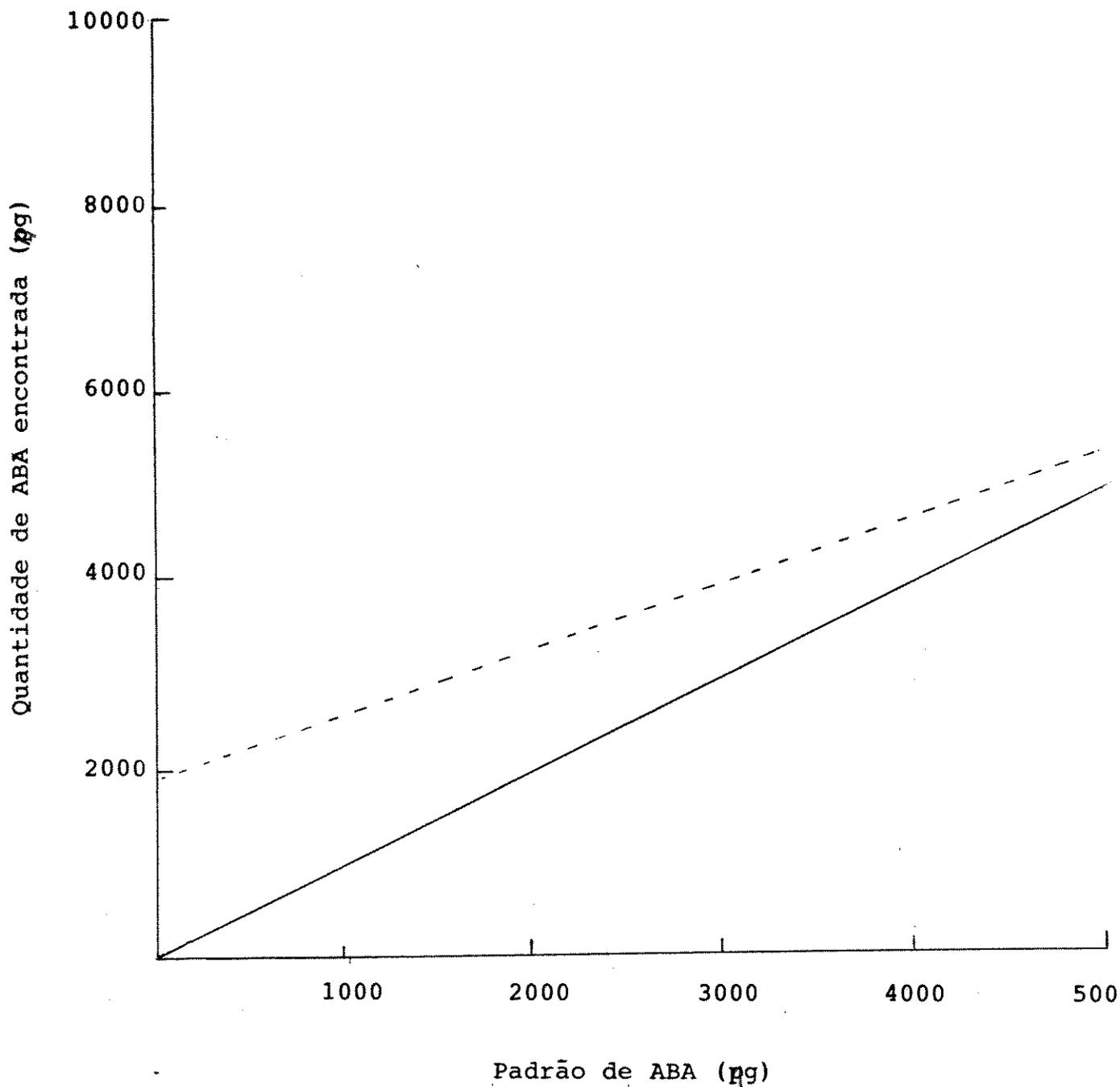


FIGURA 4 - Quantidade de ABA encontrada através de imunoensaio em soluções-padrão de ABA (—) e em soluções contendo padrão de ABA e 50 µl de extrato de folha de plântulas de Q. grandiflora (---).

mento no nível de ABA em cotilédones de plântulas sob menor irrigação no dia 35. No 50º dia, não houve diferença entre o nível de ABA em cotilédones e folhas de plântulas submetidas a maior ou menor irrigação.

A tabela 34 mostra os dados para os teores de nitrogênio e clorofila, os quais foram semelhantes para plântulas sob maior ou menor hidratação. O teor de nitrogênio foi ao redor de $10\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ de matéria seca para cotilédones e folhas e o teor de clorofila foi cerca de $3,0\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ de matéria seca para os cotilédones.

1.5. Comparação dos dados anteriores para o crescimento inicial em canteiro, casa de vegetação e câmara de crescimento

O crescimento das plântulas foi comparado nas primeiras 9 semanas. O experimento em canteiro teve suas medidas iniciadas apenas na 5ª semana de crescimento. Entretanto, os primeiros 10 dias de crescimento da plântula deram-se em câmara de crescimento de idênticas condições, tanto para os experimentos em canteiro como em casa de vegetação. Assim, nas duas primeiras semanas de crescimento, apenas 4 dias foram em diferentes condições para os dois experimentos. Como o crescimento da plântula é lento, considerou-se para efeito de cálculo, as medidas do 14º dia de crescimento em casa de vegetação como sendo iguais às medidas de crescimento do 14º dia de crescimento em canteiro. Observa-se pela tabela 35 que o maior crescimento em peso de matéria seca foi em casa de vegetação e o menor foi em canteiro. O peso de matéria seca das plântulas em câmara de crescimento foi menor, mas não

TABELA 34 - Conteúdo de nitrogênio e clorofila em cotilédones ou folhas de plântulas de *O. grandiflora* crescidas por 7 semanas em câmara de crescimento, submetidas ou não a deficiência hídrica.

C: controle; D: deficiência hídrica

repetições	nitrogênio (mg/g m.s.)				clorofila (mg/g m.s.)	
	cotilédones		folhas		cotilédones	
	C	D	C	D	C	D
1	6,3	7,0	7,3	8,0	3,3	4,0
2	10,9	9,0	7,3	7,5	3,2	3,0
3	11,1	11,0	7,5	7,8	2,4	2,5
4	11,5	11,3	10,4	11,5	2,5	3,1
5	7,0	10,5	11,0	10,0	3,1	2,2
m	7,8	7,8	7,1	7,4	2,7	3,0

TABELA 35 - Peso de matéria seca de plântulas de *O. grandiflora* crescidas em canteiro (c); casa de vegetação (c.v.) e câmara de crescimento (c.c) ao final de 7 semanas de crescimento.

cot.: cotilédones; p.a.: parte aérea.

tratamentos	peso de matéria seca (mg)				
	raiz	folhas	cot.	p.a.	total
c	62	16	114	38	214
c.v.	97	176	133	240	470
c.c.	100	121	116	152	360

diferente daquele em casa de vegetação.

Em canteiro, o menor peso foi devido tanto ao menor crescimento da raiz, como da parte aérea, embora a restrição no crescimento tenha sido muito maior para a parte aérea. O peso das raízes correspondeu a 64% do peso das raízes em casa de vegetação, enquanto que o peso das folhas correspondeu a 0% daquele visto para folhas em casa de vegetação.

Em câmara de crescimento, o menor crescimento em peso da plântula, em relação à casa de vegetação, foi devido ao menor crescimento das folhas, mas não do de raízes, que apresentaram peso bem superior ao das outras condições de crescimento.

Quando se compara a área foliar nas três condições de crescimento (tabela 36), verifica-se que a área de plântulas em casa de vegetação foi muito maior que aquelas nas demais condições (cerca de 3,5 vezes maior que em casa de vegetação e 7 vezes maior que em canteiro).

O crescimento maior da raiz em relação à parte aérea é observado apenas em plântulas crescidas em canteiro. A relação raiz/parte aérea foi diferente nas três condições, sendo a menor relação verificada em casa de vegetação e a maior em canteiro.

Analisando o crescimento nas três condições, em termos de \overline{TCR} (tabela 37), verificou-se um menor valor (0,017/d) para as plântulas crescidas em canteiro. Naquelas crescidas em casa de vegetação e câmara de crescimento observaram-se taxas semelhantes (0,036/d).

Quando se considera apenas o eixo para os cálculos de \overline{TCR} , as plântulas crescidas em canteiro ainda mostraram a menor \overline{TCR}

TABELA 36 - Área foliar e cotiledonar e razão raiz:parte aérea (R:P.A.) de plântulas de Q. grandiflora crescidas em canteiro (C); casa de vegetação (c.v.) e câmara de crescimento (c.c.) ao final de 9 semanas de crescimento.

tratamentos	área (cm ²)		raiz/parte aérea
	área foliar	área cotiledonar	R:P.A.
c.	3,6	17,7	1,6
c.v.	31,2	17,0	0,4
c.c.	9,0	7,0	0,9

TABELA 37 - Taxa de crescimento relativo de plântulas de Q. grandiflora crescidas em canteiro (c); casa de vegetação (c.v.) e câmara de crescimento (c.c.), ao final de 9 semanas de crescimento.

tratamentos	taxa de crescimento relativo (mg.mg. ⁻¹ .d. ⁻¹)		
	c	c.v.	c.c.
plântula	0,019	0,037	0,036
eixo	0,054	0,077	0,064
raiz	0,056	0,065	0,050
parte aérea	0,052	0,087	0,072
cotilédones	0,007	0,010	0,007

(0,054/d). Entretanto, a \overline{TCR} de plântulas em câmara de crescimento foi menor (0,064/d) que aquelas de plântulas em casa de vegetação (0,079/d).

Quando a \overline{TCR} do eixo é repartida entre raiz e parte aérea, vê-se que os menores valores da \overline{TCR} em canteiro e câmara de crescimento foram dados por menores valores tanto da \overline{TCR} da raiz, como pela do caule.

A \overline{TAL} apresentou maior valor para as plântulas em casa de vegetação e câmara de crescimento, e menor para as plântulas em canteiro (tabela 30).

Desdobrando-se a \overline{TCR} em \overline{TAL} e RAF , observa-se que, no caso de plântulas em canteiro, a contribuição para uma menor \overline{TCR} foi dada pela menor \overline{TAL} , já que RAF foi praticamente igual àquela encontrada em casa de vegetação. Em plântulas mantidas em câmara de crescimento, a RAF foi bastante mais baixa que aquela de plântulas em casa de vegetação, mas o alto valor para \overline{TAL} fez com que a \overline{TCR} de plântulas crescidas em casa de vegetação e câmara de crescimento fosse semelhantes (tabela 30).

A RAF pode ser desdobrada em razão de peso foliar (RPF) e área foliar específica (AFE). Observa-se que a RPF e AFE para casa de vegetação e canteiro foram semelhantes, mostrando que os dois fatores contribuíram para a semelhança dos valores encontrados para RAF nessas duas condições de crescimento. Os menores valores para RAF em câmara de crescimento também foi devido mais à contribuição de menor AFE , já que o valor da RPF foi semelhante aos encontrados em c. e c.v. (tabela 38).

TABELA 30 - Taxa de assimilação líquida (\bar{TAL}); razão de área foliar (RAF); razão de peso foliar (RPF), área foliar específica (AFE) e taxa fotossintética (TF) de plântulas de Q. grandiflora crescidas em canteiro (c); casa de vegetação (c.v.) e câmara de crescimento (c.c.) ao final de 7 semanas de crescimento.
O intervalo de tempo utilizado para os cálculos foi o mesmo citado na tabela anterior.

tratamentos	\bar{TAL} ($mg \cdot cm^{-2} \cdot d^{-1}$)	RAF (cm^2/mg)	RPF (mg/mg)	AFE (cm^2/mg)	TF ($mgCO_2 \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$)
c	0,210	0,091	0,076	0,120	0,029
c.v.	0,380	0,094	0,810	0,117	0,057
c.c.	0,720	0,050	0,0720	0,072	0,099

O tempo de aparecimento das folhas foi diferente nas três condições de crescimento. Em canteiro, o primeiro par de folhas surgiu ao redor da 7ª semana, enquanto que nas outras condições surgiu ao redor da 5ª semana. O 2º par de folhas surgiu ao redor da 6ª semana em casa de vegetação, e ao redor da 7ª semana em câmara de crescimento.

A partição de carbono entre raiz e parte aérea foi diferente nas três condições. Em canteiro, desde a 5ª semana de crescimento, quando as medidas tiveram início, sempre houve uma alocação maior de matéria para as raízes, em detrimento da parte aérea. Esta relação tendeu a aumentar com a idade da plântula (tabela 4). Em casa de vegetação ou em câmara de crescimento, a alocação de matéria foi maior para a raiz, no início do crescimento, invertendo-se este fato após a 5ª ou 7ª semanas de crescimento (tabelas 12 e 28). Ao final de 9 semanas, a relação raiz:parte aérea foi mais alta para as plântulas em canteiro e mais baixa para as plântulas crescidas em casa de vegetação (tabela 36).

1.6. Atividade e determinação da RUBPco

Os experimentos apresentados aqui foram realizados em câmara de crescimento.

Para a familiarização com a metodologia de medição da atividade da RUBPco, ensaios preliminares foram feitos com folhas de feijão, onde a metodologia já havia sido utilizada. Os resultados de um desses experimentos são vistos na tabela 39. Foi realizado, então, um ensaio para a medição da atividade da RUBPco de *O. grandiflora*. Entre-

TABELA 37 · Atividade de RUBPco em folhas de feijão de uma semana de idade.
 Tempo de reação de 1 minuto. Controle 1(C1)* = ensaio realizado sem a enzima; Controle 2(C2)* = ensaio realizado sem o substrato (RUBP).

repetições	atividade de RUBPco (cpm.min ⁻¹ .mg ⁻¹)
1	774
2	963
3	950
4	979
5	999
6	954
C1	1
C2	1

* notação usada, nas tabelas que vêm a seguir, sobre atividade de RUBPco.

tanto, não foi possível determinar a atividade da enzima nesta espécie

Como as folhas e cotilédones dessa espécie são bastante rígidos, pensou-se que a maceração em graal para a extração da enzima não tivesse sido eficiente. Num segundo e terceiro experimentos, a maceração foi feita através de homogeneizador de vidro ou Polytron. Novamente, não foi possível determinar a atividade da enzima.

Pensando na existência da ação de um possível inibidor da RUBPco em Q. grandiflora, foram misturados extratos centrifugados de folhas de feijão com extratos centrifugados de cotilédones de Qualea. Observou-se, que o efeito da mistura de extratos na atividade da RUBPco em feijão tem o mesmo efeito que o de diluição, mas não o de inibição (tabela 40). Entretanto, quando folhas de feijão foram maceradas juntamente com os cotilédones de Q. grandiflora, houve completa inibição da atividade da RUBPco nesse extrato misto (tabela 41).

Para verificar se essa inibição era causada por fenóis, ao meio de extração foi acrescentado um agente protetor da enzima contra a ação dessas substâncias, PVP 40. Observa-se, pela tabela 42, que a inibição observada anteriormente, foi quase que totalmente removida.

Em dois outros experimentos, folhas de Q. grandiflora foram maceradas juntamente com folhas de feijão, na presença ou ausência de PVP 40. Observa-se, pelas tabelas 43 e 44, que folhas de Qualea também inibem a atividade da RUBPco em extrato de folhas de feijão; essa inibição foi grandemente removida na presença de PVP.

Um outro experimento foi feito macerando-se folhas ou cotilédones de Q. grandiflora em presença de PVP, para retirar a influência de fenóis na atividade da enzima. Ainda assim, não foi possível

TABELA 40 - Atividade de RUBPco em extrato de cotilédones de plântulas de Q. grandiflora misturado com extrato de folhas de feijão.
A mistura conteve 50% de cada extrato.
Tempo de reação de 3 minuto.
feijão 50% = extrato de feijão diluído pela metade.

repetições	atividade de RUBPco (cpm.min ⁻¹ .mg ⁻¹)			
	<u>Qualea</u>	feijão	feijão+ <u>Qualea</u>	feijão 50%
1	19	2675	1441	1259
2	19	2685	1734	1027
C1	20	20	20	20
C2	21	31	34	15

TABELA 41 - Atividade de RUBPco em extrato de folhas de feijão maceradas juntamente com cotilédones de plântulas de Q. grandiflora.
Tempo de reação de 1 minuto.
feijão 50% = extrato de feijão diluído pela metade.

repetições	atividade de RUBPco (cpm.min ⁻¹ .mg ⁻¹)			
	<u>Qualea</u>	feijão	<u>Qualea</u> + feijão	feijão 50%
1	6	1015	6	492
2	5	1460	6	670
3	6	1369	6	777
C1	6	6	6	6
C2	5	4	7	4

TABELA 42 - Atividade de RUBPco em extrato de folhas de feijão macerados juntamente com cotilédones de plântulas de Q. grandiflora em presença de PVP 40.
Tempo de reação de 1 minuto.
feijão 50% = extrato de feijão diluído pela metade.

repetições	atividade de RUBPco (cpm.min ⁻¹ .mg ⁻¹)		
	<u>Qualea</u>	<u>Qualea</u> + feijão	feijão 50%
1	5	601	002
2	6	603	637
C1	6	6	6
C2	29	6	6

TABELA 43 - Atividade de RUBPco em extrato de folhas de feijão maceradas juntamente com folhas de plântulas de Q. grandiflora.
Tempo de reação de 1 minuto.
feijão 50% = extrato de feijão diluído pela metade.

repetições	atividade de RUBPco (cpm.min ⁻¹ .mg ⁻¹)			
	<u>Qualea</u>	feijão	<u>Qualea</u> + feijão	feijão 50%
1	6	300	5	163
2	5	418	5	165
3	5	364	5	209
C1	6	6	6	6
C2	8	5	5	6

TABELA 44 - Atividade de RUBPco em extrato de folhas de feijão macerados juntamente com folhas de plântulas de Q. grandiflora em presença de PVP 40.
Tempo de reação de 1 minuto.
feijão 50% = extrato de feijão diluído pela metade.

repetições	atividade de RUBPco (cpm.min ⁻¹ .mg ⁻¹)			
	<u>Qualea</u>	feijão	<u>Qualea</u> + feijão	feijão 50%
1	6	353	134	107
2	6	367	137	162
3	6	398	99	203
C1	6	6	6	6
C2	6	6	6	6

medir a atividade da RUBPco.

Pensando que a quantidade de fenóis presente em Q. grandiflora fosse muito além do poder neutralizador do PVP, cotilédones foram antes macerados em acetona, para a extração de fenóis, e só então utilizados para extração de RUBPco. Mas, ainda assim, não foi possível medir a atividade da enzima.

Qualea grandiflora possui grande quantidade de alumínio, e este, além dos fenóis, pode interferir na a atividade da RUBPco. Para a remoção tanto de fenóis como de alumínio, extrato de cotilédone foi purificado através de coluna de SEPHADEX G25. Entretanto, novamente, não foi possível medir a atividade da enzima.

Para retirar qualquer inibição provocada por fatores externos ao cloroplasto, a extração da enzima foi feita a partir de cloroplastos isolados de cotilédones ou folhas. Novamente não foi possível medir a atividade da RUBPco.

Pensando que a quantidade endógena da enzima pudesse ocorrer em baixos níveis, e isso dificultar a medição da atividade, experimentos foram feitos para a quantificação da enzima, através de imunensaíais.

Um experimento foi feito comparando a atividade da RUBPco em Q. grandiflora com outras plantas. As plantas escolhidas foram Arabidopsis thaliana, a qual estava crescendo numa intensidade luminosa similar a de Q. grandiflora, e Schefflera arboricola, uma planta de sombra. O experimento foi feito nas mesmas bases de peso de matéria fresca para as três espécies. A figura 5 mostra bandas de RUBPco determinadas por imunensaio, localizadas na região de peso molecular corres-

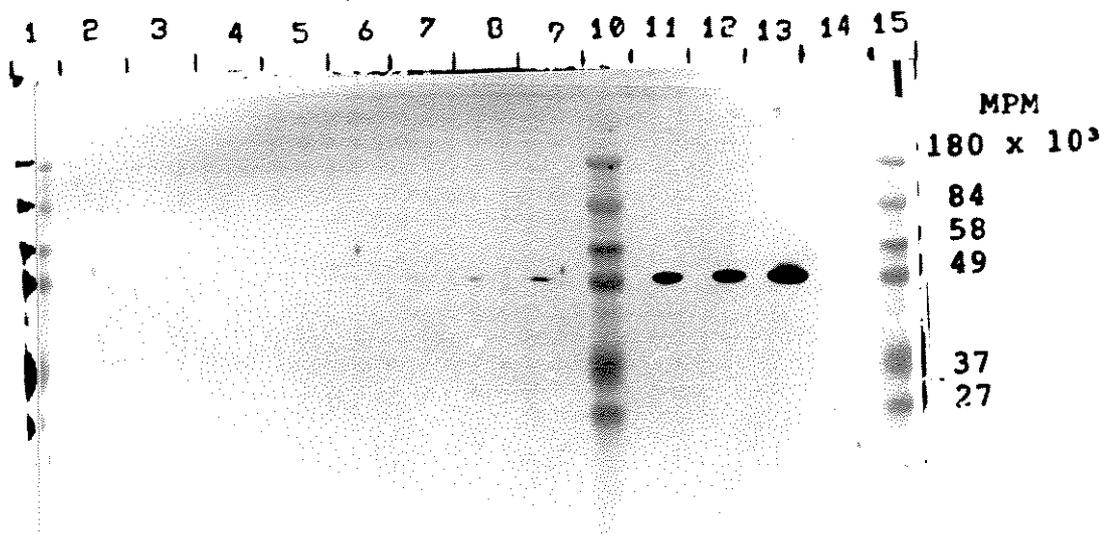


FIGURA 5 - Polipeptídeos eletrotransferidos e tratados com anti corpo contra RUBPco. Linhas 2-3-4-5-6 correspondem a Q. grandiflora (1º par de folhas); linhas 7-8-9, a S. arboricola; linhas 11-12-13, a A. thaliana. Linhas 1-10-15 correspondem aos marcadores de peso molecular. Linhas 2-7-11; 3-8-12 e 4-9-13 correspondem aos seguintes pesos frescos: 4,84 - 9,67 e 19,34µg. Linhas 5 e 6 correspondem a 29,01 e 48,35µg de peso fresco.

pondente a 47000, dada pelos marcadores de peso molecular. Pode ser observada a existência de bandas bem nítidas da enzima para A. thaliana (11-12-13); bandas menos nítidas para S. arboricola (7-8-9) e nenhuma banda para Q. grandiflora (2-3-4-5-6). Um segundo experimento foi feito, aumentando-se a quantidade de material para Q. grandiflora e verificando o nível de RUBPco em outra espécie arbórea, Prunus avium. Pela figura 6 observa-se, agora, que foi possível serem visualizadas bandas correspondentes à RUBPco para Q. grandiflora (2-3-4), se bem que a níveis bem menores que os das outras três espécies. Um terceiro experimento foi realizado para comparar os níveis de RUBPco entre folhas e cotilédones de Q. grandiflora. Pode ser observado, pela figura 7, que, apesar de terem sido utilizados pesos similares, o ensaio não foi capaz de determinar a presença de RUBPco em cotilédones (bandas 2-3-4), enquanto mostrou bandas bem visíveis para folhas (bandas 5-6-7).

Esse baixo nível de RUBPco em cotilédones poderia ser causado pela degradação da enzima por proteases presentes no extrato. A atividade de proteases foi medida no extrato de folhas e cotilédones de Q. grandiflora. Observou-se que a atividade de proteases foi baixa em extrato de folhas, e quase inexistente em extrato de cotilédones.

Também foi comparado, entre folhas e cotilédones, o nível da proteína D₁, localizada no fotossistema II das membranas dos tilacoides, e envolvida no sistema de transformação de energia luminosa em energia química. Pode ser observado pela figura 8, que apesar das bandas referentes à proteína D₁ serem mais nítidas em folhas (5-6-7), os cotilédones também apresentaram bandas bem visíveis da enzima (2-3-4).

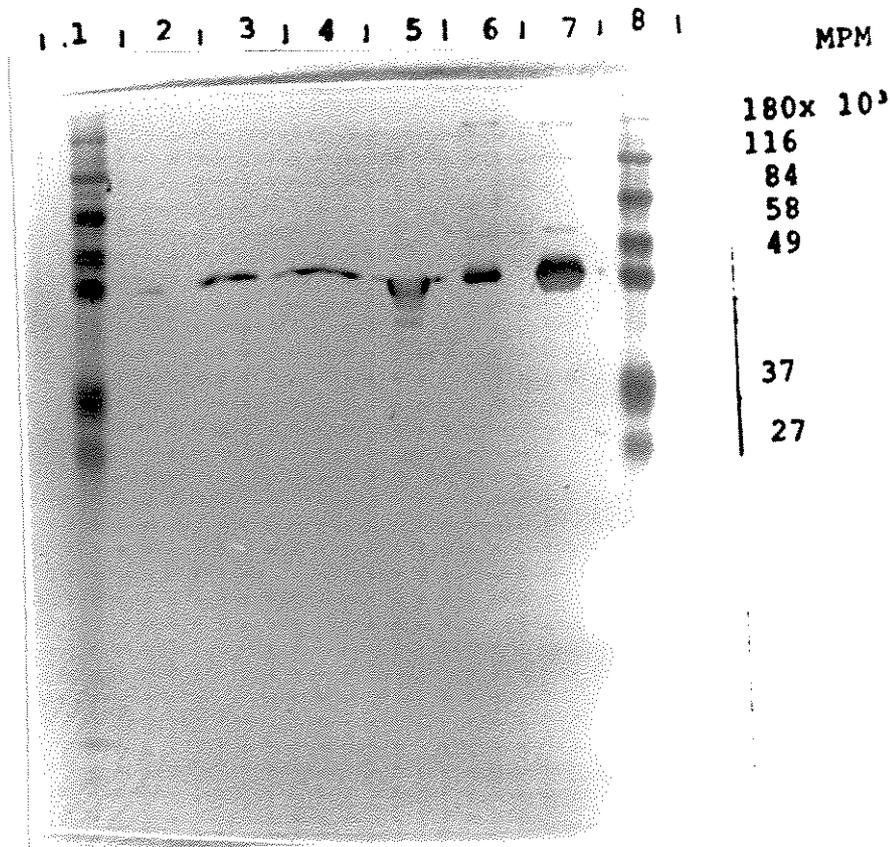


FIGURA 6 - Polipetptídeos eletrotransferidos e tratados com anti corpo contra RUBPco. Linhas 2-3-4 correspondem a Q. grandiflora (1º par de folhas); linha 5, a P. aviam; linha 6, a S. arboricola e linha 7, a A. thaliana. Linhas ~~1 e 8~~²⁻³⁻⁴⁻⁵ correspondem ao mesmo peso de matéria fresca (154,7µg) e linhas 3 e 4 correspondem a 773,6 e 1160,4µg, respectivamente, de peso de matéria fresca.

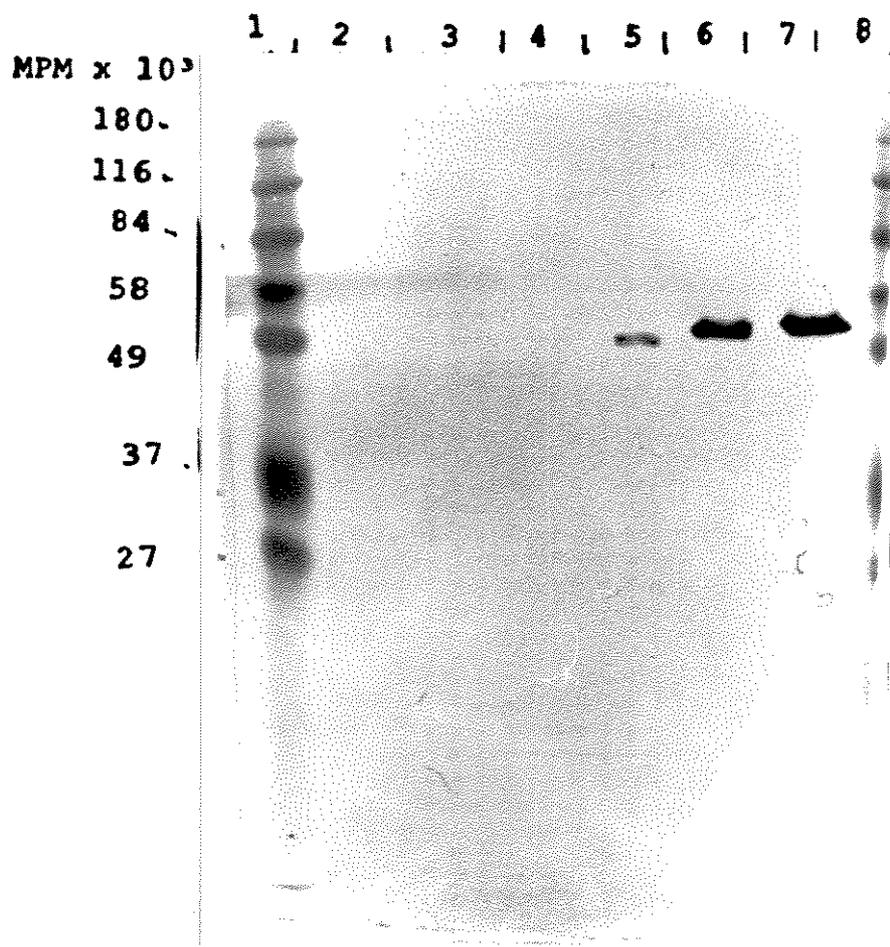


FIGURA 7 - Polipeptídeos eletrotransferidos e tratados com anti corpo contra RUBPco. Linhas 2-3-4 correspondem a cotilédones e linhas 5-6-7 correspondem ao 1º par de folhas de Q.grandiflora. Linhas 1 e 8 correspondem aos marcadores de peso molecular. Linhas 2-3-4 correspondem a 272-1360-2040µg, respectivamente. Linhas 5-6-7, correspondem a 211,2 - 1056 - 1584 µg, respectivamente.

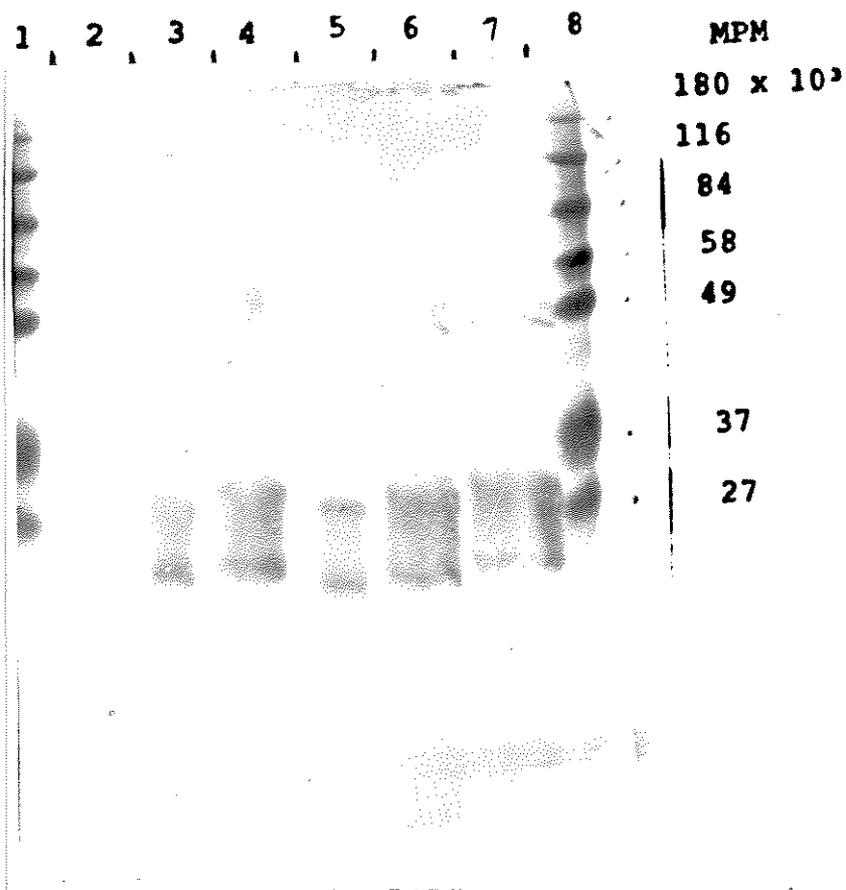


FIGURA 8 - Polipeptídeos eletrotransferidos e tratados com anticorpo contra a proteína D₁ do Fotossistema II. Linhas 1 e 8 correspondem aos marcadores de peso molecular. Linhas 2- 3- 4 correspondem a 1,092 - 5,460 - 8,190mg de peso fresco. Linhas 5 - 6 - 7 correspondem aos pesos frescos de 1,056 - 5,280 - 7,920mg, respectivamente.

2. Crescimento de folhas em árvores no cerrado

2.1. Comprimento, largura e área foliar

As medidas de crescimento de folhas tiveram início em outubro.

A tabela 45 mostra o número de pares de folhas em 20 ramos de árvores de *Q. grandiflora* com o decorrer do tempo. Observa-se que nos ramos analisados puderam ser encontrados até oito pares de folhas (tabela 45, ramo 17). Embora 100% dos ramos analisados tenham apresentado o terceiro primórdio foliar; 90%, o quarto; 80%, o quinto; 35%, o sexto; 20%, o sétimo e 5%, o oitavo, ao final do crescimento das folhas, 100% dos ramos apresentaram o primeiro e o segundo pares de folhas, 75% até o terceiro par, 52% até o quarto par, 23% até o quinto par, 15% até o sexto par, 10% até o sétimo par e 0% até o oitavo par, mostrando que embora muitos pares de folhas tenham surgido, eles não chegaram a se desenvolver. Pelas tabelas 45 e 46 observa-se que houve um intervalo de cerca de uma semana entre o surgimento de dois pares de folhas consecutivos, sendo, portanto, o filocrono de 1 semana. Também pode ser visto que o último par surgiu na 6ª semana do experimento. Um apanhado geral é apresentado na tabela 47.

A análise do crescimento de folhas, em termos de comprimento de nervura principal, mostrou que as folhas de um mesmo par têm crescimento semelhante. As figuras 7 a 28 mostram o comprimento da nervura principal com a idade, de folhas de vinte ramos até 14ª a se-

TABELA 45 - Número de pares de folhas por ramo, em árvores de Q. grandiflora. Contagens semanais até a 49ª semana. Os ramos marcados com um asterisco tinham folhas com mais de 2cm de comprimento no início das medições; os outros tinham folhas com menos de 2 cm. A= árvore; R= ramos correspondentes, numerados de 1 a 5.

número de pares de folhas												
semanas												
ramos	1	2	3	4	5	6	7	8	47	49	A	R
1	3	2	5	5	2				2	0	1	1
2	3	4	5	5	2				2	0	1	2
3	3	4	5	5	3				3	0	1	3
4	3	4	5	5	3				3	0	1	4
5	3	4	5	2	2				2	0	1	5
6	3	4	5	3	3	2			2	0	2	1
7*	4	5	5	4					4	0	2	2
8*	5	6	6	4					4	0	2	3
9	4	5	6	6	6	4			4	0	2	4
10	5	5	3						3	0	2	5
11	2	2	3	4	4	4	2		2	0	3	1
12	2	2	3	2	1				1	0	3	2
13	3	5	6	7	7	5			5	0	3	3
14	2	2	4	4	4	5	3		3	0	3	4
15	3	4	5	6	6	6	4		4	0	3	5
16	6	6	6	6	4				4	0	4	1
17*	8	8	8	8	8	7			7	0	4	2
18	3	4	5	6	7	6	4		4	0	5	1
19*	6	6	6	6	6	6	6		6	0	4	4
20*	7	7	7	7	7	7	6		6	0	4	5

TABELA 46 · Número de pares de folhas novas, por semana, em ramos de árvores de *Q. grandiflora*.
Os números grifados indicam o número de pares de folhas já existentes no início da medição.

número de pares de folhas novas							
semanas							
ramos	1	2	3	4	5	6...	49
1	3	1	1	0	0	0	
2	3	1	1	0	0	0	0
3	3	1	1	0	0	0	0
4	3	1	1	0	0	0	0
5	3	1	1	0	0	0	0
6	3	1	1	0	0	0	0
7	4	1	0	0	0	0	0
8	5	1	0	0	0	0	0
9	4	1	1	0	0	0	0
10	5	0	0	0	0	0	0
11	3	0	1	1	0	0	0
12	3	0	1	0	0	0	0
13	3	2	1	0	1	0	0
14	3	0	2	0	0	1	0
15	3	1	1	1	0	0	0
16	3	0	0	0	0	0	0
17	3	0	0	0	0	0	0
18	3	1	1	1	1	0	0
19	2	1	0	0	0	0	0
20	2	0	0	0	0	0	0

B

TABELA 47 · Pares de folhas (número inicial, máximo e final) e semana do aparecimento do último par em 20 ramos de árvores de Q. grandiflora.

A= nº de pares no início da medição

B= nº máximo de pares

C= nº de pares na 47ª semana

D= nº de pares na 49ª semana

E= semana do aparecimento do último par

ramos	A	B	C	D	E
1	3	5	2	0	3
2	3	5	2	0	3
3	3	5	3	0	3
4	3	5	3	0	3
5	3	5	2	0	3
6	3	5	2	0	3
7	4	5	4	0	2
8	5	6	4	0	2
9	4	6	4	0	3
10	5	5	3	0	1
11	2	4	2	0	4
12	2	3	1	0	3
13	3	7	5	0	5
14	2	5	3	0	4
15	3	6	4	0	4
16	6	6	4	0	1
17	0	0	7	0	1
18	3	7	4	0	5
19	7	0	6	0	2
20	7	7	6	0	1

mana. Os valores da 14ª semana repetiram-se até o final do experimento, 40ª semana. São mostradas apenas as folhas de um dos lados dos ramos, já que suas opostas, também medidas, tiveram crescimento semelhante. Todos os ramos analisados chegaram a apresentar, por certo período, mais do que dois pares de folhas. Entretanto, muitos pares de folhas morreram logo no início do crescimento. Nos ramos analisados, o primeiro par de folhas surgido teve o comprimento final da nervura menor que o das folhas dos pares subsequentes. Observa-se, ainda, nas figuras 9 a 28, que o comprimento da nervura principal começou a estabilizar por volta da 5ª ou 6ª semanas após o surgimento da folha. Exceção a esse fato foi apresentada por ramos mais velhos, com folhas maiores que dois centímetros no início das medidas (tabela 45). Com base na observação de ramos com folhas menores que dois centímetros no início das medidas, foram feitas curvas de crescimento da nervura principal de cada par de folhas, com os valores médios encontrados em todos os ramos analisados. Essas curvas são observadas na figura 29. Observa-se também a estabilização do crescimento da nervura principal ao redor da 5ª ou 6ª semanas após o surgimento da folha. Por volta da 10ª semana após o início das medidas, todas as folhas do ramo já tinham atingido o tamanho definitivo.

A largura foi medida nas folhas expandidas (parte mais larga da folha), o que resultou num menor número de medidas de largura do que de comprimento. As folhas medidas em cada ramo e a semana da primeira medida estão na tabela 48. Pela análise das curvas de largura (não apresentadas aqui), pode-se verificar que à semelhança do ocorrido para nervura principal, as folhas de ambos os lados de um mesmo nó

.Fig. 9

ramo 1

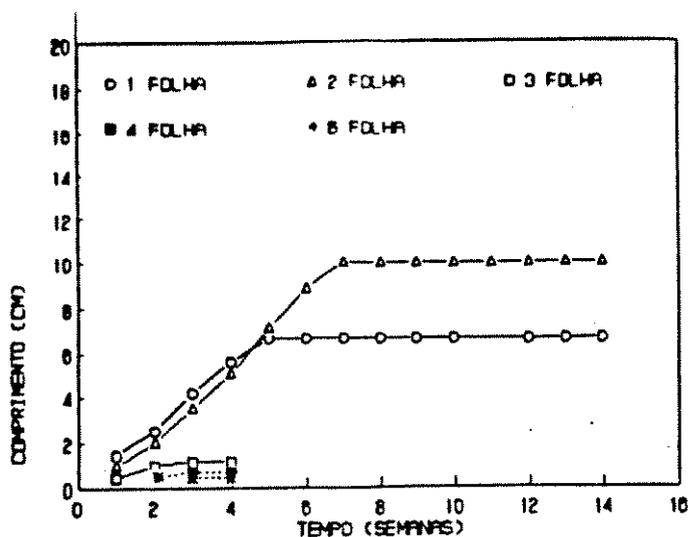
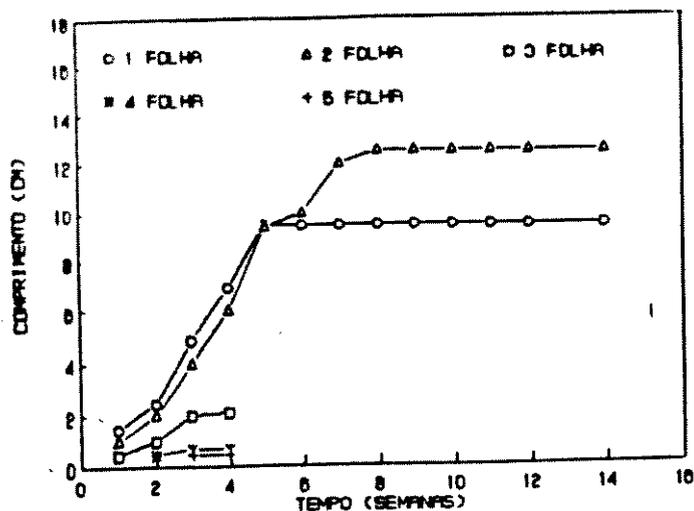


Fig. 10

ramo 2



- Fig. 11

ramo 3

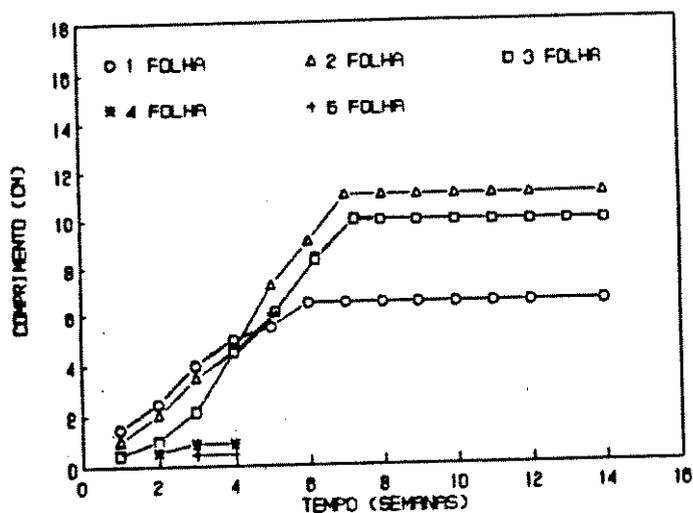
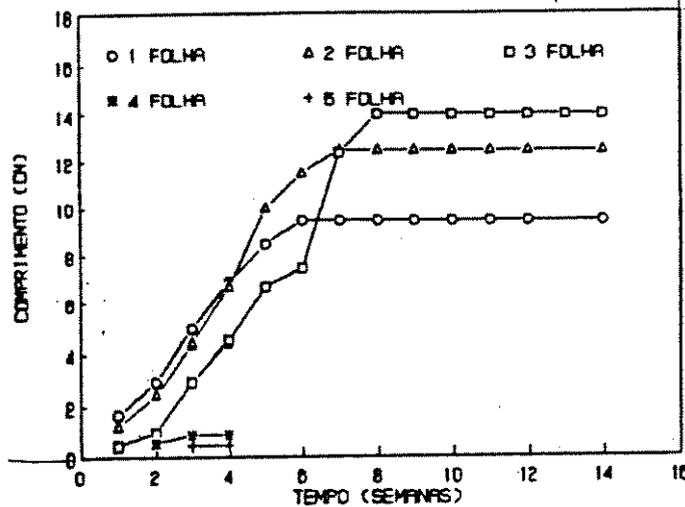


Fig. 12

ramo 4



FIGURAS 9 a 28 - Comprimento da nervura principal, até a 14ª semana de idade, de folhas de árvores de *Q. grandiflora*. Os algarismos que antecedem a palavra folha indicam o nó ao qual pertence a folha: 1 FOLHA, corresponde à folha do 1º nó e, assim, sucessivamente. As figuras de 9 a 28 representam, em ordem, os ramos de 1 a 20. Foram representadas apenas as folhas de um dos lados do ramo.

Fig. 13 ramo 5

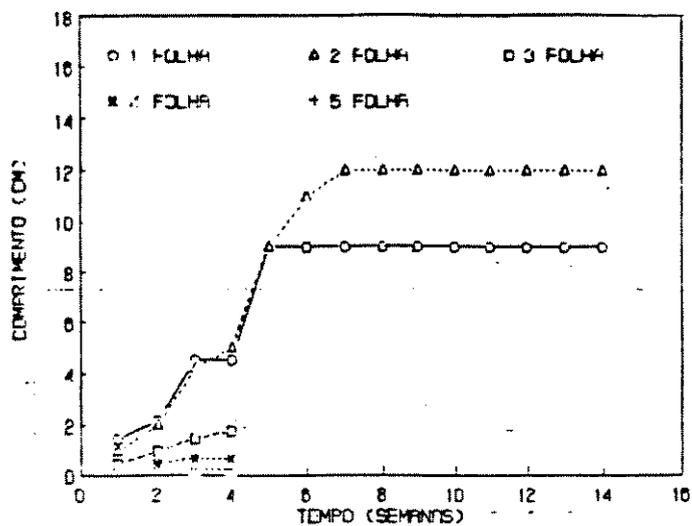


Fig. 14 ramo 6

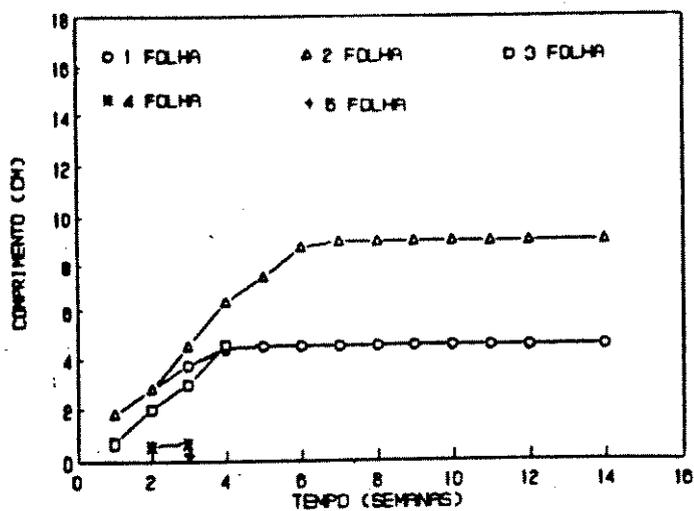


Fig. 15 ramo 7

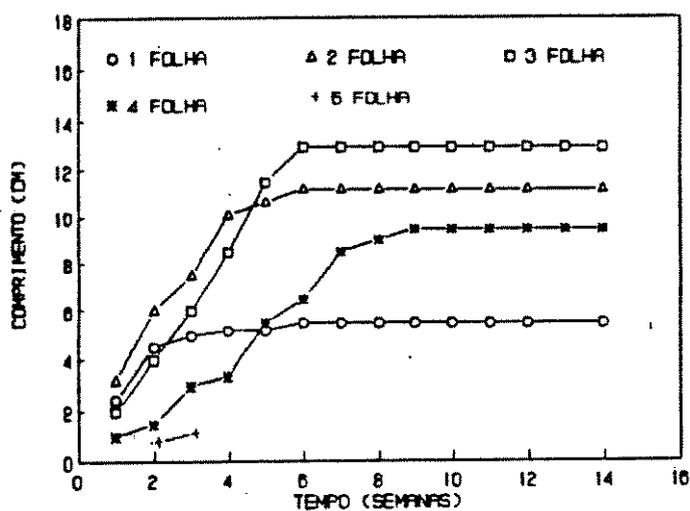


Fig. 16 ramo 8

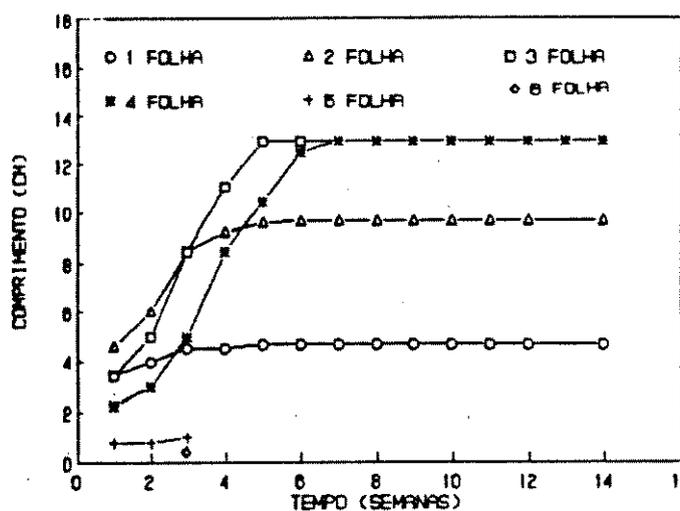


Fig. 17 ramo 9

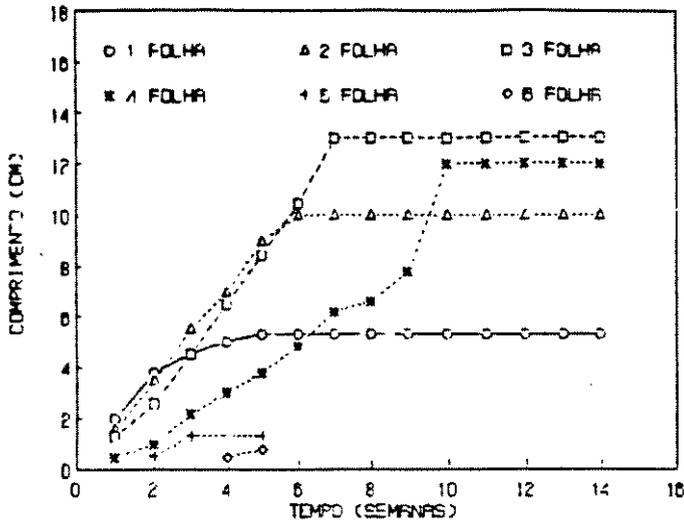


Fig. 18 ramo 10

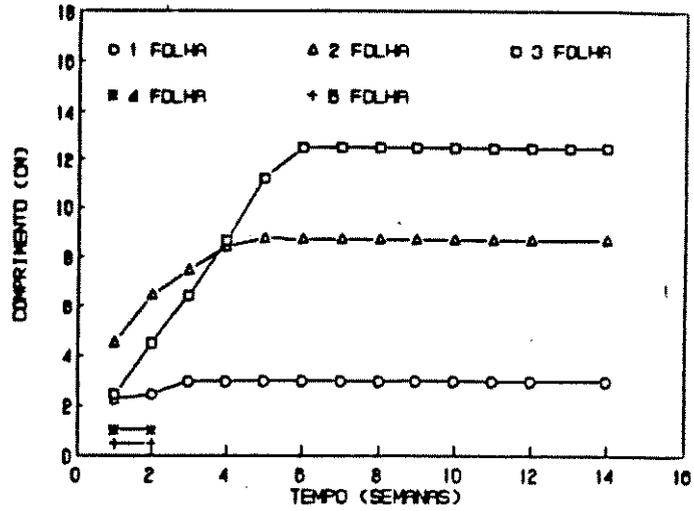


Fig. 19 ramo 11

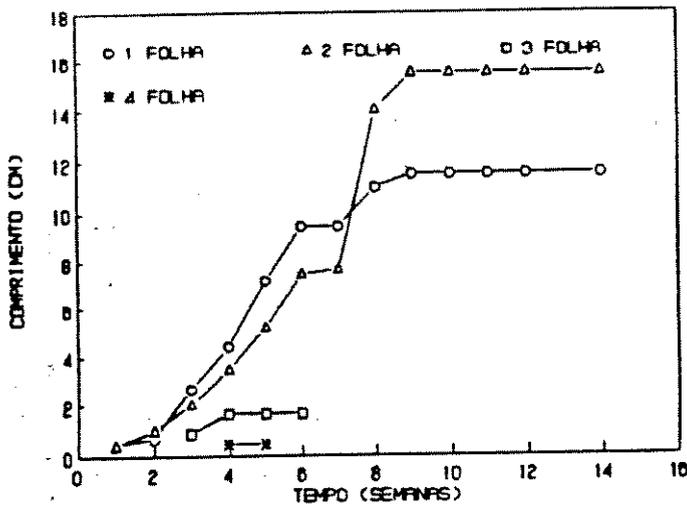


Fig. 20 ramo 12

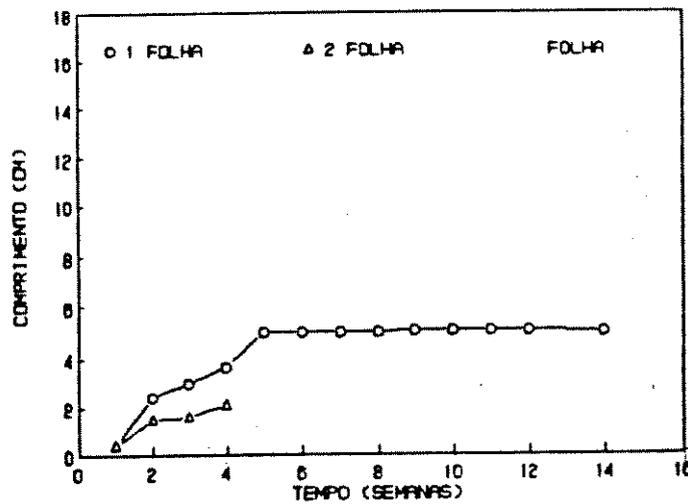


Fig. 21 ramo 13

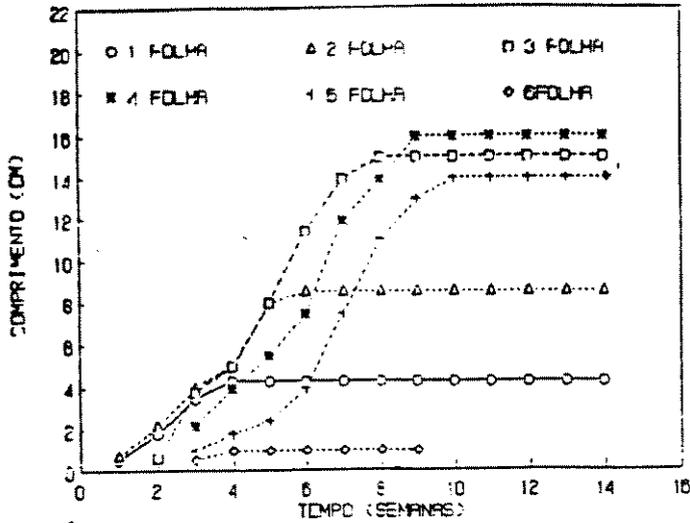


Fig. 22 ramo 14

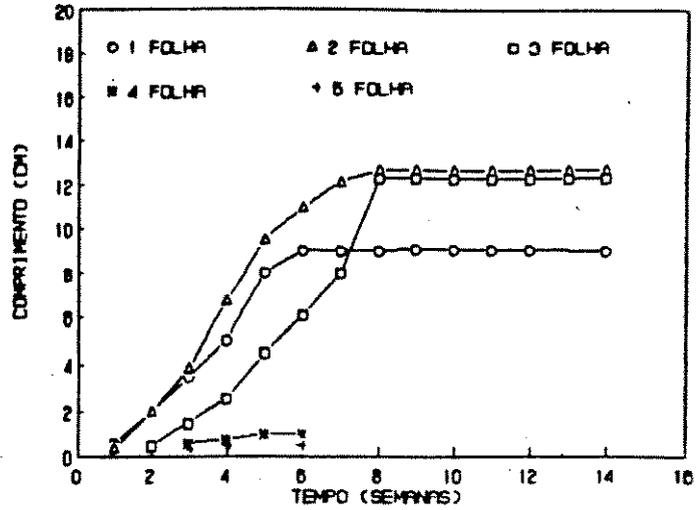


Fig. 23 ramo 15

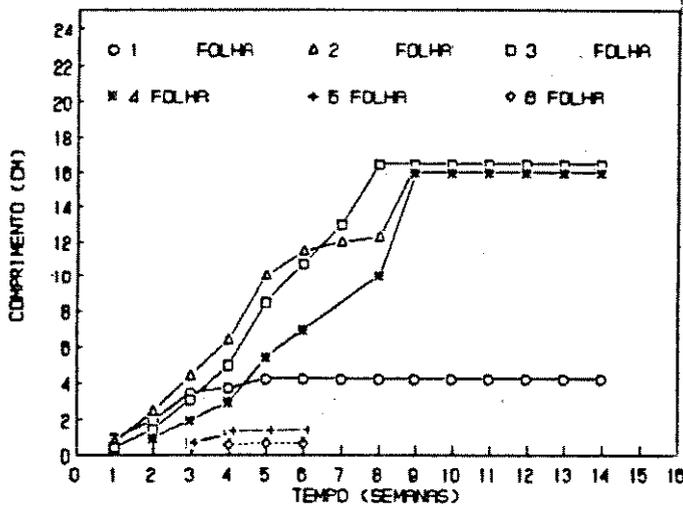


Fig. 24 ramo 16

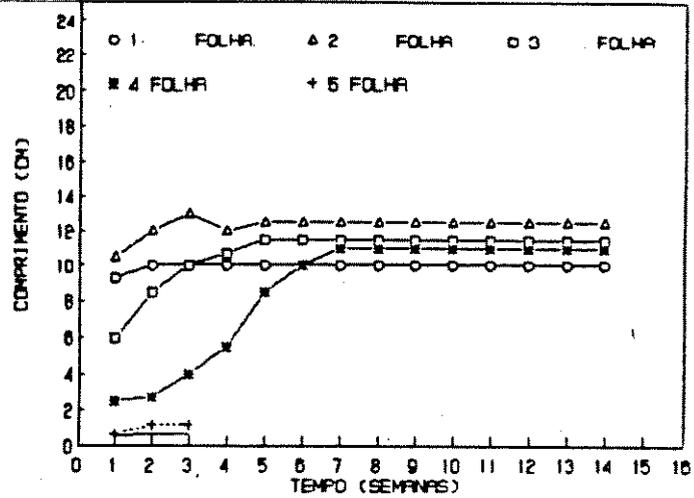


Fig. 25 ramo 17

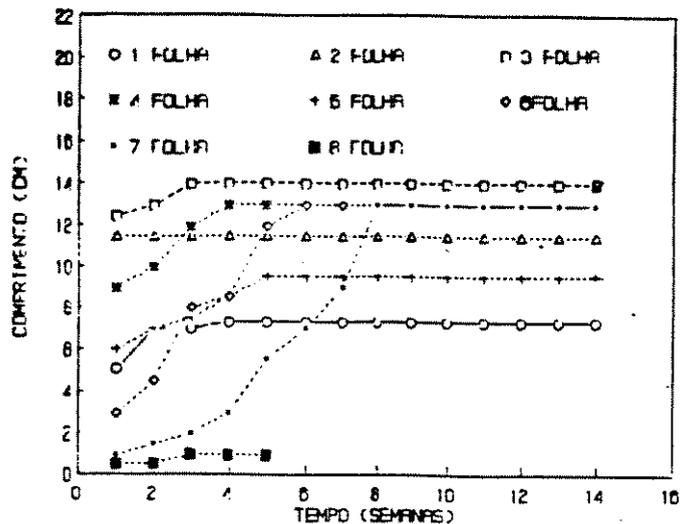


Fig. 26 ramo 18

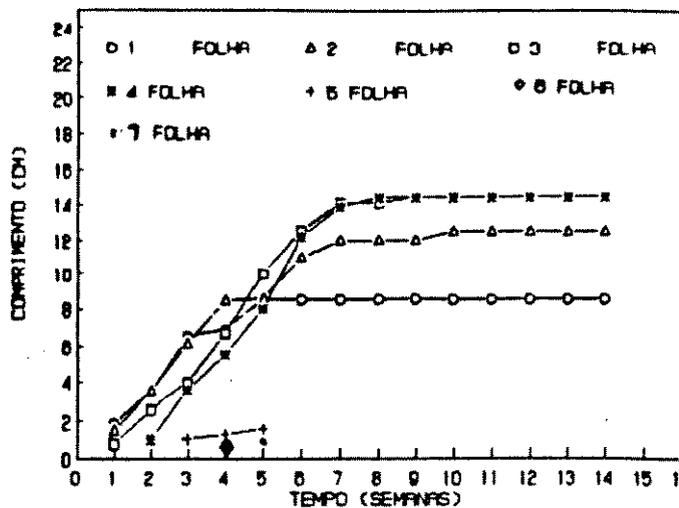


Fig. 27 ramo 19

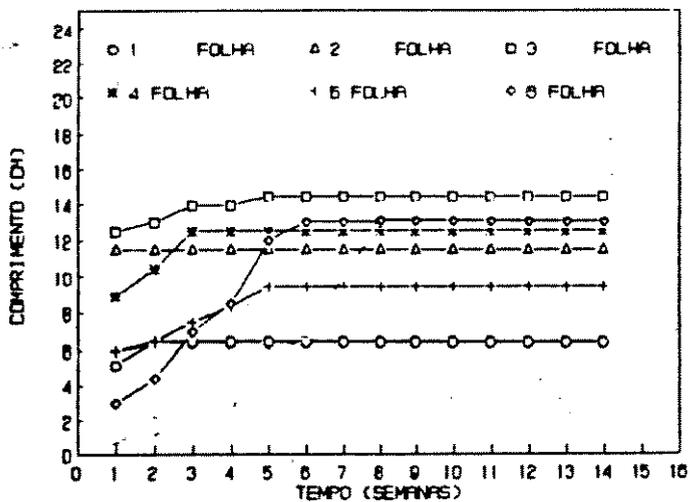
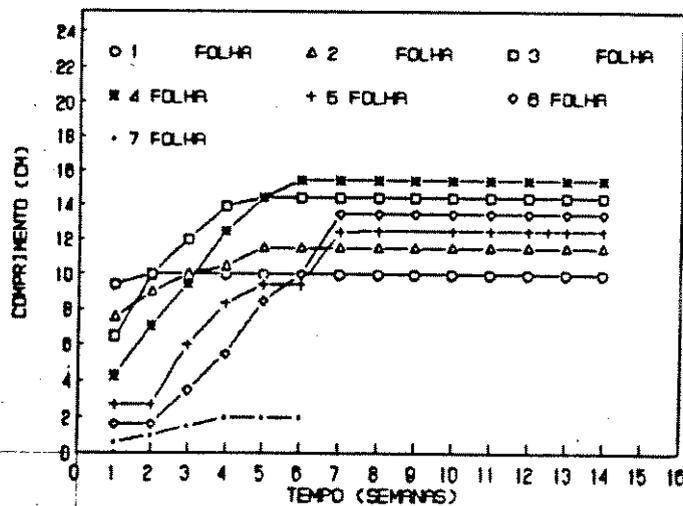


Fig. 28 ramo 20



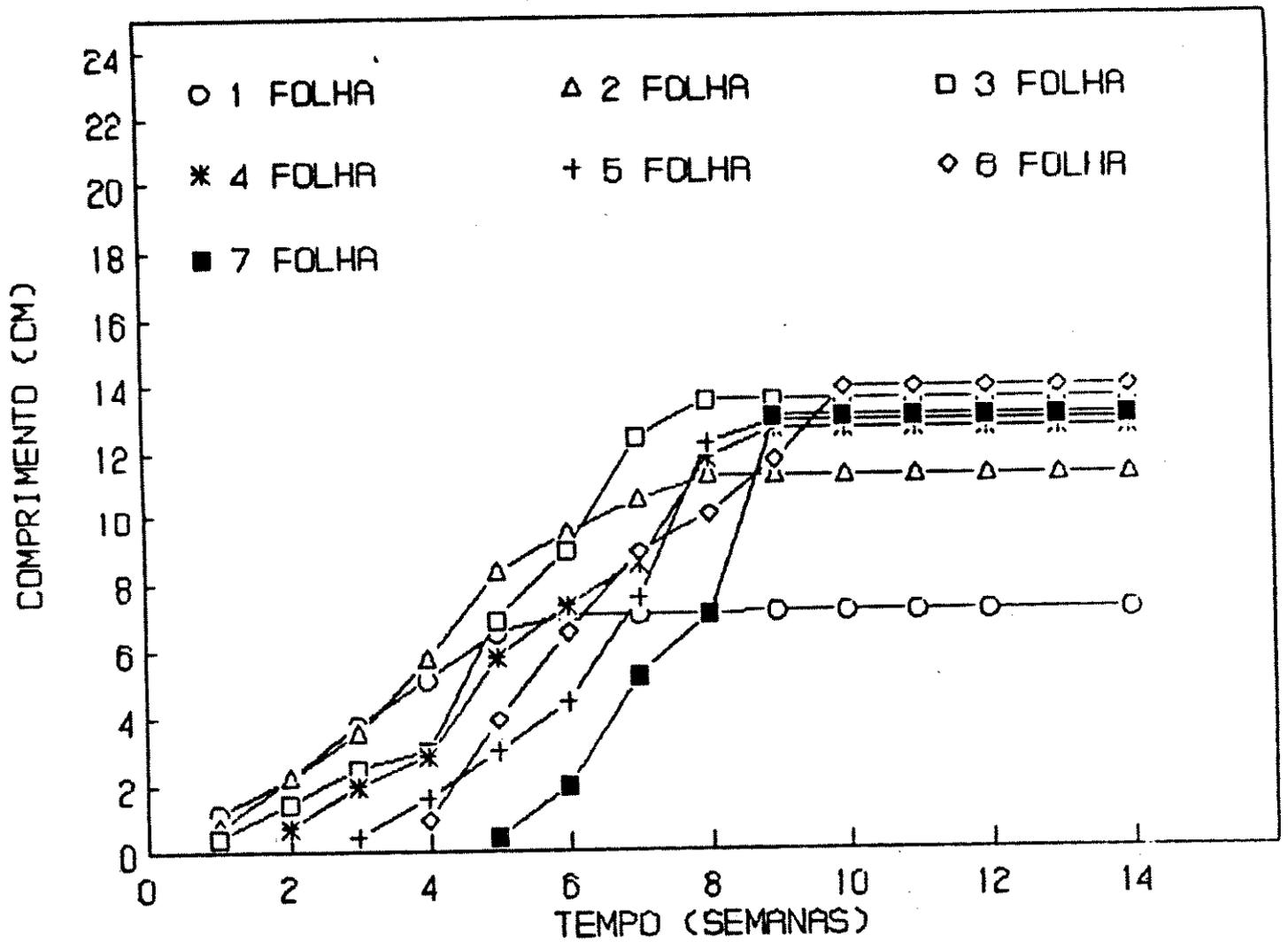


FIGURA 29 - Comprimento médio da nervura principal de folhas de árvores de Q. grandiflora.

TABELA 4B - Folhas de árvores de *O. grandiflora* nas quais foram realizadas as medidas de largura.

1: folha do 1º par; 2: folha do 2º par, etc.

(): semana da primeira medida.

ramos	folhas
1	1 (3), 2 (5)
2	1 (3), 2 (5)
3	1 (4), 2 (5), 3 (8)
4	1 (3), 2 (4), 3 (6)
5	1 (3), 2 (5)
6	1 (2), 2 (4)
7	1 (1), 2 (2), 3 (4), 4 (7)
8	1 (1), 2 (1), 3 (3), 4 (4)
9	1 (2), 2 (3), 3 (5), 4 (7)
10	1 (1), 2 (2), 3 (3)
11	1 (5), 2 (7)
12	1 (3)
13	1 (3), 2 (4), 3 (5), 4 (6), 5 (8)
14	1 (4), 2 (5), 3 (6)
15	1 (2), 2 (3), 3 (5), 4 (7)
16	1 (1), 2 (1), 3 (1), 4 (4)
17	1 (1), 2 (1), 3 (1), 4 (1), 5 (1), 6 (4), 7 (8)
18	1 (1), 2 (3), 3 (5), 4 (6)
19	1 (1), 2 (1), 3 (1), 4 (3), 5 (4), 6 (5)
20	1 (1), 2 (1), 3 (1), 5 (1), 6 (4)

apresentaram largura semelhante.

A área foliar é apresentada nas figuras 30 a 49. A área das folhas de um mesmo nó foi semelhante, como já tinha sido observado para comprimento de nervura e largura de folha. Essas semelhanças de padrão de crescimento entre nervura principal, largura de folha e área foliar são esperadas, uma vez que houve um alto coeficiente de correlação entre a área foliar e as medidas de comprimento e largura de folhas.

O crescimento do primeiro par foi menor que o dos outros em comprimento, largura e área (tabela 49). O crescimento total dos demais pares foi muito semelhante.

A queda das folhas ocorreu no intervalo entre 29 de agosto e 13 de setembro. Em 13 de setembro já ocorria a brotação. A floração foi observada no mês de dezembro.

2.2 Clorofila

O conteúdo de clorofila por peso de matéria seca sofreu uma queda do primeiro para o segundo mês, mas em termos de área permaneceu inalterado (tabela 50). Houve uma grande queda na quantidade de clorofila após o 7º mês. O peso de matéria seca dos discos aumentou do 1º para o 2º mês, contribuindo para que o conteúdo de clorofila diminuísse, por unidade de peso, nesse período.

Fig. 30 ramo 1

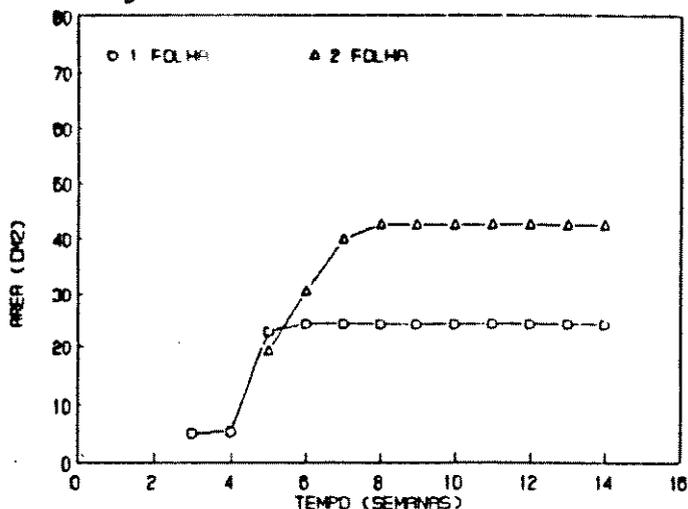


Fig. 31 ramo 2

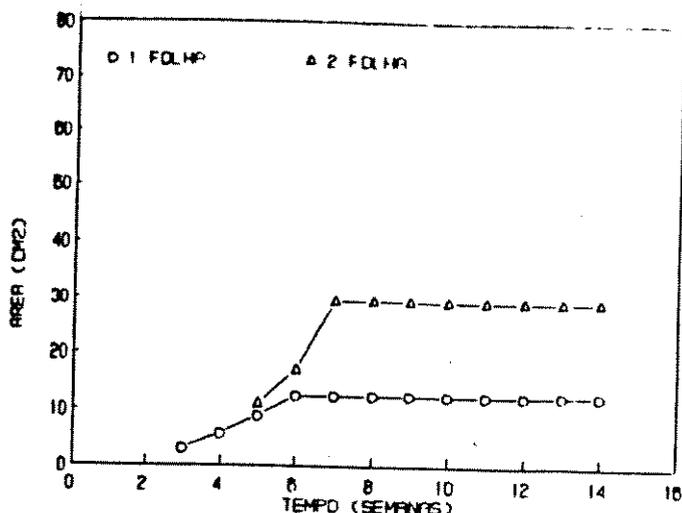


Fig. 32 ramo 3

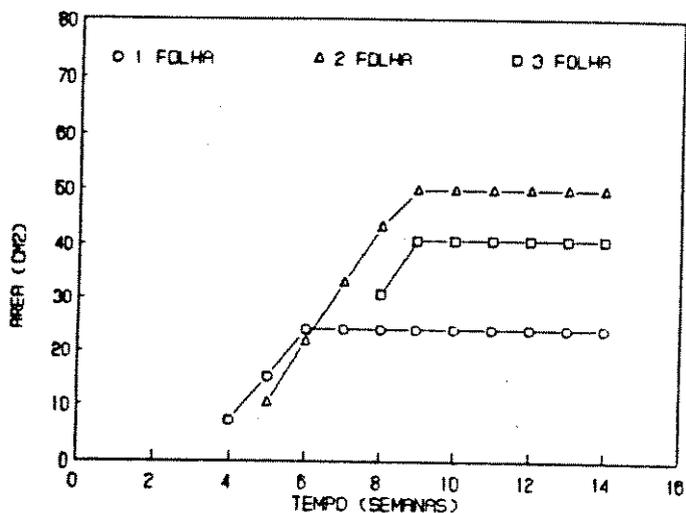
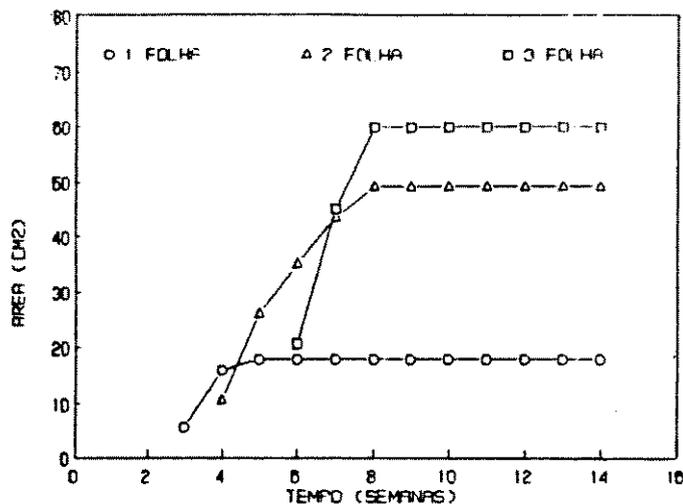


Fig. 33 ramo 4



FIGURAS 30 a 49 - Área foliar, até a 14ª semana de idade, de folhas de árvores de *Q. grandiflora*.

Os algarismos que antecedem a palavra folha indicam o nó ao qual pertence a folha: 1 FOLHA, corresponde à folha do 1º nó e, assim, sucessivamente.

As figuras de 30 a 49 representam, em ordem, os ramos de 1 a 20.

Foram representadas apenas as folhas de um dos lados do ramo.

Fig. 34 ramo 5

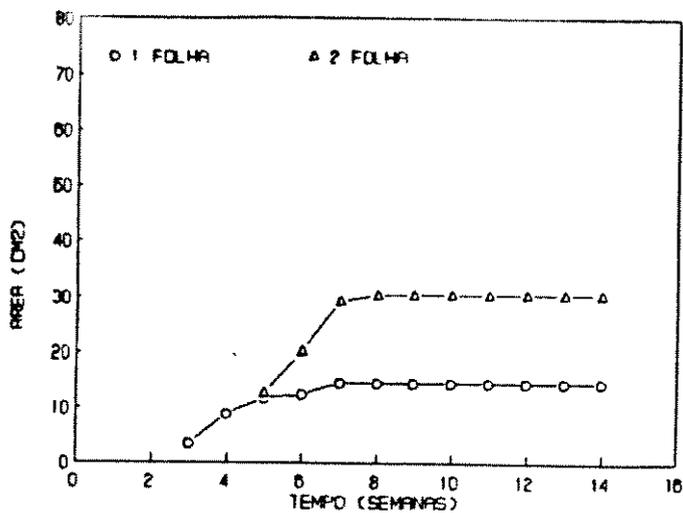


Fig. 35 ramo 6

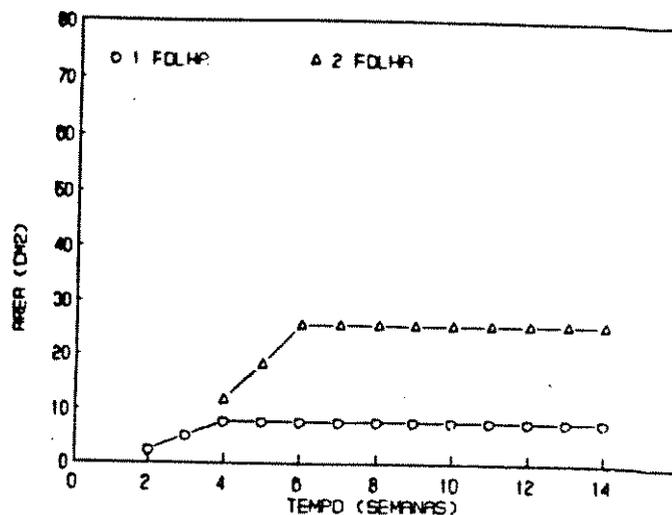


Fig. 36 ramo 7

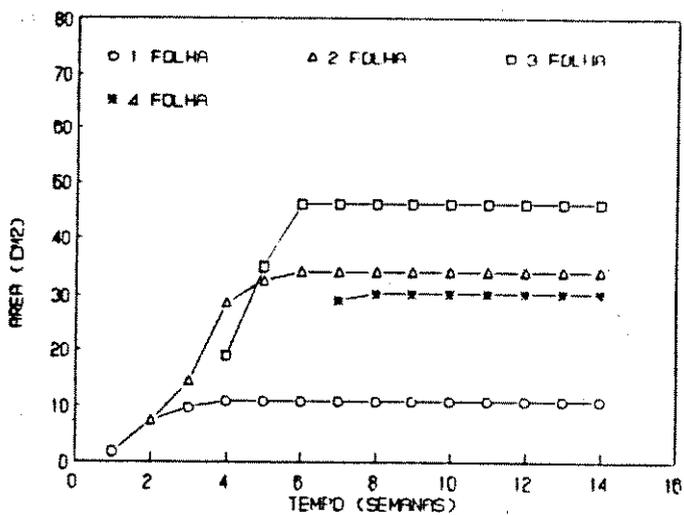


Fig. 37 ramo 8

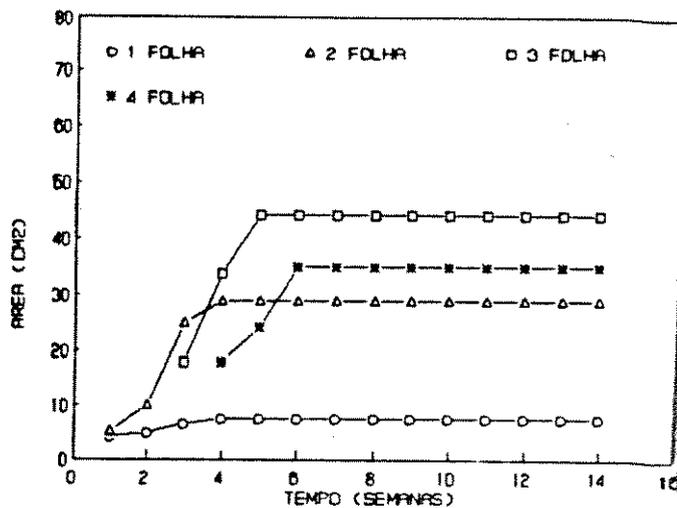


Fig. 38 ramo 9

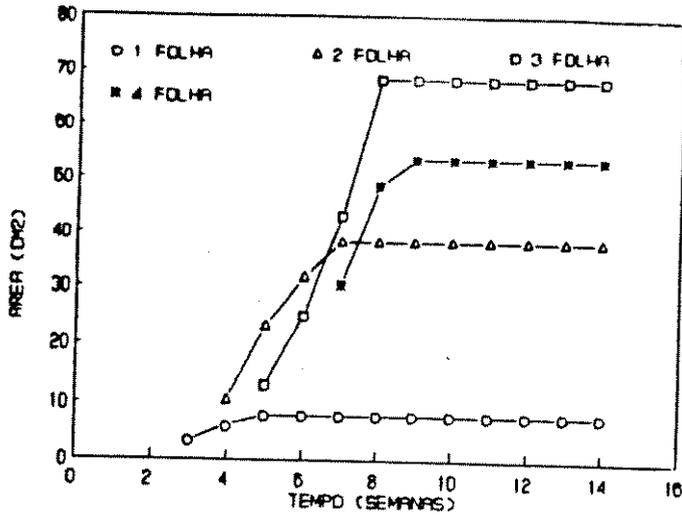


Fig. 39 ramo 10

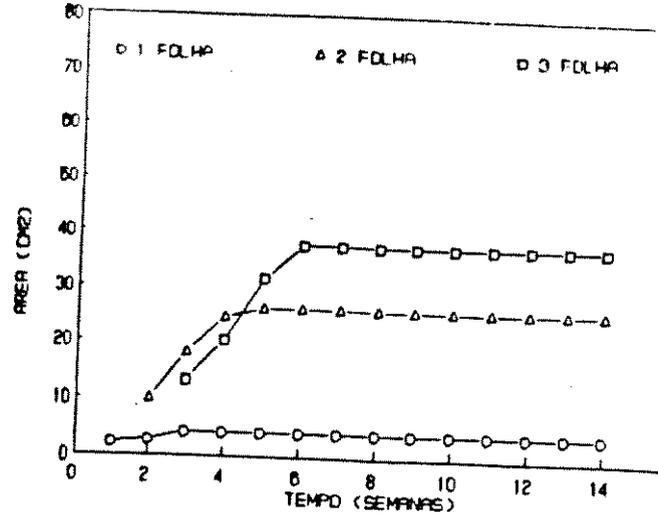


Fig. 40 ramo 11

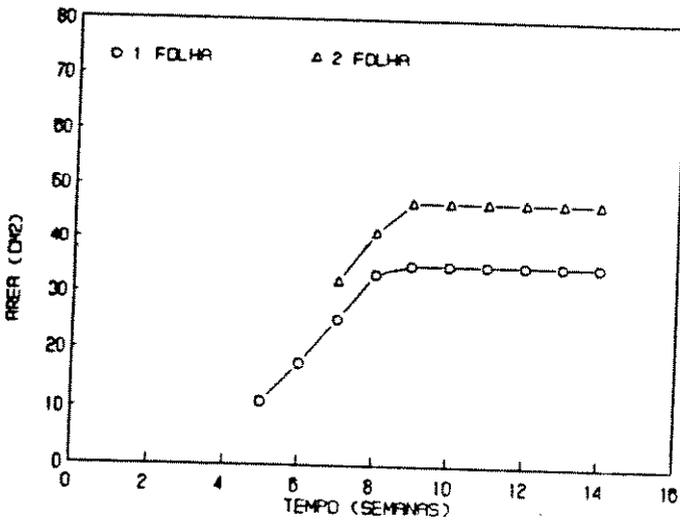


Fig. 41 ramo 12

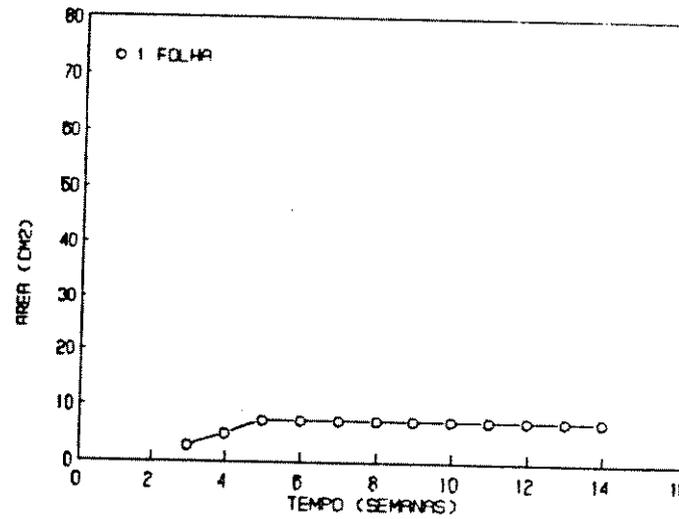


Fig. 42 ramo 13

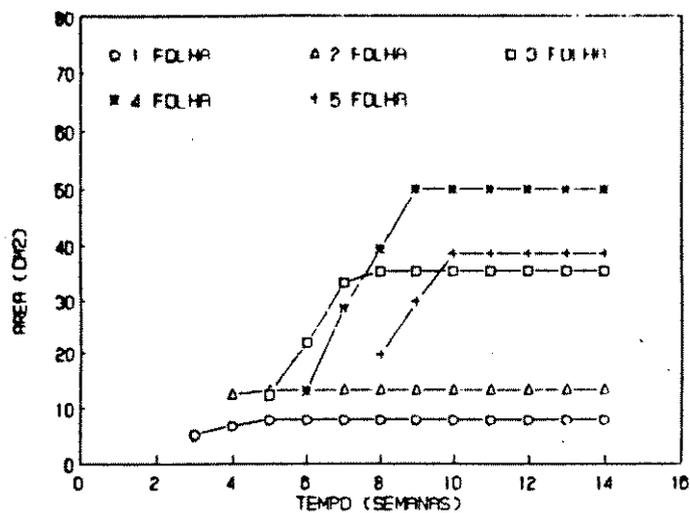


Fig. 43 ramo 14

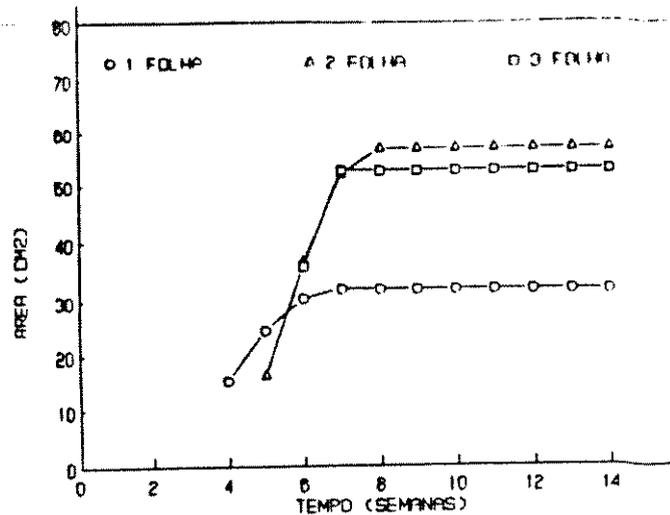


Fig. 44 ramo 15

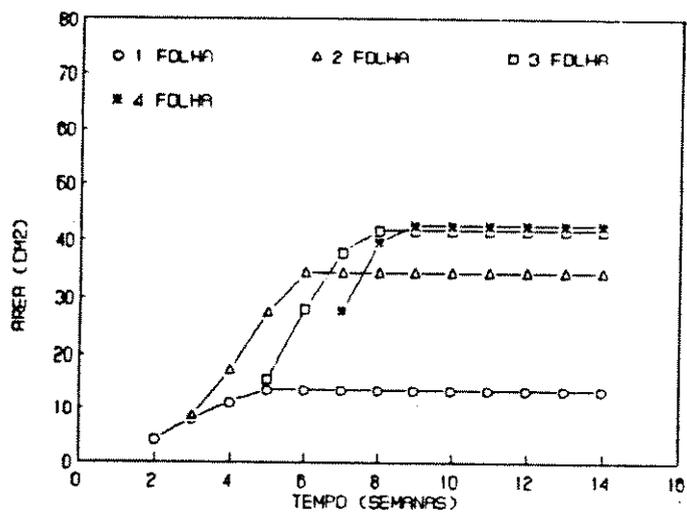


Fig. 45 ramo 16

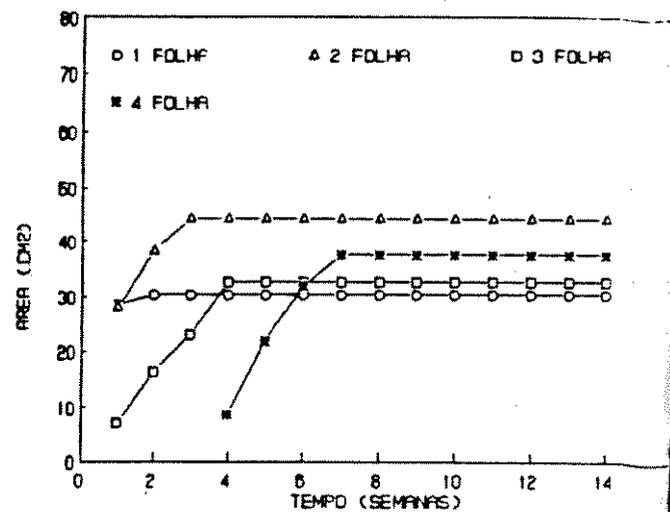


Fig. 46 ramo 17

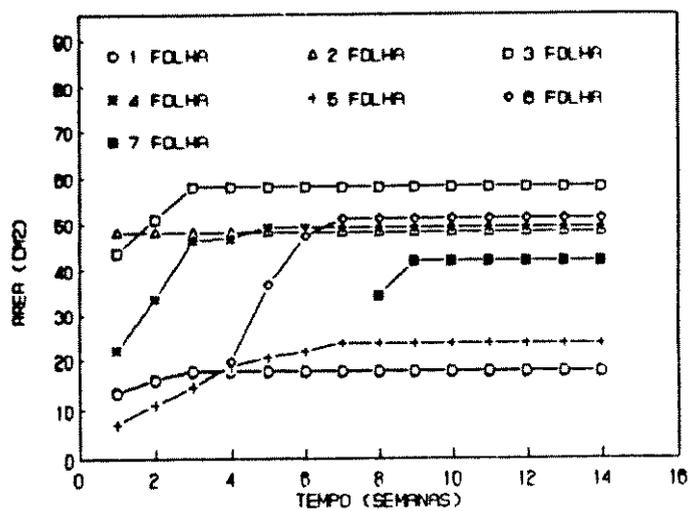


Fig. 47 ramo 18

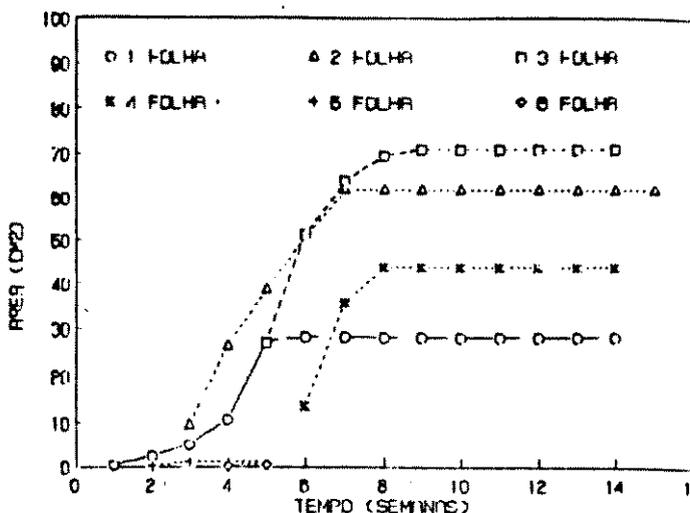


Fig. 48 ramo 19

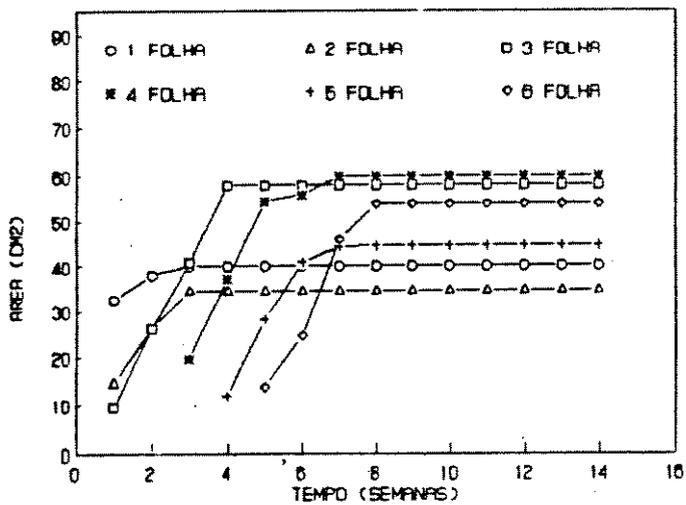


Fig. 49 ramo 20

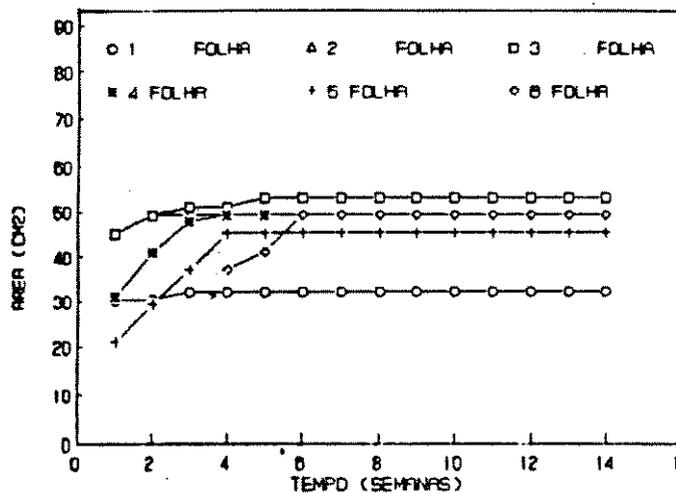


TABELA 49 - Comprimento, largura e área de folhas de árvores de Q. grandiflora.

As folhas são aquelas localizadas de um dos lados dos 20 ramos analisados.

() : l.c.

pares de folhas	comprimento (cm)	largura (cm)	área (cm ²)
1º	7,1 (±0,8)	3,2 (±0,5)	17,8 (±1,5)
2º	11,4 (±0,7)	4,6 (±1,2)	36,7 (±1,6)
3º	13,5 (±0,6)	5,1 (±0,7)	47,1 (±3,6)
4º	12,5 (±1,1)	4,4 (±1,0)	40,2 (±2,1)
5º	12,8 (±1,5)	4,2 (±1,2)	43,2 (±2,4)
6º	13,7 (±0,7)	4,7 (±0,2)	42,0 (±4,7)
7º	13,0	3,6	35,0

TABELA 50 - Teor de clorofila em termos de peso de matéria seca e área foliar e razão área foliar/peso de matéria seca foliar (A/P) de folhas de árvores de Q. grandiflora.
(): l.c.

.....
razão área/peso seco
.....

meses	A/P	clorofila	
	(cm ² /g)	mg/g p.s.	mg/cm ²
1	129	3,3 (±0,2)	0,025 (±0,002)
2	71	2,2 (±0,1)	0,024 (±0,002)
3	83	3,0 (±0,3)	0,036 (±0,002)
4	71	3,7 (±0,1)	0,042 (±0,002)
5	83	3,0 (±0,2)	0,036 (±0,002)
6	77	2,7 (±0,2)	0,034 (±0,002)
7	77	2,8 (±0,2)	0,035 (±0,001)
8	77	2,6 (±0,3)	0,034 (±0,001)
9	77	0,7 (±0,2)	0,009 (±0,002)
10	77	1,2 (±0,1)	0,016 (±0,002)
11	77	0,9 (±0,2)	0,010 (±0,001)

.....

2.3 Proteína solúvel

A tabela 51 mostra o conteúdo protéico de folhas durante o crescimento no campo. O conteúdo absoluto em proteína apresentou uma queda do 1º para o 2º e do 9º para o 11º meses. Em relação ao conteúdo relativo de proteína, houve uma queda brusca do 1º mês para os outros meses. Nesses outros meses, o conteúdo relativo mostrou pouca variação.

2.4 Carboidratos

A tabela 51 mostra o conteúdo de açúcar solúvel, PSA e amido durante o crescimento de folhas em árvores no campo. Observa-se que o teor absoluto em açúcar solúvel aumentou do primeiro para o 9º mês, sofrendo uma queda no 11º mês. O teor em PSA aumentou do 1º para o 9º mês de idade. O teor absoluto em amido aumentou do primeiro para o segundo mês, estabilizando-se a partir dessa data até o 7º mês. No 9º mês houve um grande aumento no teor de amido. A tabela 51 mostra que o conteúdo relativo de açúcar solúvel aumentou do 1º ao 9º mês. O conteúdo relativo de PSA mostrou uma diminuição do primeiro para o segundo mês, mantendo um teor semelhante a partir daí. O conteúdo relativo de amido permaneceu com poucas alterações do primeiro ao sétimo mês de crescimento da folha, aumentando do 7º para o 9º mês.

2.5. Nível de ácido abscísico

O nível de ácido abscísico determinado em folhas do 1^o e 3^o entrenós (a partir da base do ramo considerado) das plantas, durante o crescimento das folhas no campo, não mostrou variação com a idade da folha ou com sua posição no ramo (tabela 52). Observa-se, entretanto, pelos valores do desvio padrão uma variação muito grande dentro de uma idade.

2.6. Conteúdo de nitrogênio

O conteúdo de nitrogênio em folhas de árvores adultas é bem maior no primeiro mês de crescimento. Do segundo mês em diante, o conteúdo em nitrogênio permanece sem alterações significantes (tabela 53). O teor de proteína, obtido a partir da multiplicação do teor de nitrogênio por 6,25, mostra valores maiores que os encontrados através de dosagem com Coomassie blue (tabela 51). Entretanto, a queda na quantidade de proteína do primeiro para os demais meses de idade foi verificada em qualquer dos casos.

TABELA 52 - Teor de ácido abscísico (ABA) em folhas do 1º e 2º nós de ramos de plantas adultas de Q. grandiflora.
(): desvio padrão

Teor de ABA (ng/g mat. seca)		
semanas	1º nó	2º nó
3-4	377 (±113)	.
5-6	388 (±201)	562 (±150)
7-8	387 (±130)	592 (±207)
9-10	329 (± 44)	389 (±150)
11-12	467 (±116)	397 (± 50)

TABELA 53 - Teor de nitrogênio e proteína em folhas de ramos de plantas adultas de Q. grandiflora.

meses	nitrogênio mg/g mat. seca	proteína mg/g
1	17,0	125,0
2	7,8	48,8
3	12,6	78,8
4	11,4	71,3
5	7,8	61,3
6	12,2	76,3
7	11,4	71,3
8	8,8	55,0
9	7,6	60,0
10	9,4	58,8
11	7,2	45,0

DISCUSSÃO

1. Crescimento inicial de plântulas.

Trabalhos com espécies arbóreas do cerrado têm apontado para o crescimento lento dessas espécies (RIZZINI, 1965; MELHEM, 1975; ARASAKI, 1988; SELF, 1989; FELIPPE & DALE, 1990).

Neste trabalho, o crescimento de plântulas de *Qualea grandiflora* foi analisado tanto em condições de canteiro, como de casa de vegetação (c.v.) ou câmara de crescimento (c.c.).

O crescimento nessas três condições não foi semelhante, havendo, ao fim de 9 semanas, diferenças no peso da matéria seca total, área foliar, taxas de crescimento e fotossintética e razão raiz: parte aérea.

A menor taxa média de crescimento relativo (\overline{TCR}), refletida no menor peso de matéria seca total, foi encontrada para as plantas crescidas em canteiro. A \overline{TCR} em canteiro foi cerca de metade (0,019/d) daquela em c.v. (0,037/d) ou c.c. (0,036/d).

A TCR instantânea pode ser desdobrada em duas componentes; $TCR = TAL \times RAF$. A taxa de assimilação líquida (TAL), mede a eficiência da planta como produtora de matéria seca, e a razão de área foliar (RAF) mede a eficiência da planta como produtora de área assimiladora (BEADLE, 1986).

Embora essa relação seja verdadeira para a TCR instantânea, ela nem sempre é precisa, para a TCR média, sendo $\overline{TCR} \neq \overline{TAL} \times \overline{RAF}$. (BEADLE, 1986). Entretanto, como nesse trabalho, os valores para a TCR média, calculados pela fórmula de WILLIAMS (1946) foram similares aos obtidos pela multiplicação da TAL média pela RAF média, calculadas pela fórmula WILLIAMS (1946), utilizou-se a relação $\overline{TCR} = \overline{TAL} \times \overline{RAF}$, não para efeito

de cálculo, mas para efeito de discussão.

Quando se desdobra a \overline{TCR} em \overline{TAL} e \overline{RAF} , tem-se que a baixa \overline{TCR} foi devido à baixa \overline{TAL} , mas não à baixa \overline{RAF} (tabela 46), embora a área foliar em canteiro tenha sido bastante reduzida (tabela 35). Em outras palavras, a limitação do crescimento em canteiro foi dada por uma menor eficiência fotossintética e não por uma menor produção de área fotossintetizante em relação à massa total da planta. Outra medida da eficiência fotossintética é a taxa fotossintética (TF), que naturalmente, foi bem menor em canteiro ($2,9 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) que em c.v. ($5,7 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) ou c.c. ($9,4 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} / \text{h}^{-1}$).

As \overline{TCR} 's em c.v. e c.c. foram semelhantes, $0,037/\text{d}$ e $0,036/\text{d}$, respectivamente. Entretanto quando essas \overline{TCR} 's são desdobradas em \overline{TAL} e \overline{RAF} (tabela 38), tem-se que a \overline{RAF} em c.c. ($0,050 \text{ cm}^2/\text{g}$) foi bastante menor que aquela encontrada em c.v. ($0,094 \text{ cm}^2/\text{g}$). As \overline{TCR} 's só foram semelhantes porque a \overline{TAL} em c.c. ($0,72 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2} / \text{d}^{-1}$) foi bastante superior à \overline{TAL} encontrada em c.v. ($0,38 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2} / \text{d}^{-1}$). Em outras palavras, embora a produção de área assimiladora em relação à massa total da planta tenha sido bastante menor em c.c., as \overline{TCR} 's entre c.c. e c.v. foram semelhantes porque a eficiência fotossintética foi muito maior em c.c., compensando a pequena dimensão do aparelho fotossintetizador. A TF foi muito maior em c.c. ($0,092 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) que em c.v. ($0,057 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$).

A \overline{RAF} pode ser desdobrada em razão de peso foliar (RPF), que mede o quanto de matéria seca foi alocado para as folhas e área foliar específica (AFE), que mede a área foliar em relação ao peso da folha, na relação $\overline{RAF} = \text{RPF} \times \text{AFE}$ (BEADLE, 1986). Utilizando-se essa relação com os valores médios de \overline{RAF} , RPF e AFE, para efeito de discussão, tem-se que em c.c., tanto a RPF como a AFE foram menores, mas a AFE sofreu uma redução menor (tabela 38), concordando com HUNT (1982), que diz que AFE é

mais sensível à mudança de ambiente. Esse fato também pode ser visto quando se comparam a área foliar e o peso foliar em c.c. e c.v.. A área foliar em c.c. foi cerca de 68% menor que aquela em c.v.; enquanto que o peso foliar foi 38% menor em c.c. que em c.v. (tabela 35 e 36).

Diferenças na umidade relativa (U.R.) entre c.c. e c.v. também poderiam afetar a expansão da folha nesses dois ambientes (DALE, 1988). Infelizmente não foram obtidos dados para a U.R. em casa de vegetação e o efeito desse parâmetro na expansão da folha em c.c. e c.v. fica difícil de ser avaliado.

A temperatura utilizada em c.c. estava dentro da faixa ótima para o crescimento de folhas (TERRY *et al.*, 1988) e não deve ter contribuído para o menor crescimento das folhas em c.c.

Pequena área foliar (54% menor que a encontrada em c.v.) também foi encontrada por FELIPPE & DALE (1990) para plântulas de Qualea grandiflora crescidas por período semelhante em câmara de crescimento.

Esse menor crescimento de área foliar em c.c. poderia ser explicado pela sensibilidade de certas plantas à diferença de qualidade de luz de câmaras de crescimento e o ambiente. Young (1975, in KWESIGA & GRACE, 1986) mostrou que a área foliar em relação ao peso das plantas (RAF) foi maior em plantas de Impatiens parviflora crescidas em luz solar, que aquelas crescidas na mesma intensidade luminosa, mas em câmaras de crescimento. A maior área foliar foi atribuída, pelo autor, à baixa relação vermelho/vermelho extremo (V/VE) em luz natural. KWESIGA & GRACE (1986) verificaram esse mesmo fenômeno em Terminalia ivorensis, onde a RAF foi maior em taxas mais baixas de V/VE. Entretanto, outras plantas, podem responder diferentemente, à relação V/VE, como Khaya senegalensis, que não mostrou alteração no crescimento foliar em relação

à taxa V/VE (KWESIGA & GRACE, 1986), ou ao ambiente e em câmaras de crescimento, como Kielmeyera coriacea que mostrou até um aumento de área foliar em câmara de crescimento, em relação às plantas crescidas em luz solar (SELF, 1989).

Em resumo, comparando o crescimento nas três condições em termos de \overline{TCR} , \overline{TAL} , \overline{RAF} e TF , encontrou-se que:

- A \overline{TCR} foi semelhante em c.v. e c.c., mas bastante menor em canteiro.
- A \overline{RAF} foi semelhante em canteiro e c.v., mas muito menor em c.c..
- A eficiência fotossintética (\overline{TAL} e TF) em canteiro foi menor que em c.v. ou c.c..
- A eficiência fotossintética em c.c. foi maior em c.c. que em c.v..

A menor eficiência fotossintética em canteiro pode ter sido devida a uma série de fatores como:

a - Irrigação : em canteiro as plantas foram irrigadas diariamente, enquanto que em c.v. e c.c. as bases dos sacos plásticos com as plântulas permaneceram em água ou solução nutritiva. Assim, o teor de hidratação do solo nas plantas em canteiros foi menor que em c.v. ou c.c. A resposta de Qualea grandiflora à menor irrigação foi verificada nesse trabalho e será discutida em mais detalhe posteriormente. Entretanto, sabe-se que um dos principais efeitos da menor irrigação é a diminuição do crescimento foliar (LEVITT, 1980), refletindo na diminuição de área fotossintetizadora. Neste trabalho, plantas menos irrigadas mostraram diminuição da área foliar, como também de \overline{TCR} , \overline{TAL} e TF (tabelas 25 a 27 e 28 a 29).

b - Luminosidade : em canteiro a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foi de aproximadamente 50% em relação a pleno sol, enquanto que em

casa de vegetação, a radiação foi 64% em relação ao meio externo. Essa menor luminosidade em canteiro poderia levar à menor taxa fotossintética (DALE & MILTHORPE, 1988). Em c.c. a luminosidade foi de $250 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, a qual pode ser considerada, de maneira geral, menor que a luminosidade encontrada em canteiro ou c.v. nos meses de dezembro a fevereiro. Em condições de campo, a céu aberto a densidade de fluxo de fótons é cerca de $1200 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ao meio dia de um dia claro (LONG, 1982), e em c.v. a densidade de fluxo de fótons medida em dia claro variou entre 400 a $900 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

O crescimento em c.c. será discutido em mais detalhe posteriormente.

- c - Temperatura : os efeitos de temperatura são difíceis de serem analisados. Em c.v. a temperatura máxima diurna durante as primeiras 9 semanas de crescimento foi maior em casa de vegetação - acima de 30°C - que em canteiro - ao redor de 25°C - (apêndices 1, 2, e 3, meses de novembro e dezembro de 1988 e janeiro de 1989).

Pelos dados de literatura, que dizem que a temperatura ótima para a fotossíntese e crescimento de folhas para plantas tropicais estaria na faixa de 25°C a 30°C (DALE & MILTHORPE, 1988), a temperatura em c.v. poderia até ter contribuído para uma menor fotossíntese. Entretanto, se essa diferença de temperatura entre canteiro e c.v. teve efeito no crescimento das plantas é difícil dizer, uma vez que não há dados para a temperatura ótima para a taxa fotossintética e crescimento foliar dessa planta, que poderia coincidir com a faixa de temperatura encontrada na literatura ou estar um pouco além dessa faixa. As temperaturas noturnas foram semelhantes em canteiro e c.v., portanto, não devendo ter exercido influência na diferença de crescimento de folhas nos dois ambientes.

- d - Umidade relativa : seus efeitos são difíceis de serem analisados, uma vez que não há dados para a umidade relativa em casa de vegetação. Além disso, a umidade relativa influencia a taxa fotossintética por influenciar a transpiração e, conseqüentemente, a abertura estomática. Entretanto uma correlação entre umidade relativa e transpiração só pode ser esperada a uma temperatura determinada (SUTCLIFFE, 1980).
- e - Concentração de CO₂ : não deve ter sido muito diferente em canteiro, casa de vegetação ou câmara de crescimento (esta última sendo de dimensões relativamente grandes, equivalendo aproximadamente a 2m³), sendo igual à concentração de CO₂ atmosférica. Melhor crescimento em c.v. em relação a canteiro também foi encontrado para Qualea cordata (GODOY, 1991) e Dalbergia miscolobium (SASSAKI, 1991), onde as condições em c.v. e canteiro foram semelhantes às deste trabalho.
- f - Nutrição mineral : o fator nutrição mineral pode ser desconsiderado entre as condições de canteiro e c.v. uma vez que em ambas foi utilizado o mesmo solo de cerrado. O efeito da adição de solução nutritiva nos experimentos em c.c. será discutido posteriormente.

Em c.c., retirando os fatores luminosidade e irrigação, que já foram discutidos, a quantidade de nutrientes poderia ser a causa da maior atividade fotossintética. Um adequado suprimento de nutrientes é essencial para a fotossíntese, por participarem da composição de proteínas e da ativação enzimática ou de compostos de transferência de energia (SALISBURY & ROSS, 1978). Em c.c. as plântulas foram irrigadas com solução de nutritiva diluída 5 vezes, enquanto que em c.v. as plântulas tinham a nutrição dada pelo solo de cerrado. Solução de Hoagland diluí-

da 10 vezes já fornece nutrientes em maior quantidade que a encontrada em solo de cerrado (FELIPPE & DALE, 1990), ou mesmo maior que em solos mais ricos em nutrientes (SALISBURY & ROSS, 1978).

A sensibilidade de *Qualea grandiflora* a um aumento nutricional foi verificada neste trabalho, onde plântulas em solo de cerrado, irrigadas com solução de Hoagland a 50% apresentaram maior \overline{TCR} que as irrigadas apenas com água, sendo essa maior \overline{TCR} também devido a um aumento na \overline{TAL} e não na \overline{RAF} (tabelas 26 e 27).

Os dados obtidos por FELIPPE & DALE (1990) para crescimento de plântulas de *Qualea grandiflora* em condições controladas também ajudam a explicar o aumento da eficiência fotossintética em função do suprimento mineral. Já a luminosidade foi de $350 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, com temperatura diurna de 30°C e noturna de 22°C e adição de solução de Hoagland a 1/10. No experimento realizado neste trabalho, a luminosidade foi menor, $250 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, com temperatura diurna de 30°C e noturna de 26°C e adição de solução de Hoagland a 1/5.

As temperaturas diurnas que influenciam na fotossíntese foram as mesmas, 30°C , a radiação foi maior e a nutrição menor em FELIPPE & DALE (1990).

Em maior radiação, poderia ser esperado um maior crescimento das plantas, entretanto, no experimento de FELIPPE & DALE (1990), a \overline{TRC} foi menor (0,028/d), no período entre 29 - 50 dias, que a encontrada neste trabalho, no período de 20 a 65 dias (0,034/d). Essa menor \overline{TCR} foi devido a uma menor \overline{TAL} ($0,52 \text{ mg.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$) contra o valor de $0,67 \text{ mg.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$ encontrado neste trabalho. A \overline{RAF} foi até ligeiramente maior no outro experimento ($0,054 \text{ cm}^{-2}.\text{g}^{-1}$) contra o valor de $0,050 \text{ cm}^2/\text{g}$ encontrado neste trabalho. Essa diferença de crescimento entre os 2

experimentos pode ser atribuída à diferença na nutrição mineral, embora não se tenha dados da pressão de CO_2 e umidade relativa. Entretanto a pressão de CO_2 não deve ter sido muito diferente nas câmaras de crescimento devendo ser similares à pressão de CO_2 atmosférica.

A umidade relativa, mesmo no experimento feito aqui, em câmara de crescimento, foi bastante baixa, ao redor de 35%, que poderia até levar a uma diminuição da fotossíntese, uma vez que baixa umidade relativa aumentaria a transpiração e diminuiria o potencial de água na folha, que poderia reagir com diminuição da abertura estomática (DALE & MILTHORPE, 1983).

No trabalho realizado por FELIPPE & DALE (1990), não foi encontrado maior crescimento em plântulas de Qualea grandiflora com a adição de fósforo. Entretanto, os autores discutem que a quantidade de fósforo endógena, presente nos cotilédones, pode ser suficiente para proporcionar crescimento, não respondendo a planta a uma quantidade excedente de fósforo.

Aumento do crescimento com aumento de nutrição mineral também foi encontrado em outras plantas arbóreas de cerrado, Miconia albicans (HARIDASAN, 1988) e Kielmeyera coriacea (SELF, 1989) e para a herbácea Bidens gardineri, embora essa última não floresça em solos mais férteis (KLEIN, 1991). Em Qualea cordata (GODOY, 1991) e Dalbergia miscolobium (SASSAKI, 1991), duas outras espécies arbóreas de cerrado, não foi encontrado maior crescimento com aumento da fertilidade do solo.

Esta maior atividade fotossintética em c.c. também pode ter-se dado por ter havido menor inibição da fotossíntese que em c.v., por ocorrer menor acúmulo de açúcares solúveis nos cotilédones e folhas.

Essa hipótese advém das medidas dos teores de açúcar solúvel, PSA, amido e proteínas durante o crescimento da plântula em c.v. Houve

uma tendência para o aumento de açúcares solúveis em cotilédones e não em raiz e parte aérea (tabela 18). Isso significa que o produto da fotossíntese não está sendo redistribuído pela planta e sim acumulado nos cotilédones. O acúmulo dos produtos da fotossíntese tem efeito inibidor da fotossíntese (ROBINSON & WALKER, 1981).

Acúmulo de açúcares solúveis na parte aérea durante o crescimento da plântula também foi observado em Qualea cordata (GODOY, 1991) e Dalbergia miscolobium (SASSAKI, 1991).

A análise do conteúdo relativo de proteínas mostra, ao contrário, uma tendência à queda com o crescimento da plântula, tanto em cotilédones, como na raiz e na parte aérea.

Com o aumento de carboidratos na planta e a diminuição do conteúdo proteico, a relação carbono : nitrogênio (C/N) aumenta com o decorrer do crescimento, sugerindo uma deficiência de nitrogênio nessas plantas.

Essa deficiência em nitrogênio poderia contribuir para o baixo crescimento da planta, portanto das fontes de dreno, levando ao acúmulo de carboidratos nos cotilédones.

Em câmara de crescimento, o maior estado nutricional do solo levaria a um maior suprimento de nitrogênio para as plantas, contribuindo para uma melhor partição dos carboidratos e com isso diminuindo a possível inibição da fotossíntese causada pelo acúmulo de açúcares solúveis. Como houve uma restrição do crescimento de folhas em c.c., o nitrogênio excedente poderia ter proporcionado o maior crescimento da raiz, o que poderia explicar a mais alta relação R/PA (raiz/parte aérea) em c.c..

Entretanto, os dados para o teor de nitrogênio podem ser passí-

veis de crítica, uma vez que o método, utilizado neste trabalho para a dosagem de proteínas sofre a interferência de fenóis, os quais estão presentes em plântulas de *O. grandiflora* na proporção de 5% em relação ao peso de matéria fresca. Quando a extração de proteínas é feita em meio básico e em presença de fenóis, há formação de poliquinonas, as quais ligam-se às proteínas, restringindo a ligação do corante, levando a uma determinação de proteínas menor que a real (MATOO *et al* , 1987).

No caso da quantidade de fenóis aumentar durante o crescimento da plântula, haveria uma leitura menor da quantidade de proteína com a idade da plântula.

Entretanto alguns fatos podem servir de apoio à interpretação de que houve realmente uma diminuição no teor de proteínas com a idade :

- é esperado que em solo deficiente em nitrogênio, como o é o de cerrado, as plantas apresentem uma deficiência em nitrogênio, a qual se reflete no aumento da relação C:N com a idade, como ocorreu nesse trabalho.
- seria natural supor que o teor de fenóis, caso aumente com a idade da planta, aumentasse mais em cotilédones que em raiz já, que normalmente os compostos secundários são utilizados para a proteção contra predação, e assim não seria esperado que aumentasse em raízes. Mesmo o aumento nos cotilédones não é esperado, uma vez que estes já foram mais jovens e mais dependentes de proteção contra predação. Os compostos secundários são formados com grande gasto de energia (CHAPIN, 1980), não sendo esperado que a planta os sintetize sem necessidade.

- em um estudo sobre o teor dos fenóis em folhas de plantas adultas de *O. grandifolia*, os autores associaram a variação de fenóis a épocas fenológicas da planta, como a floração (VELOZO, 1988).
- a quantidade de proteínas determinada a partir do teor de nitrogênio (COOMBS, 1982) em cotilédones de plântulas de *O. grandiflora* crescidas por 6 semanas em c.c., resultou num teor de proteína 39% maior que o teor de proteína em plântulas da mesma idade, em c.v.. Lembrando que o suprimento de nitrogênio em c.c. foi maior que em c.v., portanto sendo esperado um conteúdo maior de nitrogênio nessas plantas, o teor de nitrogênio encontrado em c.v. não foi tão discrepante assim, sugerindo, uma interferência não muito grande dos fenóis.

A alocação de matéria seca foi maior para as raízes de plantas em canteiro que em c.v. (tabelas 8 e 16). O solo nessas duas condições era o mesmo, pobre em nutrientes, como é característico de solos de cerrado. Embora seja bastante conhecido através da literatura (MOONEY, 1972, CHAPIN, 1980; WILSON, 1980, MEDINA, 1982) que o baixo suprimento mineral e de água tendem a aumentar a partição de carbono para a raiz, em detrimento da parte aérea, o fator nutrição não contribuiu para as diferenças encontradas entre a razão R/PA em plantas crescidas em canteiro e casa de vegetação.

Corroborando esse fato, em um outro experimento feito neste trabalho, a aplicação de nutriente ao solo de cerrado, embora tenha favorecido o crescimento de plantas, não diminuiu a relação raiz R/PA, até a aumentou (tabela 23). Em plantas crescidas em c.c. onde a nutrição das plantas foi maior que em casa de vegetação, a R/PA foi maior que em c.v. (tabelas 29 e 36).

Parece entretanto, que as diferenças encontradas na partição de

matéria entre raiz e parte aérea tenham sido devidas a diferenças na irrigação. As plantas crescidas em canteiro, embora tenham sido molhadas diariamente, a alta insolação e as temperaturas elevadas podem ter favorecido a evaporação da água no solo, que, neste caso, teve um teor de água menor que aquele em c.v. ou c.c., onde as bases dos sacos plásticos com as plantas eram mantidas em água, (c.v.) ou então a exata quantia de água perdida era repostada diariamente (c.c.). Também em c.c. em menor regime de água, a R/PA foi maior (tabela 29).

A maior alocação de matéria seca para as raízes em c.c. em relação a c.v., talvez possa ser explicada pela redução da área foliar em c.c., não funcionando assim tão bem a parte aérea como uma fonte de dreno para os carboidratos produzidos.

A menor irrigação nas plantas em canteiro também pode ter contribuído para o atraso na emergência de folhas. Mesmo porque, pequenos decréscimos no potencial de água das folhas, não suficientes para causar seca visível, podem inibir a iniciação foliar e o número final de folhas (MARC & PALMER, 1976).

Aumento nas taxas de emergência das folhas tem sido associado a um aumento da nutrição mineral (GALLAGHER, 1985). Entretanto, em c.c., embora tenha havido maior suprimento mineral para as plantas em relação à c.v., o tempo de emergência do 1º par de folhas foi semelhante em c.c. e c.v. e o filocrono em c.c. foi até um pouco mais longo que em c.v.

Quando submetidas à deficiência hídrica, as plântulas crescidas tanto em c.v. como em c.c. apresentam menor peso de matéria seca de raiz e folhas, menor área foliar e menores faxas de crescimento e fotossintética (tabelas 23, 24, 26, 28 e 29).

A diminuição no peso de matéria seca e taxas de crescimento

podem ser explicadas pelo efeito da deficiência hídrica sobre o fechamento estomático e sobre a diminuição da área fotossintetizante.

Um dos primeiros efeitos da deficiência hídrica em plantas é o aumento do ácido abscísico (ABA), e o efeito mais comum observado em relação ao aumento da concentração de ABA é o fechamento da abertura estomática (HIRON & WRIGHT, 1973). Isso tem um efeito indireto sobre a fotossíntese por aumentar a resistência à entrada de gás carbônico nas folhas. O efeito da desidratação sobre a concentração de ABA é rápido e pronunciado. A sensibilidade das plantas é tão grande que numa faixa de potencial de água de -1,0 a 1,2 mPa, o decréscimo de 0,1 mPa pode acusar um aumento significativo de ABA. O aumento do ABA devido à desidratação ocorre principalmente nas folhas, devido a sua síntese ocorrer nos cloroplastos (LEVITT, 1980).

Sob deficiência em c.c., plântulas de *O. grandiflora* mostraram redução da transpiração e redução na condutância estomática. Essa diminuição na condutância estomática deve ter refletido na taxa fotossintética, uma vez que as plântulas sob menor hidratação tiveram fotossíntese líquida (TAL) de $0,01 \text{ mg.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$, valor bem menor que o de $0,27 \text{ mg.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$, encontrado para plântulas sob maior hidratação. Em c.v., entretanto, embora tenha havido grande redução na área foliar e peso de matéria seca total, taxas de crescimento relativo e fotossintética, não foi registrada alteração na transpiração e resistência estomática (figuras 2 e 3). Entretanto, as medidas foram feitas durante um único dia, o qual poderia ter coincidido com o período em que a diferença de irrigação entre os tratamentos não fosse tão grande, já que 5 ml de água eram colocados, a cada 10 dias, nas plântulas sob deficiência hídrica.

Diminuição na taxa fotossintética sob deficiência hídrica também pode ocorrer devido a distúrbios metabólicos, como a inibição da

atividade da RUBPco, diminuição do tamanho da unidade fotossintética, ou diminuição do teor de clorofila, mas isso só ocorre sob deficiência hídrica bastante severa (LEVITT, 1980).

Outro efeito bastante evidente da deficiência hídrica é a diminuição do crescimento da folha em extensão (TERRY *et al.*, 1988).

A diminuição na área foliar sob deficiência hídrica, tem sido atribuída à diminuição do potencial de turgescência das células, o qual gera a força mecânica para o alongamento celular. Entretanto propriedades da parede celular, como o coeficiente de extensibilidade da parede e o potencial mínimo de turgescência, acima do qual o crescimento ocorre, também podem ser responsáveis pelo alongamento celular (VAN VOLKENBURGH & CLELAND, 1984).

O crescimento foliar (CF) relaciona-se com potencial de turgescência (P), com o coeficiente de extensibilidade (m) e com o potencial mínimo de turgescência (Y) através da equação $CF = m (P - Y)$ de acordo com VAN VOLKENBURGH & CLELAND, (1984).

Há casos em que, mesmo com a diminuição do potencial de água, o crescimento ocorre porque o potencial de turgescência é mantido através da diminuição do potencial osmótico, num processo chamado osmorregulação (LEVITT, 1980). Os potenciais de água (Ψ), osmótico (π) e de turgescência (P) relacionam-se pela equação : $\Psi = \pi + P$ (BARLOW, 1988)

Nos experimentos feitos nesse trabalho não foi observada osmorregulação, havendo diminuição do crescimento foliar com diminuição do potencial de água e de turgescência.

SMITH & DALE (1988) sugeriram que ABA poderia ter efeito na expansão foliar, influenciando na redução da extensibilidade da parede celular.

Sob deficiência hídrica, as plântulas, nesse trabalho, apresentaram um aumento do conteúdo de ABA dos 35 dias, quando o menor teor de água foi demonstrado pela menor transpiração e condutância estomática. Infelizmente não há dados para plântulas aos 65 dias de idade quando novamente houve diminuição no teor de água.

A quantificação do ABA foi feita através de método imunológico, o qual tem a sensibilidade de detectar quantidades muito pequenas em extratos com grau de pureza menor que o requerido para outras técnicas (WEILER *et al.*, 1986).

O método imunológico utilizado neste trabalho foi o de radioimunoensaio (RIA), onde a quantificação do hormônio é feita através do uso de isótopos radioativos (PENCE & CARUSO, 1988).

Como os métodos imunológicos usam extratos com baixo grau de pureza, há a possibilidade de interferência. A interferência pode ser dada por compostos estruturalmente similares ao hormônio estudado, ou por fatores que interferem com passos do ensaio, como detergentes ou solventes, que reduzem a ligação do anticorpo ao antígeno (WEILER *et al.*, 1986).

A verificação mais comum da interferência é feita adicionando-se quantidades crescentes do hormônio, no caso ABA, ao extrato de planta. A quantidade do hormônio é então dosada e plotada contra a quantidade de hormônio adicionada ao extrato. Se nenhuma interferência está presente, será obtida uma curva paralela à curva padrão e a interseção com o eixo Y corresponderá à quantidade do composto endógeno presente (WANG *et al.* 1985).

Esta verificação foi feita para a dosagem de ABA em extrato de cotilédones ou folhas de *O. grandiflora*, e foi mostrada a existência de interferência.

Usando este mesmo método e o mesmo anticorpo (MAC 62) contra ABA, o qual é extremamente sensível à forma (S) - 2 - Cis ABA QUARRIE *et al.*, (1988), embora não tenham encontrado interferência em extratos brutos de folhas de trigo, milho e lúpulo, encontraram-na em extratos de sementes de ervilha.

Diluições do extrato bruto de folhas de *O. grandiflora* seguidas de quantificação de ABA, mostraram que a quantidade de ABA foi proporcional à diluição feita.

Assim, embora a exata quantificação do teor de ABA não seja possível em extrato bruto de cotilédones ou folhas de *O. grandiflora*, é possível ter-se a noção do aumento ou diminuição do teor de ABA no extrato, uma vez que é pouco provável que a ligação entre o interferente e o anticorpo ocorra com a mesma cinética que a ligação ABA : anticorpo, diminuindo também proporcionalmente à diluição.

As diferenças mostradas pelas plântulas nos tratamentos de deficiência hídrica não foram bastante evidentes, em parte devido à grande variação ocorrida dentro de um mesmo tratamento. Os coeficientes de variação (C. V) para valores de área foliar e teor de ABA variaram entre 20% a 50%. Um coeficiente de variação aceitável para experimentos em laboratório é ao redor de 10% (SNEDECOR & COLEMAN, 1961) e em algumas dosagens do teor de ABA, para que o c.v. fosse ao redor de 10%, seria necessário que o número de amostras fosse ao redor de 30, o que inviabilizaria a realização do experimento. Altos coeficientes de variação também foram encontrados em experimentos com outras espécies arbóreas de cerrado (ARASAKI, 1988; GODOY, 1991). ARASAKI (1988) associa esta grande variação fenotípica à existência de grande variabilidade genética, a qual seria a estratégia utilizada por essas plantas para garantir a sobrevi-

vência da espécie num ambiente sujeito a tão grandes variações ambientais.

Como se comparam os dados de crescimento de plântulas de Q. grandiflora em relação aos de outras espécies ?

Para Q. grandiflora crescida por 9 semanas, a \overline{TCR} encontrada (tabela 37) foi de 0,019/d (canteiro), 0,034/d (c.c.) e 0,037/d (c.v.). Para plântulas crescidas por 35 semanas em canteiro a \overline{TCR} foi de 0,013/d (tabela 18). Considerando intervalo de tempo menor de uma semana para o cálculo da \overline{TCR} , o valor mínimo encontrado foi de 0,03/d e o máximo de 0,085/d (tabela 16) ambos em c.v.

Valores para TCR inferiores a 0,15/d são considerados baixos e os valores mais altos encontrados na literatura são para plantas herbáceas, da ordem de 0,30/d (GRIME & HUNT, 1975).

Quando se comparam os valores de \overline{TCR} encontrados para Q. grandiflora com o de outras plantas (tabelas 54 e 55), vê-se que, embora esses valores sejam muito menores ao de plantas herbáceas, eles não são muito diferentes daqueles encontrados para outras espécies arbóreas de outros ambientes.

Os valores para \overline{TAL} encontrados para plântulas de Q. grandiflora são da ordem de 0,20 a 0,67 $\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, os quais também não são muito diferentes daqueles encontrados para outras lenhosas (tabela 55).

Outra medida da eficiência da produção de peso de matéria seca, que difere da TAL por medir o ganho de peso de matéria seca apenas no período de luz (BEADLE, 1986), é a taxa fotossintética (TF). A TF encontrada para plântulas de Q. grandiflora no período de 9 semanas foi de 2,9 $\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ em canteiro, 5,7 $\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ em c.v. e 9,4 $\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ em c.c. (tabela 38). Comparando esses dados com o de outras plantas (tabela 56), vê-se que os dados para Q. grandiflora estão

TABELA 54 - Taxa de crescimento relativo (TCR) em espécies herbáceas e arbóreas.

	TCR mg.mg ⁻¹ .d ⁻¹	IDADE dias	IRRADIANCIA umol.cm ⁻² .s ⁻¹	FOTO- período h	MEIO	REFE- RENCIA
HERBÁCEAS						
<i>Agrostis canina</i>	0,200	14-35	131	18	areia	1
<i>Bidens gardneri</i>	0,230	7-14	350	12	areia	2
<i>Bidens tripartita</i>	0,190	14-35	131	18	areia	1
<i>Zea mays</i>	0,330	--	--	--	--	3
ARBÓREAS						
FLORESTA TEMPERADA						
<i>Acer pseudoplatanus</i>	0,030	14-35	175	18	areia	1
<i>Fraxinus excelsior</i>	0,070	14-35	175	18	areia	1
<i>Picea abies</i>	0,050	14-35	175	18	areia	1
<i>Quercus velutina</i>	0,030	7-28	1000	14	turfa	4
<i>Quercus velutina</i>	0,007	28-49	1000	14	turfa	4
FLORESTA TROPICAL						
<i>Cordia megalanta</i>	0,003	0-237	baixa	--	solo	5
<i>Cordia megalanta</i>	0,011	0-237	alta	--	solo	5
<i>Khaya ivorensis</i>	0,027	59-119	40% luz solar	--	John Innes	6
<i>Khaya senegalensis</i>	0,071	21-40	600	12	turfa	7
<i>Khaya senegalensis</i>	0,026	59-119	40% luz solar	--	John Innes	6
<i>Terminalia ivorenses</i>	0,086	21-40	600	12	turfa	5
CERRADO						
<i>Kielmeyra coriacea</i>	0,014	30-50	50% luz solar	11	solo	8
<i>Kielmeyra coriacea</i>	0,023	30-180	50% luz solar	11	solo	8
<i>Kielmeyra coriacea</i>	0,035	20-100	350	13 1/2	areia/turfa	9
<i>Qualea grandiflora</i>	0,036	29-40	350	12	areia	2
<i>Qualea grandiflora</i>	0,008	104-127	350	12	areia	2
<i>Qualea cordata</i>	0,030	0-40	64% luz solar	12		10

REFERÊNCIAS: 1 - GRIME & HUNT, 1975; 2 - FELIPPE & DALE, 1990; 3 - FARMER, 1980; 4 - DAUGHTRIDGE et al., 1986; 5 - BONGERS et al., 1988; 6 - OKALI e DODOO, 1973; 7 - KWESIGA & GRACE, 1986; 8 - ARASAKI, 1988; 9 - SELF, 1989; 10 - GODOY, 1991.

TABELA 55 - Taxa de crescimento relativo (TCR); taxa de assimilação líquida (TAL) e razão de área foliar (RAF) em espécies herbáceas e arbóreas.

ESPECIES	TCR $\text{mg.mg}^{-1}.\text{d}^{-1}$	TAL $\text{mg.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$	RAF $\text{cm}^2.\text{mg}$
HERBACEAS			
<i>Amaranthus viridis</i>	0,37	2,06	0,180
<i>Hordeum vulgare</i>	0,13	0,95	0,140
<i>Lycopersicum esculentum</i>	0,39	1,27	0,310
DICOTILEDONEAS ARBÓREAS			
<i>Betula verrucosa</i>	0,073	0,43	0,166
<i>Citrus sp</i>	0,020	0,31	0,064
<i>Eraxinus excelsior</i>	0,043	0,39	0,110
<i>Eraxinus sylvatica</i>	0,007	0,35	0,020
<i>Musanga cecropioides</i>	0,020	0,14	0,140
<i>Populus tremula</i>	0,070	0,45	0,277
<i>Quercus peffarca</i>	0,017	0,39	0,043 0,070
MONOCOTILEDONEAS ARBÓREAS			
<i>Elaeis guinensis</i>	0,032	0,45	0,070
CONFIFERAS			
<i>Agathis australis</i>	0,013	0,21	0,060
<i>Picea abies</i>	0,005	0,26	0,018
<i>Pinus sylvestris</i>	0,013	0,32	0,040

Dados obtidos de JARVIS & JARVIS, (1974).
As espécies estão dentro do seu primeiro ano de idade.

TABELA 56 - Taxa fotossintética (TF) em espécies herbáceas e arbóreas.

HERBÁCEAS	TF $\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$	REFERENCIA
CICLO C4	30-70	1
CICLO C3	15-60	1
CULTIVADAS	20-35	1
ARBÓREAS		
FLORESTA TEMPERADA		
<i>Acer rubrum</i>	9,42 *	2
<i>Alnus rubra</i>	17,62 **	3
<i>Betula verrucosa</i>	3,90 ** C	4
<i>Picea abies</i>	2,40 ** C	4
<i>Populus tremula</i>	2,80 ** C	4
<i>Salix fragilis</i>	15,05 *	2
FLORESTA TROPICAL		
<i>Argyrodendron peraltum</i>	15,88 *	5
<i>Castanospermum australe</i>	7,90 *	5
<i>Khaya senegalensis</i>	6,30 **	6
<i>Triplachiton scleroxylon</i>	14,30 **	6
DESERTO		
<i>Ambrosia eriocentice</i>	1,40 *	7
<i>Ambrosia dumosa</i>	0,79 *	7
CERRADO		
<i>Anacardium humile</i>	11,00 *	8
<i>Byrsonima crassifolia</i>	18,60 *	9
<i>Cariocar brasiliensi</i>	2,90-9,40 *	10
<i>Didymopanax macrocarpa</i>	24,00 *	11
<i>Kielmevera coriacea</i>	1,00-6,00 ** C	12-13
<i>Kielmevera coriacea</i>	12,80 **	14
<i>Kielmevera coriacea</i>	12,00 **	8
<i>Ouratea exosperma</i>	6,60 *	11
<i>Qualea grandiflora</i>	3,00-6,80 ** C	15

* Planta adulta; ** plântula; C = TF calculada a partir do peso da matéria seca e área foliar.

REFERENCIAS : 1 - MOONEY, 1972; 2 - SMALL, 1972; 3 - KRUEGER & RUTH, 1969; 4 - JARVIS & JARVIS, 1964; 5 - PEARCY, 1987; 6 - KWESIGA & GRACE, 1986; 7 - COMSTOCK *et al.*, 1988; 8 - ARASAKI & HOUGHTON (comunicação pessoal); 9 - MEDINA, 1982; 10 - PEREIRA NETTO & HAY, 1986; 11 - JOHNSON *et al.*, 1983; 12 - ARASAKI, 1988; 13 - SELF, 1989; 14 - HOUGHTON, comunicação pessoal; 15 - FELIPPE & DALE, 1990.

dentro da faixa de valores obtidos para outras arbóreas.

A comparação do crescimento de Q. grandiflora, através das medidas de TCR, TAL, RAF e TF, com o crescimento de outras plantas tem, naturalmente, suas limitações. Esses parâmetros variam bastante com a idade da planta, com o período considerado para o estudo, com as condições de crescimento, e no caso da TF, com a maneira como as medidas são tomadas. Essa comparação com os dados de literatura não pode dizer exatamente se Q. grandiflora tem crescimento maior ou menor que determinadas lenhosas, mas pode dizer que embora a planta apresente taxas de crescimento consideradas baixas, esta não é uma característica isolada para esta planta, mas para a grande maioria de plantas lenhosas (GRIME & HUNT, 1975).

As causas das baixas taxas de crescimento e de fotossíntese em lenhosas foram consideradas por JARVIS & JARVIS (1964). Segundo eles, a baixa taxa fotossintética não parece ser devida à baixa produção de área fotossintetizante (RAF), pelo menos em plantas de folha larga, onde a RAF encontrada para Betula verrucosa e Populus tremula (17 cm^2/g e 226 cm^2/g) é comparável à RAF encontrada em herbáceas (a qual varia entre 75 a 280 cm^2/g). Entretanto, as herbáceas possuem TF mais alta. Segundo os mesmos autores, já em Gymnospermas como Pinus sylvestris e Picea abies, onde a RAF é de, respectivamente, 36 cm^2/g e 18 cm^2/g , a baixa TAL encontrada deve ser em parte devida ao tamanho do aparelho fotossintetizador.

Em plântulas da Q. grandiflora, a $\overline{\text{RAF}}$ variou entre 50 a 94 cm^2/g . Esses valores, embora similares aos encontrados para a RAF de outras lenhosas, são baixos e podem contribuir para uma baixa taxa de crescimento em Q. grandiflora. Aliado a esse fato, a baixa produção e

taxa de expansão das folhas também podem contribuir para o lento crescimento dessa espécie.

Existe uma alta correlação entre o teor de nitrogênio nas plantas e a atividade fotossintética. Tem-se encontrado em plantas que, quanto maior o teor de nitrogênio, maior é a atividade fotossintética (FIELD & MOONEY, 1986). Em plântulas de *Q. grandiflora* crescidas em c.c., portanto tendo um suprimento de nitrogênio maior que em condições de solo de cerrado, o teor de nitrogênio encontrado foi entre 7 a 11mg/g de peso de matéria seca. Esse teor, embora semelhante ao de outras plantas de savana (tabela 57) é inferior ao de espécies arbóreas de outros ambientes.

Existe também grande correlação entre a taxa fotossintética e o teor em clorofila (HESKETH et al, 1983).

Para plântulas de *Q. grandiflora* o teor de clorofila é em média 2,4 a 3,2 mg/g de matéria seca e esta faixa é similar aos valores encontrados para plantas herbáceas ou lenhosas (DALE, comunicação pessoal).

A capacidade reduzida de fotossíntese pode ser atribuída à resistência da folha à transferência de CO_2 . Os componentes dessa resistência são a resistência estomática, a resistência do mesófilo, identificadas com as limitações de difusão de CO_2 pelo mesófilo dada pela estrutura da folha e pela atividade da enzima de carboxilação, RUBPCC (MOONEY 1972, MEDINA, 1982).

As folhas de *Q. grandiflora* possuem estômatos alojados em criptas na superfície abaxial, e em toda a extensão da epiderme inferior há pêlos unicelulares de paredes muito espessas (MORRETES & FERRI, 1959). Essas estruturas aumentam a resistência difusiva dos estômatos, contribuindo para uma menor taxa fotossintética.

A mínima resistência estomática encontrada em cotilédones de

TABELA 57 - Conteúdo de nitrogênio em espécies arbóreas de diferentes ambientes.

ESPECIE	CONTEUDO EM NITROGENIO mg/g matéria seca	AMBIENTE	IDADE	REFEREN- CIA
<i>Diplaucus auranticus</i>	27-52	chaparral californiano	adulta	1
<i>Lepechinia calievna</i>	39	chaparral californiano	plântula	2
<i>Protea sp</i>	10-14	Sul da África	plântula	3
<i>Solidago virgacerea</i>	24-40	generalizado	plântula	4
<i>Arbustus menziesii</i>	18-31	generalizado	adulta	5
<i>Heteromeles arbustifolia</i>	18-24	"	adulta	5
<i>Prunus ilicifolia</i>	32-41	"	adulta	5
<i>Rhamnus californica</i>	26-44	"	adulta	5
<i>Umbelaria californica</i>	30-40	"	adulta	5
<i>Byrsonima crassifolia</i>	8	Savana (Perene)	adulta	6
<i>Copaifera pubiflora</i>	14	"	adulta	6
<i>Curatela americana</i>	9	"	adulta	6
<i>Vochysia venezuelana</i>	7	"	adulta	6
<i>Genipa caruto</i>	18	Savana (decídua)	adulta	7
<i>Godmania macrocarpa</i>	16	"	adulta	7
<i>Lunea candida</i>	18	"	adulta	7

REFERENCIAS : 1 - GULMON & CHU, 1981; 2 - FIELD & MOONEY, 1983; 3 - MOONEY et al., 1983; 4 - BJOZKMAND & HOLDGREN, 1963; 5 - FIELD et al., 1983; 6 - MEDINA, 1983; 7 - MONTES & MEDINA, 1977.

plântulas de *Q. grandiflora*, crescendo em casa de vegetação foi de 7,7 cm/s. Este valor está entre um dos mais altos encontrados para algumas plantas, tanto de savana ou floresta (tabela 58) e poderia contribuir para uma baixa taxa fotossintética.

A condutância estomática medida em c.c. foi da ordem de 0,068 a 0,076 mol.m⁻².s⁻¹. Essa condutância foi similar à encontrada em *Kielmeyer coriacea* (SELF, 1989) e em plantas esclerófilas do chaparral californiano (KORNER & COCHRANE, 1985), onde os valores foram de 0,096 mol.m⁻².s⁻¹ e 0,1 mol.m⁻².s⁻¹, respectivamente, e são reportados como baixos. A condutância medida em *Q. grandiflora* pode não ser a condutância máxima uma vez que foi feita apenas uma medida durante o período de luz. Entretanto, o baixo valor encontrado sugere que a condutância máxima também possa ser baixa, contribuindo para o pequeno crescimento dessas plântulas, uma vez que condutância máxima tem sido correlacionada com máxima taxa fotossintética (KORNER & COCHRANE, 1985). Os dados para transpiração obtidos são difíceis de serem comparados, uma vez que esta, além de depender da condutância estomática ainda depende da irradiância, temperatura da folha, velocidade do vento, que provavelmente foram diferentes nas várias situações.

A limitação da difusão de CO₂ pelo mesófilo poderia ser maior em plantas de cerrado que em outras plantas, contribuindo para uma menor taxa fotossintética. A baixa concentração de nutrientes em solos inférteis dos cerrados associada à alta intensidade luminosa, levariam a uma deposição maior de carboidratos nas plantas, levando à maior deposição de material de sustentação em folhas e presença de esclerofilia, aumentando a resistência na absorção de CO₂ (SARMIENTO *et al.*, 1985). A quantificação de esclerofilia é dada pela razão entre área foliar e peso da folha

TABELA 58 - Taxa de transpiração máxima (T max) e mínima resistência difusiva (R min) em espécies arbóreas de savana e floresta tropical.

ESPECIE	AMBIENTE	LOCALIZAÇÃO	T max mgH ₂ O · cm ⁻² · s ⁻¹	R min s/cm
<i>Kielmeyra coriacea</i>	C	C	1.9	2.9
<i>Curatella americana</i>	S	C	13.0	2.0
<i>C. americana</i>	C	C	3.5	6-8
<i>Byrsonima crassifolia</i>	S	C	12.5	2.0
<i>B. crassifolia</i> (ds)	C	C	6.6	6-8
<i>B. coccolobifolia</i>	C	C	3.0	-
<i>Terminalia argentea</i>	C	C	4.5	-
<i>Khaya ivorensis</i>	S	CV	5.0	-
<i>Andira humilis</i>	C	C	2.5	-
<i>Anona coriacea</i>	C	C	3.2	-
<i>Bowdichia virgilioides</i>	S	C	17.5	1.3
<i>Casearia sylvestris</i>	S	C	15.0	3.3
<i>Khaya senegalensis</i>	FT	CV	6.1	-
<i>Theobroma cacao</i>	FT	CV	3.3	7.0
<i>Hevea brasiliensis</i>	FT	CV	5.3	4.1

Dados obtidos de SELF (1989)

C - cerrado; S - savana; FT - floresta tropical; CC - condição controlada; C - campo; CV - casa de vegetação.

(SARMIENTO & MONASTERIO, 1975). Entretanto, em experimentos feitos neste trabalho, em casa de vegetação, não houve uma diminuição da esclerofilia em plantas tratadas com solução nutritiva em relação aquelas crescidas em solo de cerrado (tabela 23 e 24). Mesmo assim, os valores encontrados para essa razão, nos experimentos feitos em canteiro, c.v. ou c.c. estiveram entre $67 \text{ cm}^2/\text{g}$ e $197 \text{ cm}^2/\text{g}$, valores bem inferiores aos encontrados para folhas adultas de espécies de florestas (SARMIENTO & MONASTERIO, 1983), indicando portanto presença de esclerofilia.

A limitação da taxa fotossintética poderia também ser dada pela atividade da enzima de fixação do CO_2 , a RUBPco. FIELD & MONEY (1983) encontraram alta correlação entre a atividade fotossintética e a atividade da RUBPco. Entretanto, neste trabalho não foi possível detectar a atividade da RUBPco, e as possíveis razões para esse fato são discutidos a seguir:

a - Interferência de polifenóis, inibidores da ação de enzimas (GOLDSTEIN & SWAIN, 1965, MOONEY, 1972) e da RUBPco em particular (BESFORD, 1984) os quais correspondem a 8 a 14% do peso de matéria fresca em folhas adultas de Qualea grandiflora (VELOZO, 1988) e a 5% do tecido fresco em cotilédones e folhas das plântulas estudadas neste trabalho.

A ação de polifenóis na inibição da RUBPco ficou evidenciada quando extrato de cotilédones ou folhas de Qualea grandiflora inibiram a atividade de RUBPco em extrato de feijão, na ausência de um agente protetor contra fenóis (tabelas 41 e 43); quando esse agente protetor foi introduzido, quase a totalidade da inibição foi retirada (tabela 42 e 44). Entretanto a presença de um agente protetor contra

- a ação de polifenóis não possibilitou a dosagem da atividade da RUBPco em cotilédones e folhas de Qualea grandiflora.
- b - O alumínio poderia também interferir na atividade da RUBPco (KONECNA et al., 1989). O alumínio é encontrado em altos níveis em Qualea grandiflora (HARIDASAN, 1982), ocorrendo em folhas, nas paredes celulares, conteúdo do floema, colênquima, xilema, epiderme e células-guarda dos estômatos (HARIDASAN et al., 1986). Embora, nesse trabalho as plântulas utilizadas para a medida da atividade de RUBPco tenham sido crescidas em substrato sem alumínio, a própria semente já possui grande quantidade de alumínio, ao redor de 3,5 mg/g de tecido fresco (FELIPPE, 1990). Entretanto, a retirada do alumínio através da purificação do extrato em coluna de SEPHADEX não possibilitou a dosagem da atividade de RUBPCO.
- c - Baixo nível endógeno da enzima. Imunoensaios feitos para a quantificação da enzima em extratos de folhas revelou níveis bem mais baixos que os encontrados para outras espécies (figuras 5 e 6). A quantificação da enzima em extrato de cotilédones mostrou níveis ainda mais baixos que o encontrado em folhas. Essa baixa quantidade da enzima não parece ter sido causada pela degradação da mesma pela ação de proteases no extrato (PEOPLES & DALLING, 1978; BESFORD, 1984), já que a atividade de proteases no extrato de folhas foi bastante baixa e quase inexistente nos cotilédones.

É conhecida a baixa atividade da RUBPco quando extraída de folhas de plantas colocadas no escuro, devido à presença de um inibidor que se liga à enzima no período noturno e é liberado em presença de luz (CU VAN CU et al., 1986). Neste trabalho as medidas da atividade enzimáti-

ca sempre foram feitas após 4 horas do início da iluminação evitando-se este problema.

Assim parece que além da presença de polifenóis e alumínio, a baixa quantidade endógena da enzima dificulta a medida da atividade.

Esse baixo nível de RUBPco em cotilédones e folhas de Q. grandiflora deve contribuir bastante para as baixas taxas fotossintéticas encontradas nessa espécie.

Embora os cotilédones sejam a única fonte de fotossíntese durante o primeiro mês de crescimento da plântula, e permaneçam verdes até o 4º mês de crescimento, o nível da enzima de carboxilação do CO₂ é bastante baixo. Esse fato poderia levar a considerar que, talvez, plântulas de Qualea grandiflora possam utilizar uma enzima auxiliar para a fixação de CO₂. A utilização de uma segunda enzima para a fixação de CO₂, a fosfoenol piruvato carboxilase (PEPcase), juntamente com a RUBPco, tem sido uma alternativa utilizada por plantas que passam por períodos de deficiência de água (HALLIWELL, 1984). Além disso, essa alternativa pode aumentar a eficiência do uso do nitrogênio nessas plantas (BORTHLAND & GRIFFITS, 1989). Essa alternativa seria de interesse para espécies de cerrado, onde o solo é deficiente em nitrogênio e pode passar por longos períodos de escassez de água. A escassez de água, se não afeta a economia hídrica em espécies arbóreas adultas (FERRI & LAMBERTI, 1960), pode afetá-la na fase de plântula (SARMIENTO, 1983, SELF; 1989).

Entretanto, se os cotilédones mostram baixa proporção de enzima envolvida nas reações independentes de luz em relação às folhas, o mesmo fato não é verificado quando se trata da proteína envolvida na captação de luz, a proteína D1 do fotossistema II (figura 8). Embora as folhas apresentem maior nível da proteína, os cotilédones também apresentam razoável quantidade.

Assim, em plântulas de *Q. grandiflora*, a conjunção de fatores como baixo teor de enzima de carboxilação, a resistência à difusão de gases dada pelas características anatômicas da folha e resistência estomática, a baixa produção e expansão de folhas, são fatores que contribuem para as baixas taxas de crescimento encontradas.

Para FITTER e HAY (1981), a TCR é um bom indicador da extensão em que a espécie está usando sua assimilação de carbono para a produção de mais massa fotossintetizante, ou para funções secundárias, como defesa, sustentação, etc. Em ambiente de cerrado, onde há limitações de água e nutrientes, o crescimento pode ser desvantajoso, e a aquisição de água ou nutriente passa a ser mais importante. Também, pela baixa produção de folhas, a proteção contra predação é importante nessa espécie e pode desviar o carbono fixado para a produção de compostos secundários de proteção, como os fenóis, em detrimento do crescimento.

Baixa TCR é considerada por GRIME & HUNT (1975) como uma estratégia de sobrevivência de plantas em ambientes menos férteis como é o ambiente de cerrado. Essas plantas por terem baixa TCR, possuem modesta demanda de nutrientes, e assim são menos prováveis de exaurir as reservas do ambiente. Possuem também menores taxas de incorporação de produtos fotossintetizados e nutrientes na estrutura, permitindo construir reservas na planta.

2. Crescimento de folhas em árvores

A brotação de gemas em árvores de *Qualea grandiflora* teve início entre final de setembro e começo de outubro. As folhas jovens foram surgindo, a intervalos de uma semana uma das outras (portanto, filocrono de 1 semana), até final de outubro. O crescimento individual de

cada folha durou de 5 a 6 semanas e no início de dezembro, isto é, ao final de 10 semanas, a partir do início das medidas, todas as folhas já tinham seu tamanho definitivo.

Comparando esses dados com o regime de chuvas da região (apêndices 4 e 5), vê-se que o aparecimento das folhas, assim como o seu crescimento, ocorrem entre o final do período seco e o início do período chuvoso (final de setembro e início de dezembro), estando as folhas já completamente desenvolvidas no restante do período chuvoso (dezembro a março).

Essa estratégia de brotação e desenvolvimento de folhas antes ou no início do período chuvoso é bastante comum em plantas perenes de savana (MONTES & MEDINA, 1977; SARMIENTO *et al.*, 1985; NASCIMENTO *et al.*, 1990). Isso torna possível às plantas mostrarem o aparato fotossintético completamente desenvolvido e em completo funcionamento no período chuvoso, com taxas fotossintéticas mais elevadas. Isso se dá pelo fato das folhas jovens serem menos escleromorfias e mais ricas em nutrientes por unidade de peso e também por estarem sem restrição à transpiração devido à época chuvosa, facilitando a difusão de gás carbônico. Uma vantagem adicional para o crescimento de folhas fora do pico da estação chuvosa é que, em períodos mais secos a população de insetos é menor, diminuindo o risco de predação (SARMIENTO & MONASTERIO, 1983).

Embora na maioria dos ramos (80%) tenha aparecido até o 5º par foliar, apenas 23% desses ramos apresentam o 5º par de folhas adultas. A observação no campo mostrou que, embora houvesse predação em folhas jovens, o impedimento do crescimento de novas folhas se deu principalmente pelo dessecação e queda das mesmas. Uma explicação para esse fato pode advir da observação de SARMIENTO *et al.* (1983) sobre a morte dos

meristemas após a formação e expansão de folhas. Os autores consideram que este fato ocorra talvez porque o estoque de nutrientes na planta é insuficiente para manter o crescimento meristemático contínuo por longo período. O estoque de nutrientes da planta é repostado na estação chuvosa, através da absorção dos mesmos, do solo, pelas raízes, como também pela translocação dos nutrientes de folhas senescentes. Essa reposição de nutrientes possibilita o desenvolvimento das folhas na próxima estação.

A queda das folhas deu-se entre final de agosto e início de setembro (cerca de 12 meses após a brotação), quando já se verificava o desenvolvimento de novos brotos. Esse comportamento de queda de folhas concomitante ao aparecimento de novas folhas ocorre em árvores brevidecíduas.

As espécies arbóreas de savana são na maioria perenes ou brevidecíduas, com a duração de folhas de aproximadamente 12 meses. As espécies verdadeiramente decíduas, com longevidade de folhas ao redor de 6 meses, são menos frequentes e normalmente representam espécies pioneiras de floresta, que colonizaram o ambiente de savana (SARMIENTO & MONASTERIO, 1983).

Alta longevidade associada à pequena taxa de produção de folhas é característica de plantas de ambiente pouco fértil (CHAPIN, 1980). Este comportamento pode providenciar uma maior produção de matéria por unidade de nitrogênio alocado para as folhas (SMALL, 1972). Alta longevidade expõe as folhas aos herbívoros por um maior período de tempo, e a defesa contra a predação é feita através de alta concentração de compostos como os fenóis (CHAPIN, 1980). VELOZO (1988) encontrou 8 a 14% de fenóis em folhas de árvores de *Q. grandiflora*.

As folhas de *Qualea grandiflora* são relativamente grandes,

cerca de 12cm de comprimento e 50cm² de área. Plantas macrófilas ou mesófilas são características de ambiente de cerrado (SARMIENTO *et al.*, 1985), onde a restrição de área para a transpiração não é necessária, num ecossistema onde a maioria dos sistemas radiculares alcançam regiões mais úmidas do solo (FERRI & LAMBERTI, 1960). As folhas de *Q. grandiflora* são de natureza escleromorfa, sendo a razão área foliar / peso foliar, que é uma medida do escleromorfismo foliar (SARMIENTO & MONSTERIO, 1983), entre 132 cm²/g em folhas do 1º mês de idade, a 77 cm²/g em folhas mais velhas. Em espécies arbóreas de floresta, esta razão é ao redor de 300 cm²/g; enquanto que em savanas esta razão está entre 25 a 110 cm²/g (MONTES & MEDINA, 1977; MEDINA, 1982). Esse escleromorfismo em plantas de cerrado tem sido relacionado a solos deficientes em nutrientes. Essa deficiência mineral, particularmente de nitrogênio, fósforo, cálcio e enxofre, limita o crescimento e pode levar ao acúmulo de carboidratos, que se depositam como celulose e cutículas grossas, esclerênquima e outras estruturas mecânicas (ARENS, 1958).

As folhas de *Q. grandiflora* apresentam taxa de crescimento variando entre 0,2 cm/d a 0,5 cm/d em comprimento e 0,7 cm²/d a 2,8 cm²/d em área, sendo a velocidade de crescimento crescente do 1º par de folhas para o 7º. Essas taxas de crescimento são similares às apresentadas por outras espécies de cerrado, como *Byrsonima crassifolia*, *Curatella americana* e *Vochysia rufa* (MONTES & MEDINA, 1977; NASCIMENTO *et al.*, 1990). Essas taxas de crescimento se comparadas com as de plantas não arbóreas, como *Phaseolus vulgaris*, que chega a crescer 1,33 cm/d (FELIPPE & DALE, 1968), ou a trepadeira *Dioscorea compositae*, cuja taxa pode alcançar 1,1 cm/d (VIANA & FELIPPE, 1968), podem ser consideradas baixas. Entretanto, NASCIMENTO *et al.* (1990) consideram as taxas de crescimento

para *Curatella americana* e *Vochysia rufa* altas, associando essas altas taxas à proteção contra predação.

A medida do teor de ácido abscísico, um inibidor do crescimento foliar (SMITH & DALE, 1988), mostrou que os níveis desse hormônio são similares do 1º ao 7º mês de idade das folhas, parecendo não exercer um papel especial no crescimento das mesmas. A não influência de um inibidor do crescimento em folhas de *O. grandiflora* seria até esperado, já que elas crescem a taxas consideradas relativamente altas (NASCIMENTO *et al.*, 1990) e atingem tamanho final razoavelmente grande (MEDINA, 1982).

O teor de clorofila é similar ao teor encontrado em outras plantas (DALE, Comunicação Pessoal) e começa a cair após o 7º mês de idade da folha, indicando o início da senescência foliar.

O conteúdo de proteína cai bastante do 1º mês de idade para os outros, tanto quando o conteúdo é medido através da utilização de Coomassie-Blue, como quando é medido a partir do conteúdo de nitrogênio da folha (tabela 53). Isso mostra que, embora o método de dosagem através de corantes que se ligam à proteína sofra a interferência de fenóis, nesse caso diminuindo a quantidade de proteína dosada (MATOO *et al.*, 1987), ele não altera o fato de que o teor de proteína cai com o crescimento da folha. Esses resultados são similares aos encontrados para plântulas, onde o teor de proteína também diminui com o crescimento. Como discutido para aquele caso, embora o conteúdo de nitrogênio tenda a ser mais alto em folhas jovens (BEWLEY, 1980), essa diminuição do teor de proteína ou nitrogênio pode indicar uma deficiência da planta nesse composto. A deficiência de nutrientes e de nitrogênio em particular, aumenta a concentração de carboidratos solúveis nas folhas (BHAT *et al.*, 1979). Realmente, nas folhas de *O. grandiflora* foi encontrado um aumento de carboidratos, principalmente de açúcares solúveis, sugerindo que

embora a planta fotossintetize e produza carboidratos, esses não são utilizados para o crescimento e se acumulam. Esse não crescimento da planta, levando a um acúmulo de açúcares solúveis pode se dar justamente pela deficiência em nitrogênio, que se torna disponível em quantidade inferior à requerida para a produção de ácidos nucleicos ou proteínas necessários para a formação de novas células. Esse acúmulo de açúcar solúvel, por outro lado, como já discutido para o caso de plântula, levará a uma inibição da fotossíntese.

As características vistas aqui para folhas de árvores de *Q. grandiflora*: o alto índice de escleromorfismo, o baixo teor de nitrogênio, o acúmulo de açúcares solúveis aliados às características anatômicas da folha, as quais aumentam a resistência à difusão de CO_2 , localização de estômatos em criptas na epiderme inferior, numerosos pêlos de paredes espessas, grande irregularidade da epiderme inferior (MORRETES & FERRI, 1959) são todas características que levam a uma diminuição na taxa fotossintética e conseqüentemente das taxas de crescimento (SARMIENTO *et al.*, 1985).

Nesse aspecto, o quadro geral para plantas adultas de *Q. grandiflora* não difere do encontrado para plântulas, apresentando essa espécie, tanto na fase de estabelecimento como na fase adulta, características que a tornam mais adaptadas às condições de deficiência nutricional do solo. Essas características são as baixas taxas fotossintéticas e de crescimento. As plantas adultas ainda apresentam os recursos de troca de folhas no fim da estação seca e início da chuvosa, possibilitando plena fotossíntese, sem gastos com produção de novas folhas, no período de chuvas, e de alta longevidade das folhas, diminuindo o gasto de nutrientes em relação à produção de área fotossintetizante.

As plântulas, além do problema de escassez de nutrientes, podem enfrentar o de água, reagindo com um maior crescimento da raiz, a qual poderia absorver água das regiões mais profundas e mais úmidas do solo. Dada a quantidade extremamente baixa de RUBPCO em cotilédones, seria interessante examinar se essas plantas não possuem uma enzima auxiliar na captação de CO_2 , num caminho metabólico que possibilitasse tanto a economia de água, como também de nitrogênio, como fazem outras plantas do metabolismo CAM ou intermediário entre CAM e C_3 (HALLIWELL, 1984).

Apêndice 1 - Temperaturas (°C) máxima e mínima em casa
de vegetação (UNICAMP)

DIAS	Novembro 1988		Dezembro 1988		Janeiro 1989	
	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.
1	28	18	37	16	-	-
2	29	14	37	17	30	19
3	21	14	34	13	32	19
4	29	13	35	15	32	19
5	26	13	37	16	35	18
6	27	14	36	15	30	19
7	33	14	38	11	29	19
8	33	13	32	16	30	18
9	35	16	38	17	30	18
10	39	18	38	16	28	18
11	38	19	39	19	30	19
12	35	16	38	18	29	19
13	38	15	38	18	32	20
14	34	18	36	19	29	19
15	38	17	33	19	30	19
16	34	17	38	16	32	18
17	35	17	39	19	30	19
18	37	17	39	20	32	19
19	38	20	35	19	33	18
20	34	19	39	20	34	17
21	28	19	27	18	36	19
22	30	19	27	18	36	19
23	31	19	36	19	32	18
24	35	16	32	19	32	18
25	34	15	25	18	36	19
26	36	15	25	18	36	19
27	35	19	29	18	38	19
28	31	14	33	20	38	16
29	31	13	34	19	37	19
30	36	15	33	19	39	20
31	-	-	32	19	40	18

Apêndice 2 - Temperaturas (°C) máxima e mínima para o ano de 1989, para o cerrado de Itirapina, SP. Médias para períodos de 10 dias. Dados fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia.

MES	PERÍODO	MAX	MIN
Janeiro	1	22,8	18,6
	2	25,5	18,7
	3	28,8	19,3
Fevereiro	1	25,5	18,7
	2	26,5	19,3
	3	26,4	19,2
Março	1	27,7	18,6
	2	26,0	18,3
	3	28,2	19,0
Abril	1	28,7	19,1
	2	26,3	18,1
	3	26,5	15,4
Maio	1	23,9	15,9
	2	24,2	12,8
	3	22,6	11,9
Junho	1	24,6	14,7
	2	20,2	10,8
	3	21,2	11,5
Julho	1	21,1	11,0
	2	21,4	9,5
	3	22,9	13,9
Agosto	1	23,4	11,7
	2	24,7	12,3
	3	28,3	14,6
Setembro	1	23,3	14,0
	2	24,1	13,8
	3	24,5	14,6
Outubro	1	27,3	14,0
	2	25,0	12,9
	3	28,7	15,5
Novembro	1	25,9	14,9
	2	25,1	16,6
	3	27,3	18,0
Dezembro	1	28,7	17,9
	2	25,7	18,2
	3	25,7	17,1

Apêndice 3 - Temperatura (°C) às 9, 15 e 21 horas para os anos de 1988 e 1989 para o cerrado de Itirapina, S.P. Médias para períodos de 10 dias. Dados fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia.

MES	PERÍODO	1988			1989		
		9 h	15 h	21 h	9 h	15 h	21 h
Janeiro	1	22,5	25,5	21,4	20,8	22,6	19,7
	2	25,6	31,0	24,5	22,1	25,4	20,3
	3	26,8	30,8	24,9	23,9	28,7	22,3
Fevereiro	1	23,6	25,7	21,2	22,4	25,5	20,7
	2	21,9	26,1	21,6	22,3	27,2	22,4
	3	24,6	29,0	20,3	23,5	25,9	22,5
Março	1	23,1	26,1	22,3	23,4	27,0	22,3
	2	22,7	26,8	22,1	21,7	25,9	21,3
	3	24,9	30,1	22,7	23,5	27,7	22,3
Abril	1	22,5	30,2	21,8	24,3	27,5	22,7
	2	21,9	24,6	20,1	22,1	25,9	20,8
	3	22,2	26,6	20,9	20,9	26,5	19,8
Maio	1	20,1	25,2	20,3	19,4	23,7	18,6
	2	21,6	25,3	19,3	18,5	24,1	17,7
	3	18,2	22,0	17,0	17,1	23,0	15,7
Junho	1	16,1	21,9	14,6	19,4	24,5	18,7
	2	15,3	20,6	14,7	15,0	20,3	14,0
	3	18,5	24,5	17,5	16,1	21,1	15,3
Julho	1	18,3	24,4	17,1	15,4	21,15	14,6
	2	13,7	19,5	12,8	15,6	22,7	14,5
	3	14,9	21,7	14,2	18,6	22,6	17,2
Agosto	1	18,3	24,1	17,2	16,4	23,6	17,2
	2	18,1	26,6	18,0	17,4	24,6	17,6
	3	23,3	30,2	21,7	21,3	25,3	18,5
Setembro	1	20,9	28,6	19,8	18,4	23,0	18,3
	2	20,9	27,4	19,8	18,5	24,0	18,9
	3	24,8	31,3	24,2	19,9	24,5	18,9
Outubro	1	22,6	27,4	21,5	21,0	27,2	20,1
	2	20,2	24,8	18,0	19,1	24,9	18,4
	3	21,8	23,4	19,3	22,0	28,7	21,2
Novembro	1	20,6	25,4	19,5	21,2	25,4	19,9
	2	23,5	28,2	22,4	21,4	24,6	20,4
	3	21,6	26,9	21,4	23,7	27,0	21,6
Dezembro	1	23,2	29,1	23,2	23,8	29,0	23,6
	2	24,4	28,6	23,2	21,1	25,2	21,0
	3	21,5	24,4	21,3	21,4	25,4	20,5

Apêndice 4 - Precipitação total diária (mm) no ano de 1988 no cerrado de Itirapina.

Dados fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia.

DIAS	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez
1	153	0	291	0	0	0	0	0	0	3	122	0
2	0	330	122	4	0	0	0	0	0	0	5	2
3	0	0	276	0	0	0	0	0	0	0	0	9
4	0	0	457	0	2	5	0	0	0	0	0	0
5	50	10	284	0	92	3	0	0	0	13	0	0
6	387	42	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	256	11	56	0	0	0	0	0	0	0	10	0
8	280	61	468	37	0	0	0	0	0	0	0	0
9	194	184	0	130	0	0	0	0	0	0	0	0
10	984	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	149	65	0	0	0	0	0	0	0	196	16	10
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	147	54	0
13	0	0	0	169	96	0	0	0	0	45	0	266
14	0	208	0	133	0	54	0	0	80	0	2	4
15	62	40	0	0	0	40	0	0	0	0	0	0
16	40	23	487	0	0	0	0	0	0	1	0	0
17	67	292	405	0	0	0	0	0	4	7	50	0
18	0	8	231	0	202	0	0	0	0	0	0	15
19	0	4	0	10	0	0	0	0	0	0	306	56
20	38	38	0	275	0	0	0	0	0	20	169	355
21	7	63	0	66	0	0	0	0	0	0	0	56
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	186	126	77
23	15	2	0	0	0	0	0	0	0	37	0	252
24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	71	0	22
25	0	244	0	0	6	0	0	0	0	307	0	220
26	0	0	0	22	0	0	0	0	0	13	267	6
27	2	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
28	0	1	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	2	0	0	0	0	0	0	0	0	80	0	0
30	2	-	0	0	233	0	0	0	0	-	15	0
31	0	-	-	-	91	-	-	-	-	-	-	0
TOTAL	2728	1638	3092	846	722	102	0	0	84	1497	967	1354

Apêndice 5 - Precipitação total diária (mm) no ano de 1989 no cerrado de Itirapina.

Dados fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia.

DIAS	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez
1	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
2	28	0	207	0	0	0	0	0	110	0	0	0
3	480	0	25	170	0	0	0	0	0	0	0	0
4	126	8	0	25	0	0	0	0	0	29	54	0
5	128	28	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
6	204	0	113	0	310	0	0	0	13	0	0	0
7	42	29	0	0	0	0	0	0	140	0	0	3
8	307	2	205	0	0	98	0	0	0	0	0	0
9	326	133	0	0	0	0	0	0	87	0	0	0
10	125	151	0	0	0	0	0	0	370	0	45	78
11	116	418	0	0	0	212	0	0	248	0	154	99
12	362	40	0	1	0	17	0	0	0	45	205	84
13	0	130	1	0	0	0	0	0	70	0	376	836
14	0	23	56	3	0	0	0	0	84	0	0	65
15	174	63	643	0	0	0	0	0	25	0	0	3
16	193	8	431	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	0	62	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0
18	162	237	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	5	352	0	60	0	0	0	0	0	0	0	17
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	420	18
21	318	73	0	0	0	0	0	0	0	0	81	0
22	63	2	0	0	0	0	0	96	0	0	167	0
23	36	136	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0
24	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	208	2	78	0	0	36	0	0	3	0	28	0
26	366	64	0	0	2	0	15	131	18	0	0	0
27	0	0	0	0	0	0	20	0	42	325	0	157
28	2	0	78	0	0	1	225	92	0	0	202	374
29	0	-	0	0	0	34	220	0	0	0	0	242
30	0	-	0	86	0	0	300	0	0	0	57	239
31	0	-	-	-	0	-	325	0	-	0	-	445
TOTAL	3768	1979	1777	527	341	408	1105	319	1212	470	2470	2660

RESUMO

Nesse trabalho foram estudados alguns aspectos do crescimento de plântulas de Qualea grandiflora em canteiro (Estação Experimental do Instituto Florestal, localizada na região de cerrado do município de Itirapina, S.P) em casa de vegetação (UNICAMP), câmara de crescimento (Universidade de Edinburgo); como também o crescimento de folhas em árvores adultas no campo.

Os experimentos com plântulas mostraram que o crescimento foi diferente nas três condições, com diferentes taxas de crescimento e fotossintética, e diferentes valores para área foliar e peso de matéria seca.

As menores taxas de crescimento e fotossintética obtidas foram para as plântulas crescidas em canteiro, como também os menores valores de peso de matéria seca e área foliar. A possível causa apontada para a ocorrência desses resultados foi o menor teor de água oferecido a essas plântulas, uma vez que os outros fatores que poderiam interferir, como luz e temperatura não foram muito diferentes em canteiro ou casa de vegetação, e o solo utilizado foi o mesmo tanto em canteiro como em casa de vegetação. Em câmara de crescimento, embora as plântulas tenham apresentado as maiores taxas fotossintéticas, a área foliar foi bastante reduzida em relação às plântulas crescidas em casa de vegetação, sendo a qualidade de luz da câmara apontada como a possível causa desse resultado, uma vez que os outros fatores que poderiam influenciar na expansão foliar, como temperatura, nutrição do

solo ou irrigação não foram muito diferentes em câmara de crescimento ou casa de vegetação, e as diferenças ambientais quando ocorridas favoreceram a expansão foliar em câmara de crescimento. A relação raiz:parte aérea também foi diferente nas três condições de crescimento, parecendo que a variação dessa relação teve como causa a variação na irrigação. Diferentes estados nutricionais do solo não alteraram a relação raiz:parte aérea.

As plântulas responderam ao aumento de nutrição do solo, apresentando maiores taxas de crescimento e fotossintética.

As taxas de crescimento e fotossintética apresentadas pelas plântulas foram baixas, mas dentro da faixa de valores apresentadas para plantas arbóreas de outros ambientes.

O valor da resistência estomática às trocas gasosas foi alto quando comparado com espécies que não de cerrado.

A análise do teor de RUBPco em folhas e cotilédones de plântulas mostrou níveis bem menores que para outras espécies estudadas, apresentando os cotilédones níveis menores que as folhas.

O teor de nitrogênio apresentado pelas plântulas ou folhas em árvores foi baixo, havendo um aumento do valor da relação C:N com a idade em ambos os casos, indicando provável deficiência de nitrogênio.

As plântulas submetidas à deficiência hídrica tiveram a área foliar reduzida, bem como menor peso de matéria seca, TCR e TF, tendo sido encontrado aumento do teor de ABA nos cotilédones.

A análise do crescimento de folhas em árvores adultas mostrou que, embora apareçam muitos primórdios foliares, poucos são os que chegam a folhas adultas. Isso ocorre devido ao dessecamento e queda

desses primórdios. A queda das folhas e a brotação de novos primórdios ocorrem simultaneamente, sendo este fato característico de espécies brevidecíduas. O crescimento foliar se dá a taxas relativamente altas, entre o final do período seco e início do chuvoso, estando as folhas completamente formadas durante a maior parte do período chuvoso. Esse comportamento é comum em espécies arbóreas perenes e brevidecíduas de savanas, e tem sido considerado como uma estratégia dessas plantas à sobrevivência em ambientes de pouca nutrição mineral.

As características gerais apresentadas para plantas adultas não difere daquelas encontradas para plântulas, apresentando, essa espécie, tanto na fase de estabelecimento como na adulta características que a tornam mais adaptada às condições de infertilidade do solo. Essas características são as baixas taxas de crescimento e fotossintéticas e os fatores que contribuem para isso. As plântulas, além do problema de escassez de nutrientes, podem enfrentar a escassez de água, reagindo com maior crescimento da raiz. Dada a baixa quantidade de RUBPco encontrada em cotilédones e mesmo em folhas, um outro aspecto a ser examinado em maior profundidade posteriormente seria a possibilidade de existência de uma enzima auxiliar para a captação de dióxido de carbono, num caminho metabólico que possibilitasse tanto a economia de água, como também de nitrogênio, como fazem outras espécies, apresentando o metabolismo CAM ou intermediário entre CAM e C_3 .

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVIM, P.T. & ARAUJO, W.A. 1952. El suelo como factor ecologico en el desarrollo de la vegetación en el Centro-Oeste del Brasil. Iurrial-
ba, 2:153-160.
- ALVIM, P.T.; SANTANA, C.J. & MIRANDA, E.R. 1960. Avaliação da fertilidade em alguns solos de cerrado em Brasília por meio de ensaios de microparcelas. Ciênc. Cult., 20:613-619
- ARASAKI, F. 1980. Relação entre parte aérea e sistema radicular de Kielmeyera coriacea. Tese de Mestrado. Campinas. Universidade de Campinas. 96p.
- ARASAKI, K. & FELIPPE, G.M. 1990. Crescimento inicial de Kielmeyera coriacea. Ciênc. Cult. (no prelo).
- ARENS, K. 1950a. Considerações sobre as causas do xeromorfismo foliar. Bolm Fac. Filos. Ciênc. Let. Univ. São Paulo, Bot., 15: 25-26.
- ARENS, K. 1950b. O cerrado como vegetação oligotrófica. Bolm. Fac. Filos. Ciênc. Let. Univ. São Paulo, Bot., 15:59-77.

- ARENS, K. 1963. As plantas lenhosas dos campos cerrados como flora adaptada às deficiências minerais do solo. In Simpósio sobre o cerrado (M.G. Ferri., ed.) São Paulo, E. Blucher & EDUSP. p. 249-265
- ARNON, D.I. 1940. Cooper enzyme in isolated chloroplast. Polyphenoloxidase in Beta vulgaris. Plant Physiol., 24: 1-15.
- ASKEW, G.P.; MOFFAT, D.J.; MONTGOMERY, R. F. & SEARL, P.L. 1970. Interrelationships of soils and vegetation in savannah-forest boundary zone of north-eastern Mato Grosso. Geogr. J., 136: 370-376.
- BARBOSA, A.A.A. 1983. Aspectos da ecologia reprodutiva de três espécies de Qualea (Vochysiaceae) num cerrado de Brasília. D.F. Tese de Mestrado, Brasília, Universidade de Brasília. 153p.
- BICLESKY, R.L. & TURNER, N.A. 1966. Separation and estimation of amino acid in crude plant extracts by thin-layer eletrophoresis and chromatography. Analyt. Biochem., 17: 270-293
- BARLOW, E.W.R. 1988. Water relations of the mature leaf. In The growth and functioning of leaves (J.E. Dale & F.L. Milthorpe eds.) Cambridge University Press (2nd ed.) p. 315-345.
- BEADLE, C.L. 1986. Plant growth analysis. In Tecniques in Bioproducitivity and Photosynthesis (J. Coombs & D.O. Hall, eds) Oxford. Pergamon Press (2nd ed.) p. 20-25.

- BELTRÃO, J. D. 1963. Uma nova teoria que tenta elucidar a origem do cerrado. In Anais V Congresso Nacional de Botânica (S.D.D., ed.), Goiânia, p. 375-373
- BESFORD, R.T. 1984. Some properties of Ribulose biphosphate carboxylase extracted from tomato leaves. J. Exp. Bot., 35:495-504
- BESFORD, R.T. 1989. Site-direct antibodies to the core protein of photosystem 2. Annual Report. Institute of Horticultural research. Littlehampton, England. p. 38-39
- BESFORD, R.T. 1970. The greenhouse effect: acclimation of tomato plants growing in high CO₂, relative changes in Calvin cycle enzymes. J. Plant Physiol., 136:458-463
- BESFORD, R.T. & HAND, D.W. 1989. The effects of CO₂ enrichment and nitrogen oxides in some Calvin cycle enzymes and nitrite reductase in glasshouse lettuce. J. Exp. Bot., 40:329-326
- BESFORD, R. T.; THOMAS, B.; HUSKISSON, N.S. & BUTCHER, G.W. 1970. Characterization of conformers of D₁ of photosystem II using site-directed antibodies. Z. Naturforsch., 45:621-626
- DEWLEY, J.D. 1980. Nitrogen and Carbon metabolism. Alberta, Canada. 248p.

- DIAT, K.K.S., HYE, P.H. & BRERETO, A. J. 1977. The possibility of predicting solute uptake and plant growth response from independently measured soil and plant characteristics. VI. The growth and uptake of rape in solutions of constant nitrate concentration. Plant Soil, 53:137-167.
- BICLESKY, R.L. & TURNER, N.A. 1966. Separation and estimation of amino acid in crude plant extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. Anal. Biochem., 17:278-293.
- BJORKMAN, O. & HOLMGREN, P. 1963. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. Physiol. Plant, 16:887-914.
- BLENKINSOP, P.G. & DALE, J. E. 1974. The effects of shade treatment and light intensity on Ribulose-1-5-diphosphate carboxylase activity and fraction I protein level in the first leaf of barley. J. Exp. Bot., 25:899-912.
- BONGERS, F., POPMA, J & IRIARTE-VIVAR, S. 1988. Response of Cordia megalantha Blake seedlings to gap environments in tropical rain forest. Funct. Ecol., 2:379-390.
- BORTHALAND, A. M. & GRIFFITHS, H. 1987. The regulation of citric acid accumulation and carbon recycling during CAM in Ananas comosus. J. Exp. Bot., 40:53-60.

- BOULIERE, F. & HADLEY, M. 1983. Present-day savannas: an overview
In Ecosystems of the World 13. Tropical savannas (F. Boulière, ed.),
Oxford, Elsevier. p. 1-15
- BRADFORD, M. M. 1976. A rapid and sensitive method for quantification
of micrograms quantities of protein utilizing the principle of pro-
tei-dye binding. Anal. Biochem., 72:248-254
- CAMARGO, A. P. 1971. Clima do Cerrado. In Simpósio sobre o cerrado(M.
G. Ferri, Ed.), São Paulo, C. Blucher & EDUSP. p. 75-95.
- CHAPIN, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. Ann. Rev.
Ecol. Syst., 11:233-260.
- COCHRANE, T.T & AZEVEDO, L.G. 1988. As savanas do trópico sul Americano.
In VI Simpósio sobre o cerrado(EMBRAPA, ed). Planaltina, Embrapa.
p. 40-51
- COLE, M. M. 1960. Cerrado, caatinga and pantanal: The distribution and
origin of the savanna vegetation of Brazil. Geogr. J.,
126:168-179.
- COLE, M.M 1982. The influence of soils, geomorfology and geology on
the distribution of plant communities in savanna ecosystems. In:
Ecology of Tropical Savannas (B.J. Huntley & B.H. Walker, eds).
Berlim, Springer-Verlag. p. 145-174.

- COMSTOCK, J.P., COOPER, T.A. & EHLERINGER, J.R. 1980. Seasonal patterns of canopy development and carbon gain in nineteen warm desert shrub species. Oecologia, 75:327-335.
- COOMBS, J. 1982. Isolation of Enzymes. In Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis. (J.Coombs & D.O. Hall, eds). Oxford. Pergamon Press (2nd ed.) p. 142-153.
- COUTINHO, L. M. 1962. Contribuição ao conhecimento da mata pluvial tropical. Bolm. Fac. Filos. Ciênc. Let. Univ. São Paulo, Bot., 10:1-219.
- COUTINHO, L.M. 1982. Ecological effect of fire in Brazilian cerrado. In: Ecology of Tropical Savannas (B.J. Huntley & B.H. Walker, eds). Berlim, Springer-Verlag. p.273-291.
- COUTINHO, L. M. 1990. O cerrado e a ecologia do fogo. Ciênc. Hoje, 12:22-30
- COUTINHO, L. M. & LAMBERTI, A. 1971. Respiração edáfica e produtividade primária numa comunidade amazônica de terra firme. Ciênc. Cult., 23:411-419.

- CU VAN CU, J. BOWES, G. & ALLEN, L.H. Jr. 1986. Properties of ribulose-1-5-biphosphate carboxylase from dark and light exposed soybean leaves. Plant Sci., 44:119-123.
- DALE, J.E. 1988. The control of leaf expansion. Ann.Rev.Plant Phys. Plant Mol.Biol., 32:267-295.
- DALE, J.E. & MILTHORPHE, F.L. 1988. General features of the production and growth of leaves. In: The growth and functioning of leaves (J. E. Dale & F.L. Milthorpe, eds). Cambridge University Press (2nd ed.) p. 151-178.
- DAUGHTRIDGE, A.T.; PALLARDY, H.; GARRETT, G. & SANDER, I.L. 1986. Growth analysis of micorrhizal and nonmicorrhizal black oak (Quercus velutina Lam.) seedlings. New Phytol., 103:473-480.
- EITEN, G. 1971. Habitat flora of fazenda Campininha. São Paulo, Brasil; introduction species of the "cerrado", species of open wet ground. In Simpósio sobre o cerrado(M.G.Ferri,ed.). São Paulo, E. Blucher & EDUSP, p.155-202
- EITEN, G. 1977. Delimitação do conceito de cerrado. Archos Jard. Bot., Rio de Janeiro, 21:125-134.
- EITEN, G., 1982. Brazilian "savannas". In: Ecology of Tropical Savannas (B.J. Huntley & B.H. Walker, eds). Berlin, Springer-Verlag. p. 25-47.

- ESTEVEES, L. M. & FELIPPE, G. M. 1985 Fotossensibilidade de esporos de pteridófitas dos cerrados. Revta Brasil Bot., 0:219-225.
- FARMER, R.E. 1980. Comparative analysis of 1st year growth in six deciduous tree species. Ca. J. For. Res., 10:35-41.
- FELIPPE, G. M. 1970 Qualea grandiflora: thr seed and its germination. Revta Brasil Bot., 13:33-37.
- FELIPPE, G.M. & DALE, J.E. 1968. Effects of a growth retardant, CCC, on leaf growth in Phaseolus vulgaris. Planta, 00:328-343.
- FELIPPE, G.M. & DALE, J.E. 1970. The effects of phosphate supply on growth of plants from Brazilian cerrado: experiments with seedlings of the annual weed, Bidens gardineri Baker (Compositae) and the tree Qualea grandiflora Mart. (Vochysiaceae) Decologia, 02:81-86.
- FERRI, M.G. 1967. Plantas do Brasil - Espécies do cerrado. São Paulo. Ed. Edgar Blucher, p.176-177.
- FERRI, M. G. 1977. Ecologia dos cerrados. In Simpósio sobre o cerrado: bases sobre a utilização agropecuária (M.G. Ferri, ed.) São Paulo e Belo Horizonte, EDUSP & Itatiaia, p.15-63.
- FERRI, M.G., 1983. Os cerrados, um grupo de formas de vegetação semelhante às savanas Revta Biol., 12:491-500.

- FERRI, M. G. & COUTINHO, L. M. 1958. Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado. Dolm Fac. Filos. Ciênc. Let. Univ. São Paulo, Bot., 15:103-105.
- FERRI, M. G. & LAMBERTI, A. 1960. Informações sobre a economia de água de plantas de um tabuleiro no município de Goiânia (Pernambuco). Dolm Fac. Filos. Ciênc. Let. Univ. São Paulo, Bot. 17:133-145.
- FIELD, C. & MOONEY, H.A. 1983. Leaf age and seasonal effects on light, water and nitrogen use efficiency in a Californian shrub. Oecologia, 56:348-355.
- FIELD, C. & MOONEY, A.H. 1986. The photosynthesis nitrogen relationship in wild plants. In: On the economy of plant form and function (T.J. Givinish, ed.). Cambridge University Press. p.25-55.
- FIELD, C., MERINO, J. & MOONEY, H.A. 1983. Compromises between water-use efficiency and nitrogen use efficiency in five species of California evergreens. Oecologia, 60:384-387.
- FITTER, A.H. & HAY, R.K.M. 1981. Environmental physiology of plants. London. Academic Press. 355pp.

- FREITAS, F. G. & SILVEIRA, C. D. 1977. Principais solos sob vegetação de cerrado e sua aptidão agrícola. In Simpósio sobre o cerrado; bases sobre a utilização agropecuária (M. G. Ferri, ed. São Paulo & Belo Horizonte, EDUSP & Itatiaia. p. 155-194.
- FURLEY, P. A. & RATTER, J. A. 1988. Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. J. Biogeogr., 15: 97-108.
- GALLAGHER, J. N. 1985. The way ahead: a crop physiologists viewpoint. In: Control of leaf growth (N. R. Baker, W. J. Davies & C. K. Ong, eds). Cambridge University Press.
- GIANDOTTI, E. 1986. Composição florística e estrutura fitossociológica da vegetação de cerrado e de transição entre cerrado e mata ciliar da Estação Experimental de Itirapina (S.P.). Tese de Mestrado. Campinas, UNICAMP. 221p.
- GIBBS, P. C., LEITÃO FILHO, H. F. & SHEPARD, G. 1983. Floristic composition and community structure in an area of cerrado in SE Brazil. Flora, 173: 433-449.
- GODOY, S. M. A. 1991. Germinação e crescimento de Qualea cordata Spreng. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, 106pp.

- GOLDSTEIN, J.L. & SWAIN, T. 1965. The inhibition of enzymes by tanins. Phytochemistry, 4:185-192.
- GOODLAND, R. 1971a. A physiognomic analysis of the "cerrado" vegetation of Central Brazil. J. Ecol., 59:411-419.
- GOODLAND, R. 1971b. Oligotrofismo e alumínio no cerrado. In Simpósio sobre o cerrado (M.G. Ferri, ed.), São Paulo, E. Blucher & EDUSP. p. 44-60.
- GOODLAND, R. & POLLARD, R. 1973 The Brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. J. Ecol., 61:219-224.
- GRIME, J.P. & HUNT, R. 1975. Relative growth rate: its range and adaptative significance in a local flora. J. Ecol., 63:393-422.
- GULMON, S.L. & CHU, C.C. 1981. The effects of light and nitrogen on photosynthesis, leaf characteristics and dry matter allocation in the chaparral shrub, Diplaucus auranticus. Decologia, 49:207-212.
- HALLIWELL, B. 1984. Chloroplast metabolism. The structure and function of chloroplasts in green leaf cells. Oxford. Clarendon Press. 259pp.
- HARIDASAN, M. 1982. Aluminium accumulation by some cerrado native species of Central Brazil. Plant Soil, 65:265-273.

- HARIDASAN, M. 1988. Performance of Miconia albicans (SW) triana, an aluminium-accumulating species, in acid and calcareous soils. Commun. Soil Sci. Plant Anal., 12:1071-1103.
- HARIDASAN, M.; PAVIANI, T.I. & SCHIAVINI, I. 1986. Localization of aluminium in the leaves of some aluminium-accumulating species. Plant Soil, 94:435-437.
- HERINGER, E.P.; DARROSO, J. M.; RIZZO, J. A. & RIZZINI, C. T. 1977. A flora do cerrado. In Simpósio sobre o cerrado (M.G. Ferri, ed.), São Paulo e Belo Horizonte, EDUSP & Itatiaia, p.231-245p.
- HESKET, J.D. LARSON, E.M., GORDON, A. J. & PETERS, D.B. 1983. Internal factors influencing photosynthesis and respiration. In: The growth and functioning of leaves (J.E. Dale & F.L. Milthorpe, eds). Cambridge University Press (2nd ed.) p. 381-411.
- HIRON, R.W.P. & WRIGHT, S.T.C. 1973. The role of endogenous abscisic in the response of plants to stress. J. Exp. Bot., 24:767-781.
- HOAGLAND, D. R. & ARNON, D. I. 1938 The water-culture method for growing plants without soil. Univ. Calif. Agric. Expt. Stn. Circ. 347.
- HUNT, R. 1982. Plant growth analysis: second derivatives and compounded second derivatives of splined plant growth curves. Ann. Bot. N.S., 50:317-328.

- JARVIS, P.G. & JARVIS, M.S. 1964. Growth rates of wood plants. Physiol. Plant., 17:654-666.
- JOHNSON, C.; FRANCO, A.C. & CALDAS, L.S. 1983. Fotossíntese e resistência foliar em espécies nativas do cerrado; metodologia e resultados preliminares. Revta Brasil Bot., 6:91-97.
- KLEIN, A.L. 1991. Crescimento e floração de Bidens gardneri Baker. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. 104pp.
- KONECNA, B.; FRIC, F. & MASAROVICOVA, E. 1987. Ribulose 1-5-bisphosphate carboxylase activity and protein content in pollution damaged leaves of three oak species. Photosynthetica, 23:566-574.
- KORNER, C. & COCHRANE, P.M. 1985. Stomatal responses and water relations of Eucalyptus pauciflora in summer along an elevational gradient. Decologia, 66:443-455.
- KRUEGER, R. & RUTH, A. 1969. Photosynthesis of seedlings. Can. J. Bot. 47:519-526.
- KWESIGA, F. & GRACE, J. 1986. The role of the red/far-red ratio in the response of tropical tree seedlings to shade. Ann. Bot., 57:283-290.
- LEVITT, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. London. Academic Press (2nd ed.). 607pp.

- LONG, S.P. 1982. Measurement of photosynthetic gas exchange. In: Techniques in Dioproductivity and Photosynthesis (J. Coombs & D.D. Hall, eds). Oxford. Pergamon Press. p. 25-34.
- McCLUNG, A.C.; FREITAS, L.M.; GALLO, J.R.; QUINN, L.R. & MOTT, G.D. 1958. Alguns estudos preliminares sobre os possíveis problemas de fertilidade dos solos de diferentes campos cerrados de São Paulo e Goiás. Bragantia, 17:27-44.
- McCREADY, R.M.; GUGGOLZ, J.; SILVEIRA, V. & OWENS, H.S. 1950. Determination of starch and amylose in vegetables. Anal. Chem., 22:1156-1158.
- MARC, J. & PALMER, J.H. 1976. Relationship between water potential and leaf and inflorescence initiation in Helianthus annuus. Physiol. Plant., 36:101-104.
- MARTINS, F.R. & MATTES, L.A.F. 1978. Respiração edáfica e nutrientes na Amazônia (Região de Manaus): floresta arenícola, campinarana e campina. Acta Amazôn., 8:233-244.
- MATOO, R.L., ISHIAQ, M. & SALEEMUDDIN, M. 1987. Protein assay by coomassie brilliant blue G-250-binding method is unsuitable for plant tissues rich in phenol and phenolases. Anal. Biochem., 163:376-384.

- MEDEIROS, R. A. & HARIDASAN, M. 1985. Seasonal variations in the foliar concentrations of nutrients in some aluminium accumulating and non-accumulating species of the cerrado region of Central Brazil. Plant Soil, 88: 433-436.
- MEDINA, E. 1982. Physiological ecology of neotropical savanna plants. In Ecology of Tropical Savannas. Berlin. Ed. B.J. Huntley & B.H. Walker. Springer-Verlag. 490p.
- MEDINA, E. 1983. Adaptations of tropical trees to moisture stress. In: Ecosystems of the World 14. Tropical Rain Forest Ecosystems. Structure and function (F. B. Golley, ed.). Amsterdam. Elsevier Scientific Publishing Company.
- MELHEM, T.S. 1975. Desenvolvimento da plântula de Dipterix alata Vog. (Leguminosae-Lotoideae). Hoehnea, 5: 91-92.
- MILLIGAN, S. P. & DALE, J. E. 1980. The effects of root treatments of the primary leaves of Phaseolus vulgaris L. biophysical analysis. New Phytol., 102: 35-40
- MONTEZ, R. & MEDINA, E. 1977. Seasonal changes in nutrient content of leaves of savanna trees with different ecological behavior. Geo. Eco. Trop., 4: 295-307.

- MOONEY, H.A. 1972. The carbon balance of plants. Ann. Rev. Ecol. System., 3:315-346.
- MOONEY, H.A.; FIELD, C.; GULMON, S.L.; RUNDEL, P. & KRUEGER, F.J. 1983. Photosynthetic characteristics of South African sclerophylls. Decologia, 50:398-401.
- MORRETES, B.L. & FERRI, M.G. 1959. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas de cerrado. Bolm. Fac. Filos. Cienc. Let. Univ. São Paulo. Bot., 16:7-70.
- NASCIMENTO, M.T.; VILLELA, D.M. & LACERDA, L.D. 1990. Crescimento, longevidade e herbivoria foliares em duas espécies de cerrado em Cuiabá, MT, Brasil. Revta Brasil. Bot., 13:27-32.
- OLIVEIRA-SOUZA, M.H.A. 1977. Alguns aspectos ecológicos da vegetação na região perimetral da represa do Lobo (Brotas-Itirapina) S.P. Tese de Doutorado. São Paulo. USP. 211pp.
- OKALI, D.U.U. & DODOO, G. 1973. Seedling growth and transpiration of two West African mahogany species in relation to water stress in root medium. Ecology, 61:421-438.

- PARADA, J.M. & ANDRADE, S. M. 1977. Cerrados; recursos minerais. In Simpósio sobre o cerrado; bases para a utilização agropecuária(M.G. Ferri,ed.), São Paulo e Belo Horizonte,EDUSP & Itatiaia, p.195-209.
- PENCE, V.C. & CARUSO, J.L. 1988. Immunoassay methods of plant hormone analysis. In: Plant hormones and their role in plant growth and development (P.J. Davies, ed.). London. Klumer Academic Publishers. p. 240-255.
- PLOPLES, M.B. & DALLING, M. J. 1978. Degradation of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase by proteolytic enzymes from crude extracts of wheat leaves. Planta, 138:153-160.
- PEARCY, R.W. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and undrestory micro-environments. Funct. Ecol., 1:169-178.
- PEREIRA NETTO,A.B. & HAY,J.D. 1986. Fotossíntese em Caryocar brasiliense no cerrado. Revta Brasil Bot., 2:259-262.
- PIMENTEL, M. F., CHRISTOFIDIS, D. & PEREIRA, F. J. S. 1977. Recursos hídricos no cerrado. In Simpósio sobre o cerrado; bases para a utilização agropecuárias(M.G. Ferri,ed.),São Paulo e Belo Horizonte, EDUSP & Itatiaia, p.121-154.

- POGGIANI, F. 1971. Estudo do crescimento e da atividade da AIA-oxidase em algumas espécies do cerrado. In Simpósio sobre o cerrado(M.G. Ferri, ed.), São Paulo, E. Blucher & EDUSP, p. 51-92
- QUARRIE, S. A.; WHITFORD, P. N.; APPLEFORD, N.E.J.; WANG, T.L.; COOK, S.K.; HENTON, I.E. & LOVEYS, B.R. 1988. A monoclonal antibody to (s)-abscisic acid: its characterisation and use in a immunoassay for measuring abscisic acid in crude extracts of cereal and lupin leaves. Planta, 173:303-339
- RANZANI, G. 1971. Solos do cerrado do Brasil. In Simpósio sobre o cerrado(M.G. Ferri, ed.), São Paulo, E. Blucher & EDUSP, p.26-43.
- RATTER, J.A.; RICHARDS, P. W.; ARGENT, G. & GIFFORD, D. R. 1973. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso I the woody vegetation types of the Xavantina-Cachimbo expedition area. Phil. Trans. Roy. Soc. London (B), 266:449-492.
- RATTER, J. A.; ASKEW, G. P.; MONTGOMERY, R. F. & GIFFORD, D. 1977. Observações adicionais sobre o cerrado de solos mesotróficos no Brasil Central. In Simpósio sobre o cerrado; bases para a utilização agropecuárias(M.G. Ferri, ed.), São Paulo. EDUSP e Belo Horizonte, Itatiaia, p.303-316 .

- RAWISTCHER, F.; FERRI, M. G. & RACHID, M. 1943. Profundidade dos solos e vegetação em campos cerrados do Brasil meridional. An. Acad. Brasil. Ciênc. 15:267-294.
- REIS, A. C. S. 1971. Climatologia dos cerrados. In Simpósio sobre o cerrado (M.G. Ferri, ed.), São Paulo, E. Blucher & EDUSP, p. 15-25.
- RIZZINI, C. T. 1965. Experimental studies on seedlings development. Ann. Missouri Bot. Gard. 52:410-426.
- RIZZINI, C. T. 1971. A flora do cerrado; análise florística das savanas centrais. In Simpósio sobre o cerrado (M.G. Ferri, ed.), São Paulo, E. Blucher & EDUSP, p. 105-153.
- ROBINSON, S.P. & WALKER, D.A. 1981. Photosynthetic carbon reduction cycle. In: The Biochemistry of Plants. Photosynthesis (M.D. Hatch & N.K. Boardman, eds). London. Academic Press. p. 194-234.
- SALGADO-LABDRIAU, M.L. 1973. A semente de Magonia pubescens St. Hil., morfologia e germinação. An. Acad. Brasil. Ciênc. 45:501-573.
- SALISBURY, F.B. & ROSS, C.W. 1978. Plant Physiology. California. Wadsworth Publishing Company.

- SARMIENTO, G. 1983. The savannas of Tropical America. In: Ecosystems of the world 13. Tropical savannas (F. Doulière, ed.) Amsterdam. Elsevier. p. 245-288.
- SARMIENTO, G. 1984. The ecology of neotropical savannas. Cambridge. Harvard Univ. Press. 235p.
- SARMIENTO, G. & MONASTERIO, M. 1975. A critical consideration of the enviromental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in Tropical America. In: Tropical Ecological Systems (F. B. Golley & E. Medina, eds). Berlim. Springer-Verlag p. 223-250.
- SARMIENTO, G. GOLDSTEIN, G. & MCINZER, F. 1985. Adaptative strategies of wood species in neotropical savannas. Biol Rev. Cambridge Phil Soc., 60: 315-355.
- SASSAKI, R.M. 1991. Desenvolvimento inicial de Dalbergia miscolobium. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. 142pp.
- SELF, G.K. 1989. Studies of xylopodium formation and early seedlings growth in Kielmeyera coriacea Mart. PhD Thesis. Edinburgh. University of Edinburgh. 219p.
- SHANON, J.C. 1968. A procedure for extration and frationation of carbohydrates from imature Zea mays kernels. Res. Bul., 842:1-8.

- SCHUBART, O. & RAWITSCHER, F. 1950. Notas sobre o movimento de águas subterrâneas em Emas-Pirassununga. Doim Bot., 0:69-74.
- SILVA, A. F. & LEITÃO FILHO, H.F. 1982. Composição florística e estrutura de um trecho da mata atlântica da encosta do município de Ubatuba (São Paulo), Brasil). Revta brasil Bot. 5:43-52.
- SMALL, E. 1972. Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as adaptation to nutrient deficiency in peat bog plants. Can. J. Bot., 50:2227-2233.
- SMITH, P.G. & DALE, J.E. 1988. The effects of root cooling and excision treatments on the growth of primary leaves of Phaseolus vulgaris L. New Phytol., 110:293-300.
- SNEDECOR, G. W. & COCHRAN, W. G. 1967. Statistical methods, Iowa, Iowa State University Pr.
- SUTCLIFFE, J.F. 1980. As plantas e a água. Coleção Temas de Biologia. São Paulo. EPU/EDUSP. 126pp.
- TERRY, N.; WALDROW, L.J. & TAILOR, S.E. 1988. Environmental influences on leaf expansion. In: The growth and functioning of leaves (J.E. Dale & F.L. Milthorpe, eds). Cambridge University Press. p. 179-201.

- UMBREIT, W.W.; BURRIS, R.H. & STAUFFER, J.E. 1957. Manometric techniques. New York. Burgess Publishing Co. 338p
- VAN VOLKENBURGH, E. & CLELAND, R.E. 1984. Control of leaf growth by changes in all properties. What's New in Plant Physiology, 15:25-28.
- VELOZO, E.S. 1980. Variabilidade de algumas classes de metabólitos secundários em folhas coletadas em três regiões do estado de São Paulo. 109pp.
- VIANA, A.M. & FELIPPE, G.M. 1984. Crescimento foliar de Dioscorea composita. Anais do IV Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo. p. 47-64.
- WALKER, D.A. 1964. Improved rates of carbon dioxide fixation by illuminate chloroplasts. Biochem. J., 92:23c
- WALTER, H. 1973. Vegetation of the Earth. In relation to climate and eco-physiological conditions, Berlin, Springer-Verlag. 237p.
- WANG, T.L.; GRIGGS, P. & COOK, S. 1985. Immunoassay for plant growth regulators - A help or a hindrance? In: Plant growth substances. Proceedings of the 12th International Conference on Plant Growth Substances (m. Bopp, ed). Haidelbergh. Springer-Verlag. p. 27-34.

WEILER, E. W.; EBERLE, J.; MERTENS, R.; ATZORN, R.; FEYERABEND, M.;
JOURDAN, P. S.; ARNSCHIEDT, A & WIEDZOREK, U. 1986. Antisera and
monoclonal antibody-based immunoassay of plant hormones. In:
Immunology in Plant science (T.L. Wang, ed.). Cambridge University
Press. p. 27-58.

WILLIAMS, R. F. 1946. The physiology of plant growth with special
reference to the concept of net assimilation rate. Ann. Bot.,
10:41-72.

WILSON, J. B. 1980. A review of evidence on the control of shoot:root
ratio in relation to models. Ann. Bot. 61:433-447.

YEMM, E. W. & WILLIS, A. J. 1954. The estimation of carbohydrate in
plant extracts by anthrone. Biochem. J. 52:508-514.