



ORDILENA FERREIRA DE MIRANDA

**ATRIBUTOS FOLIARES E CUSTO DE
CONSTRUÇÃO DE FOLHAS DE CLONES DE
SERINGUEIRA**

LAVRAS-MG

2011

ORDILENA FERREIRA DE MIRANDA

**ATRIBUTOS FOLIARES E CUSTO DE CONSTRUÇÃO DE
FOLHAS DE CLONES DE SERINGUEIRA**

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

Orientadora
Dra. Angela Maria Soares

LAVRAS - MG

2010

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

Miranda, Ordilena Ferreira de.

Atributos foliares e custo de construção de folhas de clones de
seringueira / Ordilena Ferreira de Miranda. – Lavras : UFLA, 2010.
60 p. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2010.
Orientador: Angela Maria Soares.
Bibliografia.

1. Área foliar específica. 2. Produtividade. 3. Composição foliar.
4. Hevea. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 583.950410427

ORDILENA FERREIRA DE MIRANDA

**ATRIBUTOS FOLIARES E CUSTO DE CONSTRUÇÃO DE
FOLHAS DE CLONES DE SERINGUEIRA**

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

APROVADA em 20 de agosto de 2010.

Dr. Luiz Edson Mota de Oliveira

UFLA

Dra. Cláudia Rita de Souza

EPAMIG

Dra. Angela Maria Soares

Orientadora

LAVRAS - MG

2010

Aos meus filhos, Rômulo Diego, Franco Rafael e meu marido Joabs, pelo
fundamental amor, dedicação, companheirismo e apoio.

À minha mãe, Maria Miranda, pelo apoio e incentivo.

Em especial à

Mãe Terra, por carregar e alimentar seus malfeitores, inclusive eu.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Agradeço a DEUS, que é minha fortaleza e refúgio.

À Universidade Federal de Lavras (UFLA), pela oportunidade de realizar a pós-graduação.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), pela liberação e apoio financeiro.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Amazonas (FAPEAM), pela concessão da bolsa de estudos.

À minha orientadora, pela paciência, incentivo, amizade e simplesmente pelo fato de existir e ser um ponto de luz.

Aos membros da banca examinadora, pela contribuição.

Aos meus filhos pelo amor incondicional, por serem a luz dos meus olhos e compreenderem minha ausência.

Ao meu marido, Joabs, que sempre esteve ao meu lado, suportou minha ausência e se fez presente, me apoiando e incentivando.

À minha mãe, Maria Miranda, pela força e coragem que sempre foram meu espelho.

Aos meus amigos da UDV/Lavras, por tornarem a minha passagem por esta cidade um momento agradável e feliz, em especial a Vivette e familiares, pela amizade, apoio e dias felizes.

Ao Mestre Luis Pereira e família, pela atenção, preocupação e momentos felizes e por me ajudar nas coletas.

Às amigas Aretusa, Marilza e especialmente à Márcia, pela amizade e ajuda fundamental para a conclusão deste estudo.

Ao Giordane, pela amizade, incentivo e apoio, ingredientes sempre presentes em nossas conversas.

Aos professores do Setor de Fisiologia, pelo aprendizado e pela boa convivência.

A Lena, Dartagnan, Joel, Odorêncio e Tina, funcionários do Setor de Fisiologia, por toda a ajuda.

A todos que, direta e indiretamente, contribuíram nesta importante etapa da minha vida e da minha formação.

RESUMO

A importância econômica e as exigências de cultivo da seringueira [*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A.D.C. de Juss.) Muell-Arg.] geram a necessidade de se obter genótipos resistentes a doenças e com índice de produção de látex satisfatório em diferentes regiões de cultivo. Alterações na estrutura e na composição da folha, em resposta a recursos ambientais, podem contribuir para compreender o desempenho da planta em dado ambiente. Neste contexto, o presente trabalho foi realizado com o objetivo de verificar a influência da disponibilidade de radiação solar em atributos foliares (área foliar específica – AFE e índice de matéria seca – IMS) e anatomia foliar de seringueira (clone RRIM 600) bem como, avaliar os atributos foliares e o custo de construção de folhas de clones de seringueira (RRIM 600, PL PIM e Fx 2261) com diferentes respostas de produção, cultivados em uma mesma área. As condições de disponibilidade de radiação solar (pleno sol e sombra) não foram suficientes para que ocorresse ajustes na AFE e no IMS. Entretanto, foram observadas alterações em variáveis características da anatomia foliar. As diferenças entre clones, principalmente às associadas ao seu potencial de produção de látex, não podem ser explicadas por ajustes nos atributos foliares avaliados. Possivelmente, tais diferenças estão associadas à partição de carboidratos, ou seja, à estratégia de alocação de carbono para os diferentes compostos orgânicos da folha.

Palavras-chave: Área foliar específica. Produtividade. Composição foliar. Custo de construção. *Hevea*.

ABSTRACT

The economic significance and demands associated with the cultivation of the rubber tree *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A.D.C. de Juss.) Muell-Arg. justify the importance of obtaining genotypes from different regions of its range which are both disease-resistant and which produce a satisfactory volume of latex. Changes in structure and composition of the leaf, in response to environmental resources, can contribute to understanding the performance of the plant in a given environment. In this context, the present study was conducted with the objective of verifying the influence of solar radiation on leaf traits such as specific leaf area (SLA) and dry mass index (DMI) and on leaf anatomy of the rubber tree (clone RRIM 600) as well as to evaluate the construction cost of leaves on rubber tree clones (RRIM 600, PL PIM e Fx 2261) with different responses of production, cultivated in the same area. Variation in solar radiation (from full sun to shade) was not sufficient to induce adjustments in SLA and DMI. However, changes in anatomical leaf characters were observed. The differences between clones, principally those associated with levels of potential latex production were not explained by adjustments associated with the foliar attributes under study. Meanwhile, it is possible that such differences are associated with the carbohydrates partitioning in the leaf.

Keywords: Specific leaf area. Productivity. Leaf composition. Construction cost.

LISTA DE GRÁFICOS

Gráfico 1 Área foliar específica (AFE) de folíolos de folhas de seringueira (clone RRIM 600) em condições de pleno sol e sombra. As barras indicam o desvio padrão da média.	35
Gráfico 2 Índice de matéria seca (IMS) de folíolos de folhas de seringueira (clone RRIM 600) em condições de pleno sol e sombra. As barras indicam o desvio padrão da média.....	36
Gráfico 3 (A) Área foliar específica (AFE) e (B) índice de matéria seca (IMS) para clones de seringueira. As barras indicam o desvio padrão da média.....	41
Gráfico 4 (A) Concentração de carbono, (B) razão C:N, (C) concentração de nitrogênio e (D) concentração de nitrato em folhas de clones de seringueira. As barras indicam o desvio padrão da média.....	42
Gráfico 5 Concentrações de: (A) minerais, (B) ácidos orgânicos, (C) carbono não estrutural e (D) carbono estrutural, para clones de seringueira. As barras indicam o desvio padrão da média	44
Gráfico 6 Concentrações de (A) proteína, (B) lipídeos, (C) lignina e (D) fenólicos solúveis, para clones de seringueira. As barras indicam o desvio padrão da média	46
Gráfico 7 Custos de construção foliar de clones de seringueira, estimados pelos métodos de Poorter e Villar (1997) e Vries (1975b). As barras indicam o desvio padrão da média	49

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Médias mensais de temperatura máxima, temperatura mínima e temperatura média do ar e precipitação total mensal referente ao período de agosto de 2009 a fevereiro de 2010	26
Tabela 2	Custo de construção foliar com base em grama de glicose utilizada para a síntese de 1 g de um determinado composto.....	31
Tabela 3	Espessuras da epiderme das faces adaxial (AD) e abaxial (AB), parênquima paliçádico (PP), parênquima esponjoso (PE), espessura foliar total (EFT), diâmetro do metaxilema (DMX) e diâmetro do floema (DF) em clone de seringueira (RRIM 600), em diferentes condições de luminosidade. Lavras, MG, 2010.....	37
Tabela 4	Concentração de compostos orgânicos em mg/g de matéria seca em clones de seringueira	47

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	12
2	REFERENCIAL TEÓRICO	15
2.1	Seringueira e a produção da borracha natural	15
2.2	Atributos foliares e produção vegetal.....	19
3	MATERIAL E METODOS.....	25
3.1	Área experimental.....	25
3.2	Experimento I: Influência da radiação em características foliares de seringueira	26
3.2.1	Material vegetal.....	27
3.2.2	Características avaliadas	27
3.2.3	Delineamento experimental.....	29
3.3	Experimento II: Características foliares e custo de construção foliar em clones de seringueira	29
3.3.1	Material vegetal.....	29
3.3.2	Características avaliadas	30
3.3.3	Delineamento experimental.....	33
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	34
4.1	Experimento I: Influência da radiação em características foliares de seringueira	34
4.1.1	Área foliar específica, índice de matéria seca e anatomia foliar	34
4.2	Experimento II: Características foliares e custo de construção foliar em clones de seringueira	39
4.2.1	Área foliar específica, índice de matéria seca e custo de construção foliar	39
5	CONCLUSÃO	51
	REFERÊNCIAS	52

1 INTRODUÇÃO

A seringueira, *Hevea brasiliensis* (Willd ex. ADR. De Juss.) Muel- Arg., é uma planta perene nativa da região amazônica, no vale do rio Amazonas. O gênero engloba um número ainda não bem definido de espécies, das quais onze são encontradas em território brasileiro, sendo a *H. brasiliensis* a mais importante devido ao valor econômico de seu produto – a borracha natural – pelo qual existe alta demanda na indústria de pneumáticos e é matéria-prima para mais de 40.000 produtos.

O extrativismo foi base da produção de borracha natural, durante um longo período, na Amazônia. As primeiras iniciativas de monocultivo da espécie nativa foram dizimadas pelo mal-das-folhas, uma das doenças mais importantes para os seringais da América Latina. Tal doença foi registrada pela primeira vez na região amazônica e é causada por um fungo, de disseminação aérea (*Microcyclus ulei*). Essa doença encontra na temperatura e na umidade relativa da região condições ideais para esporulação. A severidade desse patógeno e a condicionante climática têm limitado a heveicultura em terras amazônicas.

A importância econômica da cultura e as exigências de cultivo geraram a necessidade de se obter variedades resistentes à doença e com índice de produção de látex satisfatório, levando ao início dos primeiros cruzamentos e seleções de clones. Os primeiros clones produzidos na Amazônia mostraram-se susceptíveis ao fungo. Assim, a cultura migrou para outras áreas, com condições aptas ao plantio comercial de seringueira, as chamadas “áreas de escape”. Regiões caracterizadas por maiores altitudes e clima mais seco, com temperatura abaixo de 20°C, são consideradas ideais para a cultura. No entanto, umidade relativa acima de 95% favorece o aparecimento do fungo.

Atualmente, a maior produção de heveicultura está localizada entre as latitudes 6° N e 6°S, sendo as latitudes de 10°N e 10°S sua área tradicional de

cultivo. Verifica-se que a heveicultura encontra-se em plena expansão, em áreas que vão desde as latitudes de 22°N (China) a 23°S (São Paulo). No Brasil, outras áreas, que compreendem as regiões de Minas Gerais, Mato Grosso, Bahia e noroeste do Paraná, têm se mostrado aptas ao cultivo. Nestas regiões, a exploração da heveicultura tem se mostrado uma atividade economicamente viável, embora o estado de São Paulo se destaque com maiores índices de produção.

Atualmente, existem clones das mais diversas procedências e características genótípicas. Essa mistura de material genético pode levar à diferença em produtividade entre clones estabelecidos em uma mesma área. No entanto, em diferentes estudos relacionados a aspectos fisiológicos da seringueira, como metabolismo de carbono, nitrogênio e atividade enzimática, há indícios de que fatores ambientais, tais como luz e disponibilidade de água no solo, podem também afetar a produtividade, principalmente pelas variações que estes causam nos metabolismos de assimilação e transporte de carbono e a consequente biossíntese do látex.

A plasticidade exibida pelas plantas em respostas ao ambiente pode ser observada em âmbito foliar, uma vez que tais respostas manifestam-se em alterações tanto da estrutura como da composição da folha. Por ser o principal sítio de metabolismo, a folha é responsável, em grande parte, pelo desempenho da planta. Assim sendo, recentemente, tem sido dada ênfase a estudos de atributos foliares que podem ser associados à aquisição e ao uso dos recursos ambientais. Dentre eles, destacam-se a área foliar específica (razão entre a área foliar e a massa seca foliar) e o índice de matéria seca (razão entre massa seca foliar e a massa fresca saturada). Estudos de custo de construção foliar têm sido também realizados com o objetivo de compreender o desempenho de plantas em diferentes ambientes.

Em relação à seringueira, existem algumas pesquisas sobre a capacidade de assimilação e transporte de carbono e anatomia da casca associados à produção de látex. Entretanto, não são encontrados estudos com seringueira que abordem relações entre potencial produtivo em uma mesma região a partir de investigações sobre os atributos foliares.

Diante do exposto, formulou-se a hipótese de que clones distintos, cultivados em uma mesma região, apresentam diferenças quanto a atributos foliares associados à estrutura e à constituição da folha, que respondem à disponibilidade de recursos ambientais.

Para testar a viabilidade desta hipótese, no presente trabalho desenvolveram-se dois experimentos que tiveram como objetivos: verificar a influência da radiação em características foliares de seringueira (experimento I) e avaliar características foliares e o custo de construção foliar, estimado por dois métodos distintos, em plantas adultas em diferentes clones de seringueira para região de Lavras, MG (experimento II). Com os resultados deste estudo, espera-se contribuir com conhecimentos que auxiliem na compreensão de diferenças produtivas entre clones de seringueira.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

A crescente demanda por produtos de origem vegetal, em um mundo com recursos naturais limitados, exige cada vez mais conhecimentos sobre a produção vegetal. A produtividade é resultado da integração de processos que envolvem desde a captura da energia radiante para a produção de assimilados pela fotossíntese à sua redistribuição para diferentes elementos do sistema vegetal. Embora exista grande conhecimento sobre os aspectos físicos e bioquímicos destes processos, alguns conhecimentos são fragmentados e não permitem abordar, de maneira integrada, a produção vegetal. Estudos de atributos foliares fortemente relacionados a características fisiológicas e químicas têm sido realizados para a compreensão do desempenho de plantas em diferentes ambientes, como será apresentado nesse item, após considerações sobre a seringueira e a produção de borracha natural.

2.1 Seringueira e a produção da borracha natural

A Euphorbiaceae, família de plantas que ganhou destaque internacional no final do século XVIII, compreende diversos gêneros de culturas, com importância econômica e cultural no Brasil. Para Pires, Secco e Gomes (2002), onze espécies do gênero *Hevea* ocorrem no Brasil, apesar de ainda não haver consenso a respeito do número exato. Os autores explicam que o gênero é bem definido, no entanto, as espécies são de difícil identificação taxonômica. A seringueira [*Hevea brasiliensis* (Willd. ex ADR. de Juss.) Muell-Arg.], importante espécie do gênero, tem seu centro de dispersão e diversidade nativa na região amazônica. Segundo Lorenzi (2000), ocorre em área de terra firme e várzea, destacando-se dentro do gênero por sua produção de borracha natural.

Obtida por meio da sangria das árvores de seringueira, a borracha natural constitui um dos alicerces industriais e é uma matéria-prima considerada estratégica, mundialmente (INSTITUTO AGRONÔMICO DO PARANÁ - IAPAR, 2009). Atualmente, existem mais de 40.000 produtos, desde pneus até equipamentos empregados na medicina, que utilizam essa matéria-prima (LUNGA; SILVA; MACEDO, 2008; MOOIBROEK; CORNISH, 2000).

O Brasil foi o primeiro país a produzir e a exportar borracha natural, período em que toda a produção vinha do extrativismo dos seringais nativos. Dois fatos contribuíram fortemente para a quebra do monopólio brasileiro: a introdução de cultivo comercial na Ásia no final do século XIX e o mal-sul-americano-das-folhas (mal-das-folhas), causado por um fungo (*Microcyclus ulei*) de disseminação aérea.

No início do século XX, houve queda de preço da borracha brasileira no comércio internacional, fato que impossibilitou o extrativismo e levou ao abandono dos seringais nativos. As tentativas de plantio comercial, por Henry Ford, na Fordlândia, Baixo Amazonas, no início do século XX, falharam devido às condições climáticas propícias à esporulação do fungo. Levada para a Ásia e cultivada em latitudes 6°N e 6°S (PUSHPARAJAH, 1983), a seringueira encontrou condições favoráveis de produção, o que contribuiu para tirar o Brasil do cenário mundial da borracha por um longo período (ONOKPISE, 2004).

Para minimizar as perdas econômicas e buscando revitalizar a produção de borracha brasileira, o cultivo de *Hevea* migrou para as chamadas regiões de escape, onde, segundo Marinho (2010), obteve grande sucesso, expandindo-se entre as latitudes 19° a 25°S, que compreendem as regiões sudeste, centro-oeste, na Bahia e, mais recentemente, no oeste do Paraná (GONÇALVES; MARQUES, 2008).

Atualmente, 90% da borracha natural produzida mundialmente vêm de países asiáticos, principalmente Tailândia, Indonésia e Malásia. A produção de

borracha natural no Brasil representa apenas 1% do valor mundial, sendo São Paulo o estado com maior índice de produção, além de possuir cerca de 14 milhões de hectares aptos para plantio (DALL'ANTONIA et al., 2006).

Apesar dessa pequena contribuição na produção mundial, o setor tem grande importância para o país, devido à alta demanda por borracha natural. Diante do crescimento da demanda brasileira, essa produção é insuficiente para o consumo interno, sendo necessária a importação de cerca de 60% da borracha consumida no país. Consta-se, assim, que a insuficiente produção nacional, aliada à dinâmica do mercado internacional, aumenta a importância econômica dessa cultura, na atualidade.

A clonagem de *Hevea* surgiu como estratégia para a introdução de monocultivo e o consequente aumento da produtividade brasileira. Os primeiros cruzamentos e seleções para a obtenção de clones de *Hevea brasiliensis* foram realizados pela Companhia Ford, na Amazônia, em face da necessidade de se obter variedades adaptadas às condições edafoclimáticas da região e resistentes ao mal-das-folhas.

Os objetivos do melhoramento genético da seringueira variam de acordo com as necessidades específicas de cada região, local ou país (GONÇALVES, 1999). Atualmente, existem muitos clones em plena produção, em âmbito mundial, que são escolhidos em função da produtividade e da adaptabilidade ao local (BICALHO, 2006). No Brasil, a pesquisa de melhoramento de seringueira busca, principalmente, a criação de clones tolerantes a doenças e que, ao mesmo tempo, apresentem potencial produtivo satisfatório. Segundo Akpan et al. (2007), a produtividade é influenciada pelas características genotípicas do clone utilizado.

Deve-se considerar que a variabilidade fenotípica total de um caráter em uma população é resultante não somente da variabilidade genotípica, mas também da influência exercida pelo meio ambiente na determinação dos

caracteres fenotípicos (ROCHA FILHO; LOMÔNACO, 2006). Sendo assim, pode-se esperar que diferentes genótipos apresentem respostas plásticas diferentes quando submetidos ao mesmo ambiente, que afetam os processos fisiológicos. As condições climáticas e o sistema de manejo têm forte influência sobre a produção da seringueira, sendo o sistema em monocultivo o que expressa maior produtividade (NASCIMENTO et al., 2006).

Dentre os vários clones existentes, na região sul de Minas Gerais os clones RRIM 600, PL PIM e Fx 2261, com base em estudos abordando aspectos biofísicos e bioquímicos do metabolismo do carbono, têm alta, média e baixa produtividade de látex, respectivamente (CAIRO, 2007; MIGUEL, 2005). Gonçalves et al. (2002) relatam que o clone RRIM 600, originário da Malásia, cujos parentais são os clones primários Tjir 1 e PB 86, tem características de produção crescente. Em relação ao Fx 2261, clone amazônico, parentais F 1619 e AVROS 183, na maioria dos cultivos, têm boa produtividade somente nos primeiros anos de produção, porém, em algumas regiões, mantêm o mesmo comportamento até a senescência (GONÇALVES et al., 2008).

Apesar de o Brasil ser o berço da seringueira, poucas instituições de pesquisas dedicam-se a pesquisas sobre essa cultura, principalmente de forma sistemática. Em Minas Gerais, na Universidade Federal de Lavras, o Setor de Fisiologia Vegetal tem uma linha de pesquisa (Grupo Hevea) que, nas duas últimas décadas, tem se dedicado ao estudo do desempenho de clones promissores. Os estudos realizados têm oferecido importante contribuição para o conhecimento dos metabolismos de assimilação e transporte de carbono e nitrogênio em seringueira e sua relação com a produção de látex no Brasil, reafirmando o potencial da região de Lavras para heveicultura. Isso pode ser constatado nos estudos realizados por Cairo (2007), Delu Filho (1998), Freitas (2000), Lima (2002), Melo et al. (2004), Mesquita et al. (2006), Miguel (2005), Nascimento (2002) e Oliveira (1999, 2002). Em alguns desses estudos, há

indícios de que os diferentes potenciais de produtividade econômica entre clones têm correlação positiva com características fisiológicas e bioquímicas do sistema fonte-dreno (MIGUEL, 2005). Entretanto em nenhum deles foram ainda investigadas relações entre os atributos foliares associados à produtividade.

2.2 Atributos foliares e produção vegetal

As plantas exibem modificações morfofisiológicas frente às variações na disponibilidade de recursos ambientais, manifestadas em características ecofisiológicas. Muitas dessas variações podem ser observadas no nível foliar, pois as folhas, por serem os órgãos que mais respondem, estruturalmente, às variações impostas pelo meio (SMITH et al., 1997), muitas vezes, são as maiores responsáveis pelo desempenho da planta.

A disponibilidade de radiação solar, água, minerais e temperatura tem efeito sobre as respostas fisiológicas das plantas e, conseqüentemente, no seu desempenho em uma dada condição ambiental. A radiação solar afeta a estrutura foliar e, assim, o desenvolvimento e a produtividade, em termos de matéria seca da planta. Verifica-se, para algumas espécies, inclusive de arbóreas, relação direta entre a radiação interceptada pelas folhas e a produtividade (MONTEITH, 1977). Entretanto, nem sempre a alta interceptação resulta em alta produtividade, devido às variações entre a quantidade de nutrientes e carbono investido em uma determinada área de interceptação das folhas (POORTER et al., 2009).

Em estudos, em laboratório, realizados por Senevirathna, Stirling e Rodrigo (2003), foi demonstrado que o autossombreamento afeta a fotossíntese e, conseqüentemente, o balanço de carbono na folha porque submete a maioria das folhas a uma condição de radiação subsaturante, em condições de campo, em que há uma variação simultânea dos fatores ambientais. Assim, as respostas que

envolvem estrutura e função foliar tornam-se mais complexas, influenciando o desempenho da planta, como consequência de uma dada condição de disponibilidade de recursos (SHIPLEY et al., 2006).

Dessa forma, o estudo de variações de características foliares entre indivíduos de uma mesma espécie, em diferentes condições, constitui uma ferramenta útil para detectar a resposta da vegetação ao meio, contribuindo, assim, para compreender diferenças de produtividade.

Ressalta-se que como as variações também têm origem genética e as folhas experimentam os mais diversos ambientes, podem-se esperar diferentes níveis de compensação (*trade-offs*) que se manifestam nas características funcionais das folhas (WRIGHT et al., 2004). Sendo assim, os padrões de correlação entre as características foliares devem variar entre diferentes genótipos e condições ambientais.

A massa por área foliar (MFA) é uma característica adaptativa, relacionada à produtividade primária das espécies e tem impacto direto na aptidão ambiental (ACKERLY et al., 2003; POORTER; VILLAR, 1997). Tal razão pode ser entendida como o custo de interceptação de radiação no nível foliar (POORTER et al., 2009). Estes mesmos autores destacam que é um atributo chave para a compreensão de crescimento, além de revelar importantes estratégias ecológicas da planta. Com isso, a MFA tem sido amplamente utilizada em estudos com enfoque ecológico, agrônômico e florestal, sendo menos utilizada em pesquisas de caráter mais fisiológico.

O inverso da razão MFA define a área foliar específica, AFE, que reflete a relação entre a captura de luz por área foliar, investida em unidade de biomassa. Visto que os processos fisiológicos ocorrem em diferentes escalas (MARKS; LECHOWICZ, 2006) e como esses processos são mais constantes no nível celular, variações na AFE podem ser associadas ao número e ao volume de

células, constituintes celulares e como estes são agrupados para formar a folha (SHIPLEY et al., 2006).

Em ambiente caracterizado por alta produção de biomassa, as folhas, geralmente, são mais largas, requerendo maior quantidade de compostos de sustentação, principalmente lignina, o que pode afetar negativamente a AFE (GRUB, 1998). Variações de condições microclimáticas atmosféricas associadas ao próprio desenvolvimento da folha, como a disponibilidade de radiação devido ao autossombreamento, podem afetar a AFE (POORTER; JONG, 1999). Em geral, AFE apresenta relação linear com a taxa de crescimento relativo (TCR), o que justifica sua ampla utilização em diversos estudos de análise de crescimento (POORTER et al., 2009). Variações interespecíficas na taxa de crescimento relativo da biomassa estão intimamente associadas à variação de AFE (WALTERS; REICH, 1999).

Espécies com alta AFE, geralmente, são encontradas em ambientes com alta concentração de nutrientes e com forte competição por luz (HADDAD; LEMOS; MAZZAFERA, 2004; POORTER et al., 2009; POORTER; JONG, 1999). Essas espécies têm curto tempo de vida, além de exibir um retorno rápido dos investimentos da folha. Nesses casos, observa-se alta taxa de fotossintética por nitrogênio foliar (LAMBERS; POORTER, 1992). Por outro lado, espécies que exibem baixa AFE, geralmente, estão em condições de competitividade por nutrientes. Essas espécies, comumente, investem mais em crescimento de raiz e menos em galhos e folha, além de alta concentração de compostos secundários, que ajuda a reduzir a herbívoros (POORTER et al., 2009; POORTER; JONG, 1999). Espécies com baixa AFE, normalmente, possuem lenta taxa metabólica, que aumenta o tempo de vida foliar e maximiza o uso dos recursos adquiridos.

Segundo Cannell e Dewar (1994), a alocação de matéria seca representa a integração de muitos processos, operando em diferentes escalas de tempo e envolvendo vários controles genéticos e ambientais. Espécies de alta AFE

investem uma proporção maior de nitrogênio foliar na Rubisco em vez de clorofila (POORTER; EVANS, 1998). Esse comportamento pode reforçar sua capacidade fotossintética, ao invés de sua captação de luz e a resposta pode vir em crescimento mais rápido, com menor tempo de vida foliar (POORTER; BONGERS, 2006). A relação entre AFE e a produção de biomassa pode ser modulada por vários fatores. Rawson, Gardner e Long (1987) afirmam que, em genótipos da mesma espécie, as variações em AFE podem estar associadas às mudanças na radiação disponível.

Outra importante característica foliar que traduz relações entre características estruturais e o funcionamento foliar é o índice de matéria seca (IMS), definido pela relação entre massa seca e a massa fresca saturada. Esse índice está relacionado ao balanço de carbono e água na planta e é fortemente associado à defesa contra herbivoria, pelo seu alto teor de lignina (FORTUNEL et al., 2009).

Poorter e Jong (1999) afirmam que AFE e IMS estão diretamente ligadas à aquisição e à conservação de recursos e, possivelmente, à produtividade primária do hábitat. Assim, aquisição de carbono e estratégias de investimento na folha estão associadas a aspectos essenciais da função foliar. Dessa forma, tanto o investimento de carbono na folha como a aquisição de outros elementos a partir de diferentes compostos pela planta e alocados na folha podem ter efeito significativo no crescimento e no desempenho da planta (POORTER; VILLAR, 1997). No entanto, para entender os padrões de alocação de carbono na folha, seria necessária uma análise completa dos mais de 100.000 compostos foliares (BUCKINGHAM, 1993), pois deveriam ser consideradas as rotas de biossíntese de cada composto o que seria quase impossível de realizar, principalmente porque a maioria deles é encontrada em quantidade muito pequena. Porém, para considerar o equilíbrio entre alocação de carbono e crescimento, torna-se central a compreensão da eficiência de conversão de carboidratos (VERTREGT;

VRIES, 1987). Isso requer conhecimento das quantidades do substrato utilizado para o fornecimento do esqueleto de carbono, energia e poder redutor durante a produção de biomassa.

Todos os compostos orgânicos são sintetizados a partir da molécula de glicose, requerida em maior ou menor quantidade, dependendo da demanda qualitativa e quantitativa do componente a ser sintetizado. As bases metodológicas para quantificação da composição química e o custo de produção foliar estabeleceram-se com os primeiros trabalhos realizados por Vries, Brunsting e Laar (1974), revisados por Vries (1975a).

Os custos dos processos de manutenção foram estabelecidos em Vertregt e Vries (1987). Nesse estudo, a biomassa é composta por carboidratos, proteínas, lipídeos, lignina, ácidos orgânicos e minerais, que podem ser quantificados e analisados a partir de métodos padrões de análise de plantas. Para o estudo de custo de produção, para cada um desses grupos de compostos são definidos fatores de equivalência com base na molécula de glicose, que são estabelecidos a partir de uma análise cuidadosa das rotas de biossíntese dos compostos bioquímicos. Desde então, diversos outros autores têm realizado estudos que contribuem para tornar os cálculos de custos menos trabalhosos (MCDERMITT; LOOMIS, 1981; WILLIAMS et al., 1987). A partir de uma análise detalhada das reações bioquímicas envolvidas na formação de vários componentes da biomassa, incluindo a forma de absorção de nitrogênio (NO_3^- ou NH_4^+), Poorter e Villar (1997) apresentam resultados que relacionam a quantidade de substrato necessária (grama de glicose) para a construção de 1 grama de matéria seca.

Em geral, para avaliação do custo de construção, são considerados os seguintes compostos orgânicos: carboidratos estruturais e não estruturais, lipídeos, proteínas, lignina, fenólicos solúveis, minerais e ácidos orgânicos. Variações nas condições ambientais, recursos disponíveis e a espécie podem causar mudanças na composição química foliar (VERTREGT; VRIES, 1987).

Poorter e Villar (1997), estudando a composição foliar de plantas herbáceas e lenhosas, demonstraram que a variação na concentração de um composto foliar A afeta a concentração de um composto B e, assim, o custo de produção foliar, sem intervir na quantidade total de compostos.

Diante das considerações apresentadas, constata-se que o potencial produtivo de biomassa pode variar entre as espécies, em diferentes habitats, com diferentes condições nutricionais. Essas variações podem estar positivamente relacionadas a atributos foliares, como a AFE, que integra respostas à disponibilidade de recursos ambientais e a espécie, assim podendo afetar a composição química das folhas e o custo de construção foliar.

3 MATERIAL E METODOS

Para o desenvolvimento deste estudo, foram realizados dois experimentos independentes, conduzidos em uma mesma área experimental. Foi avaliada a influência de diferentes níveis de radiação em características foliares de seringueira. Na outra parte do trabalho, avaliaram-se as características foliares e o custo de construção foliar em diferentes clones de seringueira cultivados em Lavras, Minas Gerais.

3.1 Área experimental

Os experimentos foram realizados em plantio de seringueira, na área experimental do Setor de Fisiologia, no Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA), em Lavras, região sul do estado de Minas Gerais, a 21°15' de latitude Sul e 45°00' de longitude Oeste de Greenwich, com altitude média de 918 m.

As informações meteorológicas referentes à temperatura e à precipitação no período de desenvolvimento dos experimentos, entre os meses de outubro de 2009 a fevereiro de 2010, coletadas na Estação Climatológica Principal de Lavras, estão apresentadas na tabela 1, juntamente com as normais climatológicas (BRASIL, 1992).

O período experimental foi caracterizado por temperaturas acima das médias normais, revelando um período mais quente que o esperado para região. Em relação à precipitação no início da estação chuvosa (setembro), observaram-se níveis de precipitação superiores às normais. Em geral, ao longo do período experimental, têm-se precipitações menores, caracterizando uma estação chuvosa mais seca, com um veranico acentuado no mês de fevereiro. Considerando que, na região de Lavras, o reenfolhamento das plantas de

seringueira ocorre entre os meses de julho e agosto, pode-se dizer que as folhas disponíveis para o presente estudo desenvolveram-se em condições de temperaturas mais elevadas e níveis de precipitação próximas das normais.

Tabela 1 Médias mensais de temperatura máxima, temperatura mínima e temperatura média do ar e precipitação total mensal referente ao período de agosto de 2009 a fevereiro de 2010

Mês	Temp. máxima (°C)	Temp. mínima (°C)	Temp. média (°C)	Precipitação mensal (mm)
Ago/09	26,0 (25,7)	13,0 (11,7)	18,5 (17,7)	30,5 (24,8)
Set /09	28,7 (25,4)	16,4 (13,6)	21,6 (19,0)	127,8 (72,5)
Out/09	28,7 (27,2)	17,3 (15,6)	21,8 (20,4)	124,8 (126,0)
Nov/09	30,6 (27,2)	19,0 (16,6)	23,7 (20,9)	102,4 (213,0)
Dez/09	28,2 (27,3)	18,7 (17,3)	22,4 (21,1)	382,5 (295,8)
Jan/10	30,7 (27,8)	19,0 (17,7)	24,0 (21,7)	107,5 (272,4)
Fev/10	31,1 (28,4)	18,9 (17,9)	23,9 (22,1)	68,5 (192,3)
Média				Total
29,1 (27,0)				17,4 (15,77)
22,3 (20,4)				944,0 (1.196,8)

Os valores entre parênteses representam as normais climatológicas de 1961 a 1990 (BRASIL, 1992)

Fonte: Estação Climatológica Principal de Lavras, MG

3.2 Experimento I: Influência da radiação em características foliares de seringueira

Para a realização deste experimento, foram utilizadas plantas do clone RRIM 600, do banco germoplasma do setor de Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Lavras.

3.2.1 Material vegetal

Foram selecionados cinco indivíduos, com aproximadamente 0,80m de altura, em diferentes condições de disponibilidade de radiação (pleno sol e sombra). A condição de sombra refere-se às plantas do banco de germoplasma que se encontram sob a sombra de árvores de seringueira de, aproximadamente, 20 m de altura (sombreamento natural). Foram coletadas folhas viáveis, do último lançamento foliar, livres de fungo e herbívoros, completamente expandidas, no estágio D de desenvolvimento fisiológico, segundo descrição de Hallé, Oldeman e Tomlinson (1978). A coleta foi realizada entre 6 e 7 horas (hora solar). Após a coleta, o material vegetal foi colocado em sacos plásticos, devidamente identificado e acondicionado em caixa térmica com gelo, para redução da atividade metabólica.

3.2.2 Características avaliadas

Para verificar possíveis diferenças na AFE e IMS entre folíolos da mesma folha e entre folhas de plantas do clone RRIM submetidas a condições contrastantes de radiação luminosidade (pleno sol e sombra), retiraram-se 20 discos foliares do terço médio de cada folíolo (área do disco foliar = 2 cm²), direito (D), central (C) e esquerdo (E) completamente expandidos e viáveis de cada planta. Esse material foi pesado em balança de precisão para a obtenção da massa fresca (MF).

Cada amostra de 20 discos foliares foi imersa em H₂O destilada e guardada sob refrigeração, a ±10°C, por 24 horas. Após este período, com o auxílio de um papel absorvente, retirou-se o excesso de água de cada disco e pesou-se em balança de precisão para determinar a massa fresca saturada. Em seguida, as amostras foram colocadas para secar em estufa de circulação

forçada, a 60⁰C, até peso constante e pesadas em balança de precisão para a obtenção da massa seca (MS).

A área foliar específica (AFE) foi determinada pela razão entre a área do disco e sua massa seca. O índice de matéria seca (IMS) foi determinado pela razão entre a massa seca e a massa fresca saturada.

Para avaliação da anatomia foliar, foram utilizadas cinco plantas por tratamento do clone RRIM 600, tendo sido coletadas três folhas por planta por tratamento. As folhas foram fixadas em FAA, por 72 horas e transferidas para álcool 70% até a realização dos procedimentos de corte.

Seguindo a metodologia de Burguer e Richter (1991), foram realizados cortes transversais na região mediana da folha, com auxílio de um micrótomo de mesa e decorados em solução de hipoclorito de sódio por, aproximadamente, 1 minuto, lavados quatro vezes com água destilada, corados com safra-blau em solução aquosa a 1%. Após a coloração, os cortes foram novamente lavados e montados entre lâmina e lamínula, com água glicerinada (1:1).

Foram preparadas secções de 15 folhas por tratamento e 3 secções por folha, sempre na parte mediana do folíolo central, totalizando 45 campos por tratamento. Esses campos foram medidos com o auxílio de um microscópio ótico com aumento de 400 vezes e fotografados com câmara digital (Canon, Power shot, A 630). As medidas lineares, em cm, foram convertidas em µm com auxílio de régua micrometrada e medidas com o programa UTHSCSA Image Tool 3.0, obtendo-se a espessura do limbo foliar, das epidermes adaxial e abaxial e dos parênquimas paliçádico e lacunoso. Na nervura central das folhas, mediu-se a frequência de observações de vasos do xilema.

3.2.3 Delineamento experimental

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado (DIC), com cinco repetições por tratamento. As análises estatísticas foram realizadas com o software SISVAR (versão 8). Diferenças entre médias foram comparadas pelo teste Tukey, a 5% de significância.

3.3 Experimento II: Características foliares e custo de construção foliar em clones de seringueira

Foram avaliadas plantas adultas de seringueira dos clones PL PIM, Fx 2261 e RRIM 600, com, aproximadamente, 22 anos, cultivadas em condições de campo. A escolha destes clones para o presente estudo foi feita com objetivo de abranger um gradiente de potencial produtivo na região de Lavras, MG, observado a partir de estudos sobre produção de látex e metabolismo do carbono e do nitrogênio na região (CAIRO, 2007).

3.3.1 Material vegetal

Foram selecionadas quatro plantas por clone, uniformes quanto ao tamanho e ao aspecto vegetativo. Do terço médio da copa e em exposição direta à radiação solar (direção nascente) foram coletadas folhas viáveis, livres de fungo e herbívoros, completamente expandidas, estágio D de desenvolvimento fisiológico, segundo descrição de Hallé, Oldeman e Tomlinson (1978).

A coleta foi realizada entre 6 e 7 horas (hora solar), sendo o material vegetal imediatamente colocado em sacos plásticos, devidamente identificado e acondicionado em caixa térmica com gelo para redução da atividade metabólica.

3.3.2 Características avaliadas

Em laboratório, inicialmente, foi determinada a massa fresca (MF) do material vegetal, utilizando-se 3 clones e quatro plantas por clone e 30 discos foliares por planta (área foliar do disco = 2cm²), do terço médio de folíolos, completamente expandidos e viáveis de cada planta, conforme descrição anterior e pesados em balança de precisão. Posteriormente, foram feitos os mesmos procedimentos descritos no experimento I para a determinação da área foliar específica (AFE) e do índice de matéria seca (IMS).

A estimativa do custo de produção de biomassa foliar foi realizada com base nos trabalhos de Porter e Jong (1999), Vertreget e Vries (1987) e Vries (1974, 1975a, 1975b) e por meio da expressão:

$$CC = (-1,041 + 5,077C_{om}) (1 - M) + (5,325 N_{org}) \quad (1)$$

em que CC é o custo de construção (g de glicose por g⁻¹ de matéria seca); C_{om} é o conteúdo de matéria orgânica e M e N_{org} a concentração de minerais e nitrogênio orgânico da matéria seca total (g g⁻¹), respectivamente. A estimativa de CC com base no método apresentado por Vries, Brunsting e Laar et al. (1974), foi realizada visando validar a expressão (1). Foram utilizados nessa estimativa os valores de custo biossíntese das oito classes de compostos apresentados em Vertreget e Vries (1987) (Tabela 2).

O material vegetal utilizado nas análises químicas descritas a seguir, foi obtido utilizando-se discos foliares, retirados do terço médio das folhas de seringueira, sendo, quatro plantas por clone e 30 discos foliares (área foliar do disco = 2 cm²) por planta com quatro repetições, perfazendo um total de 120 discos por planta e 600 por clone. Esse material foi mantido em estufa de

circulação forçada, a 60°C, até massa constante, que foi posteriormente moída em moinho com câmara termostatizada (TE 631/1 TECNAL).

Tabela 2 Custo de construção foliar com base em grama de glicose utilizada para a síntese de 1 g de um determinado composto

Composto	Custo de construção (g de glicose g ⁻¹)
Lipídeos	3,03
Fenólicos solúveis	2,60
Proteína (com NO ₃ ⁻)	2,48
Lignina	2,12
CE*	1,22
CNE*	1,09
Ácidos orgânicos	0,91
Minerais	0,0

*Carboidratos estruturais (CE), carboidratos não estruturais (CNE)

Fonte Poorter e Villar (1997)

O teor de carbono (C) e nitrogênio (N) total foi obtido a partir de folhas moídas em moinho tipo Willey e classificadas em função de sua granulometria. A fração retida entre as peneiras de 200 e 270 mesh foi seca em estufa, a 105±5°C, durante 24 horas. Após esse período, foram pesados 2 mg para cada amostra, embalados em folha de estanho e analisados no analisador elementar Vário Micro Cube.

O nitrato (NO₃⁻) foi determinado pelo método proposto por Cataldo et al. (1975) e subtraído do conteúdo de nitrogênio total. O teor de proteína foi determinado subtraindo-se NO₃⁻ do N total e multiplicando-se a diferença pelo fator 6,25. O uso desse fator pressupõe que a proteína contenha 16% de N e uma

quantidade desprezível de N não proteico (GUIMARÃES; LANFER-MARQUEZ, 2002).

O teor de minerais foi obtido a partir da avaliação do teor de cinzas, obtido pela combustão de 5 g de material vegetal seco, com o auxílio de uma mufla, à temperatura controlada e elevada em 1,67°C a cada minuto, até atingir 600°C, mantendo-se nessa temperatura por 180 minutos.

A concentração de ácidos orgânicos (AO) foi determinada a partir da alcalinidade das cinzas (AA), expressa em mEq g⁻¹ e da concentração de NO₃⁻ (Nit), também expressa em mEq g⁻¹, conforme procedimento descrito em Poorter e Villar (1997), assim:

$$AO = (AA - Nit) / 62 \quad (2)$$

em que 62 representa a massa de 1 Eq de ácido orgânico. Este número representa o valor médio determinado por cromatografia de gás, para gramíneas, que pode variar quando o malato não for o principal ácido orgânico, como é o caso da seringueira. Entretanto, neste estudo, a expressão acima foi mantida para o cálculo dos ácidos orgânicos.

O teor de lignina e fenólicos solúveis foi estimado por diferença, considerando a porcentagem dos respectivos compostos na matéria orgânica total.

Para a extração dos açúcares solúveis totais, açúcares redutores e aminoácidos, foram colocados em um tubo digestor 0,3 g de material vegetal moído, homogeneizado em 10 mL de tampão fosfato de potássio pH 7,5 e incubado, a 40°C, por 10 minutos. Em seguida, a amostra foi centrifugada, a 5.000 g por 20 minutos e o sobrenadante separado do precipitado por filtragem em papel filtro. As quantificações foram realizadas pelos métodos colorimétricos

de antrona (YEMM; WILLIS, 1954), ácido dinitro salicílico – DNS (MILLER, 1959) e ninhidrina (YEMM; COCCKING, 1955), respectivamente.

O teor de lipídeos foi determinado pelo método gravimétrico. Dois gramas de material vegetal foram colocados em cartucho de papel-filtro e transferidos para o conjunto Soxhlet, por um período de quatro horas. Foi realizada a extração contínua com refluxo, em presença de éter etílico. Após a completa evaporação e recuperação do solvente, as amostras foram pesadas e o teor de lipídeos determinado.

3.3.3 Delineamento experimental

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado (DIC), em experimento composto por três clones de seringueira e cinco repetições para todas variáveis, com quatro repetições por tratamento. As análises estatísticas foram realizadas com o software SISVAR (versão 8). Diferenças entre médias foram comparadas pelo teste Tukey, a 5% de significância.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os resultados deste estudo serão apresentados em duas seções compostas por experimento 1 (influência da radiação em características foliares de seringueira) e experimento 2 (características foliares e custo de construção foliar em clones de seringueira).

4.1 Experimento I: Influência da radiação em características foliares de seringueira

A seguir, serão apresentados e discutidos os resultados obtidos em folhas e folíolos de seringueira, clone RRIM 600. Neste experimento, a questão colocada foi se haveria influência da radiação em características foliares no mesmo clone submetido a diferentes níveis de radiação.

4.1.1 Área foliar específica, índice de matéria seca e anatomia foliar

Não foram observadas diferenças entre os valores de área foliar específica (AFE) para as condições de disponibilidade de radiação e a posição do folíolo na folha (Gráfico 1).

A AFE expressa quanto de área existe para uma dada massa; é um atributo relacionado à captura de luz e, conseqüentemente, pode ser associado à capacidade fotossintética no nível foliar (EVANS; SEEMANN, 1989). A pequena diferença observada, mas não significativa, em resposta ao sombreamento, indica que a redução de radiação da condição experimental não foi suficiente para ajustes na AFE.

Essas mesmas considerações são válidas para quando se considera o folíolo. A exposição dos folíolos à radiação não influenciou a distribuição de

biomassa em uma dada área. Diversos autores relatam que folhas sob maior luminosidade apresentaram menor AFE (ACKERLY, 2003; CAO, 2000; OBERBAUER; DONNELLY, 1986). Entretanto, há também constatações de que o padrão de alocação de biomassa é mais acentuado em resposta à disponibilidade de água e minerais que à de luz. Uma condição de sombreamento moderado pode afetar o processo de desenvolvimento foliar sem alterar significativamente a alocação de biomassa (KWESIGA; GRACE, 1986).

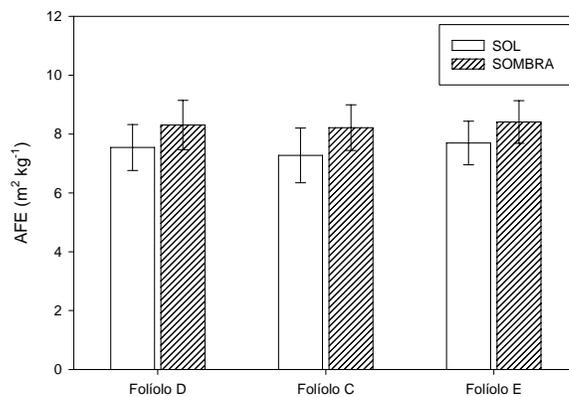


Gráfico 1 Área foliar específica (AFE) de folíolos de folhas de seringueira (clone RRIM 600) em condições de pleno sol e sombra. As barras indicam o desvio padrão da média

Não foi encontrada diferença no índice da matéria seca (IMS), tanto entre folíolos dentro do mesmo tratamento como para folhas em diferentes condições de luminosidade (Gráfico 2). Esse resultado acompanha o que foi observado para AFE, indicando que as diferenças entre os níveis de

luminosidade não foram suficientes para ajustes nesses atributos. Como as condições em termos de nutrientes e água disponíveis são semelhantes, a atenuação da radiação não foi suficiente para modificações metabólicas detectáveis tanto nesse atributo como na AFE. O IMS possibilita obter informações da fração do volume foliar que é ocupado pelo mesofilo. As relações entre esse atributo e capacidade fotossintética foliar são menos diretas e acentuadas que com a AFE (GARNIER et al., 1999).

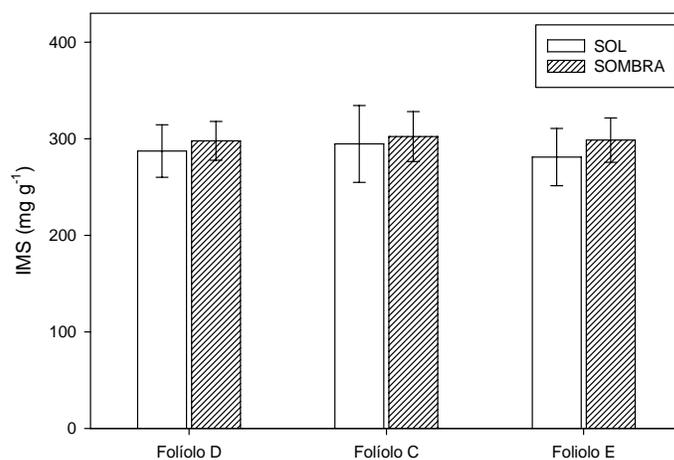


Gráfico 2 Índice de matéria seca (IMS) de folíolos de folhas de seringueira (clone RRIM 600) em condições de pleno sol e sombra. As barras indicam o desvio padrão da média

O tratamento em pleno sol apresentou médias superiores para espessura da face adaxial (AD), do parênquima paliçádico (PP), foliar total (EFT) e DF

diâmetro do floema (DF) (Tabela 3). No entanto, a epiderme abaxial (AB) e o parênquima esponjoso (PE) exibiram média superior para o tratamento de sombreamento natural. Foi observada a existência de parênquima paliçádico inferior e superior em folhas de pleno sol, não tendo folhas sob sombreamento natural apresentado o paliçádico inferior. Esta característica constitui estratégia importante para facilitar as trocas gasosas. Resultado semelhante foi encontrado por Medris e Leras (1980), trabalhando com esta mesma espécie sob condições de sol e sombra.

Tabela 3 Espessuras da epiderme das faces adaxial (AD) e abaxial (AB), parênquima paliçádico (PP), parênquima esponjoso (PE), espessura foliar total (EFT), diâmetro do metaxilema (DMX) e diâmetro do floema (DF) em clone de seringueira (RRIM 600), em diferentes condições de luminosidade. Lavras, MG, 2010

Tratamento	AD (μm)	PP (μm)	PE (μm)	AB (μm)	EFT (μm)	DMX (μm)	DF (μm)
Sombra	10,43 b	41,37 b	52,98 a	12,82 a	117,6b	19,47 a	42,75 b
Sol	12,67 a	50,84 a	36,48 b	10,95 b	130,2 a	18,34 a	49,24 a

Médias seguidas da mesma letra na coluna não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Tukey, $P < 0,05$

As folhas sob sombreamento natural exibiram parênquima esponjoso (PE) mais espesso que folhas de sol, possivelmente pela ausência do parênquima paliçádico inferior, que pode ter reduzido a compactação das células do PE. O aumento na espessura do parênquima esponjoso, com maior proporção de espaços intercelulares, tem sido relacionado a uma maior capacidade fotossintética das plantas (TOMA et al., 2004), o que pode indicar uma estratégia de maximizar o uso da radiação. É possível que alterações na espessura da epiderme adaxial e em um ou em ambos os parênquimas mudem a

qualidade e a quantidade da luz que atinge os cloroplastos e influenciem diretamente a fotossíntese, visto que o espessamento pode contribuir para refletir a alta luminosidade e evitar a fotoinibição e a perda de água.

O nível de radiação afetou a espessura foliar total das folhas a pleno sol, pela formação de mesofilo isobilateral. Para Castro et al. (2007), as propriedades do mesofilo, principalmente do parênquima paliçádico, garantem a otimização da absorção de luz. O aumento no número de camadas de parênquima paliçádico pode ser uma forma de compensar a redução da área foliar (FAHN, 1990; FAHN; CUTLER, 1992). A redução na espessura em folhas de plantas sombreadas deve-se, possivelmente, à diferença na distribuição e no consumo de fotoassimilados utilizados para expansão foliar (COOPER; QUALLS, 1967; MARTINS et al., 2009; SERT, 1992). A capacidade de alterar a estrutura anatômica foliar em resposta a diferentes níveis de luz é um atributo comum de espécies que apresentam amplo potencial de aclimação à baixa radiação (BJÖRKMAN et al., 1972).

O diâmetro dos vasos do metaxilema não apresentou diferença significativa entre os dois tratamentos (Tabela 3). Por outro lado, notou-se maior deposição de tecido esclerenquimático ao redor do sistema vascular da nervura central nas folhas a pleno sol. Esse tecido confere às folhas uma maior dureza, o que reflete em aumento da espessura foliar (TANNER; KAPOS, 1982) e é uma característica amplamente aceita como um elemento de natureza xeromorfa (TURNER; ONG; TAN, 1995).

As alterações observadas em variáveis características da anatomia foliar revelam que as condições de radiação não foram suficientes para ajustes na AFE e o IMS, possivelmente associados a estratégias de alocação de biomassa. Assim, as folhas das plantas submetidas a diferentes condições de radiação apresentaram maior sensibilidade a nível anatômico que em relação a ajustes que ocorrem em nível de órgãos. Esse resultado pode ser devido à ontogênese dos

tecidos internos da folha modulados por um excesso de radiação, o qual não foi suficientemente significativo para uma alteração no órgão. Gratani, Covone e Larcher (2006) observaram a mesma hierarquia na sensibilidade dos atributos foliares em resposta à disponibilidade de radiação.

4.2 Experimento II: Características foliares e custo de construção foliar em clones de seringueira

A seguir serão apresentados e discutidos os resultados obtidos em três clones de seringueira cultivados em uma mesma área experimental. Nesse experimento, a questão colocada foi se haveria diferenças entre os atributos foliares, a composição foliar e sua relação com o custo de construção foliar entre clones, uma vez que os clones selecionados em estudos com ênfase em metabolismo do carbono e do nitrogênio, apresentam gradiente de produção de látex na região de Lavras, MG.

4.2.1 Área foliar específica, índice de matéria seca e custo de construção foliar

O clone (PL PIM), identificado como de produtividade intermediária, apresentou menor AFE e maior valor de IMS. Em geral, espécies que exibem este padrão de comportamento, geralmente apresentam alta taxa de sobrevivência, folhas densas (COLEY, 1983; WRIGHT; CANNON, 2001) e são mais resistentes a danos físicos, além de reduzirem o ataque de herbívoros pelo seu alto teor de taninos e lignina. Folhas densas resultam de adensamento celular, levando a uma limitação de difusão de CO₂, o que pode causar redução na taxa fotossintética (POORTER; BONGERS, 2006), pois a quantidade de luz absorvida pela folha depende pelo menos parcialmente da densidade foliar

(SYVERTSEN et al., 1995). Assim, é possível que a densidade foliar explique boa parte da variação em AFE.

Não foi observada diferença em AFE e IMS para os clones RRIM 600 e Fx 2261. Como esses clones apresentam, respectivamente, maior e menor produtividade para a região mineira, a AFE não pode ser relacionada ao potencial de produção de látex. Alta AFE tem sido observada em espécies submetidas a ambientes sem limitação de nutrientes com alta produtividade (NAVAS; VIOLLE, 2009; POORTER; JONG, 1999; SHIPLEY et al., 2006) e, geralmente, tem rápido investimento de recursos adquiridos, curta vida foliar e alta concentração de proteína. A proteína é um composto de alto custo de construção (POORTER; VILLAR, 1997), logo, alta concentração de proteína é uma característica relacionada a espécies com alta aquisição de nutrientes, rápido investimento de recursos e, possivelmente, alto custo de produção.

O clone Fx 2261 apresenta baixa produtividade para a região sul de Minas Gerais (MIGUEL, 2005). Entretanto, para os atributos foliares, AFE e IMS, essa diferença não existe em relação ao RRIM 600. Essa resposta pode ser atribuída à plasticidade fenotípica em outros níveis e condições ambientais da área de cultivo, visto que o estudo foi realizado em uma pequena área com as mesmas condições edafoclimáticas. Cannell e Dewar (1994) relatam que a alocação de matéria seca representa a integração de muitos processos, operando em diferentes escalas de tempo e envolvendo vários controles genéticos e ambientais. Como as variações têm origem genética (WRIGHT et al., 2004), podem-se esperar diferentes compensações envolvendo as características foliares, mesmo quando estas são submetidas ao mesmo ambiente.

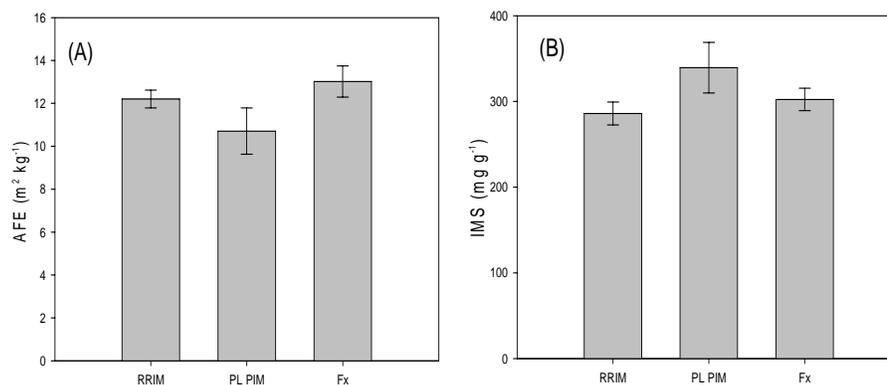


Gráfico 3 (A) Área foliar específica (AFE) e (B) índice de matéria seca (IMS) para clones de seringueira. As barras indicam o desvio padrão da média

As diferenças em AFE e IMS entre os clones não podem, por si só, explicar as questões inerentes ao potencial de produção de látex, ou seja, a produção de interesse econômico. Esse efeito pode ser condicionado também por mudanças no padrão de biossíntese e organização dos componentes químicos das folhas e, dessa forma, o potencial produtivo de um clone não pode ser estimado apenas por seu valor de AFE. Os resultados encontrados sugerem que existem razões adjacentes para a variação de um determinado clone em determinado ambiente.

As concentrações de carbono (C), nitrato (NO_3^-) e nitrogênio total (N) e a relação C:N são apresentadas no Gráfico 4. Verifica-se que não houve diferença significativa na concentração de C (Gráfico 4 A) entre os clones estudados. Este padrão sugere relação independente entre as diferenças entre os clones em função da produção de látex e do conteúdo de carbono total.

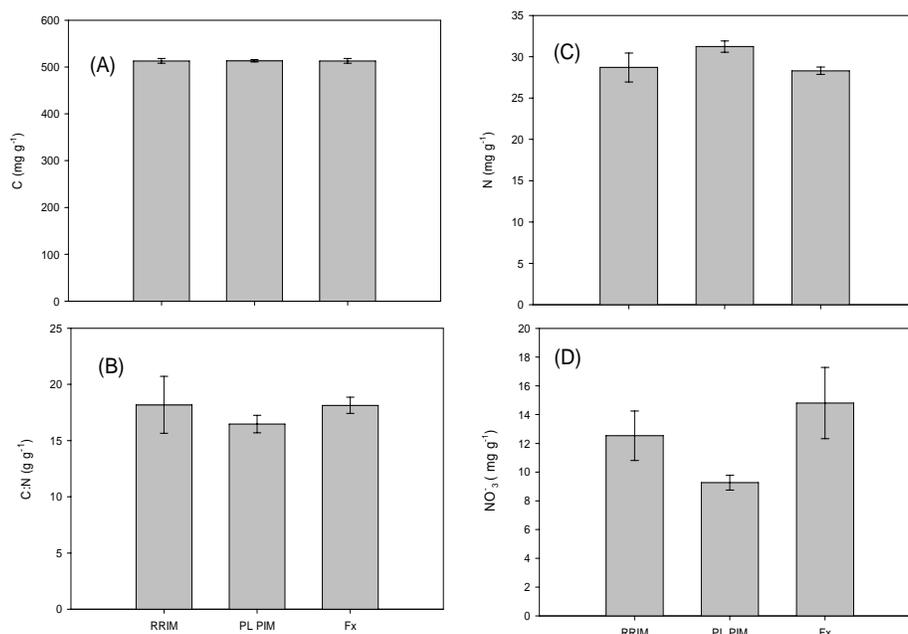


Gráfico 4 (A) Concentração de carbono, (B) razão C:N, (C) concentração de nitrogênio e (D) concentração de nitrato em folhas de clones de seringueira. As barras indicam o desvio padrão da média

O carbono explica apenas 5% da variação na produtividade (POORTER; BERGKOTTE, 1992). Custos de síntese de carbono são bastante semelhantes entre as espécies de plantas, principalmente se as folhas apresentam concentrações significativas de determinados componentes energeticamente caros (CHAPIN, 1975). Assim, o conteúdo do carbono não desempenha papel importante para explicar as variações do potencial de produção.

Para a razão C:N (Gráfico 4B), não foi encontrada diferença entre os clones. O mesmo se verifica para o padrão no teor de nitrogênio (N) (Gráfico

4C). Essas respostas podem indicar que, para os três clones, há uma estratégia de equilíbrio entre alocação de carbono e fornecimento de nitrogênio para maximizar a questão estrutural, como resultado de um padrão de alocação. Padrões de alocação são altamente integrados e podem ser determinados na fase inicial de desenvolvimento da planta e regulados por uma complexa rede de fonte e dreno (REYNOLDS; CHEN, 1996). Observa-se que há diferença entre a distribuição de nitrogênio entre os clones PL PIM e Fx 2261 (Gráfico 4D), o que pode ser indicativo de diferenças entre a capacidade fotossintética dos clones.

A capacidade fotossintética das folhas depende do seu teor de N porque mais da metade de N pode ser diretamente relacionada à composição de moléculas envolvidas no processo fotossíntese (EVANS; SEEMANN, 1989). Sendo assim, é presumível que a falta de nutrientes, principalmente N, diminui a produtividade de matéria seca mais que a taxa fotossintética, levando ao acúmulo de carboidratos não estruturais (POORTER et al., 2009). Isso sugere que os clones reduzem a fotossíntese para equilibrar a compensação entre área foliar, isto é a capacidade de captura de luz e nitrogênio relacionado ao aparato fotossintético. Além disso, o valor igual de AFE de menor produtividade pode estar relacionado com uso eficiente do nitrogênio como estratégia de minimizar gastos de nutrientes com compostos de alto custo de construção (proteínas).

Não houve diferença na concentração de minerais e ácidos orgânicos para todos os clones (Gráfico 5A, B). As maiores concentrações de carboidratos não estruturais (Gráfico 5C) foram exibidas pelo clone de menor produtividade.

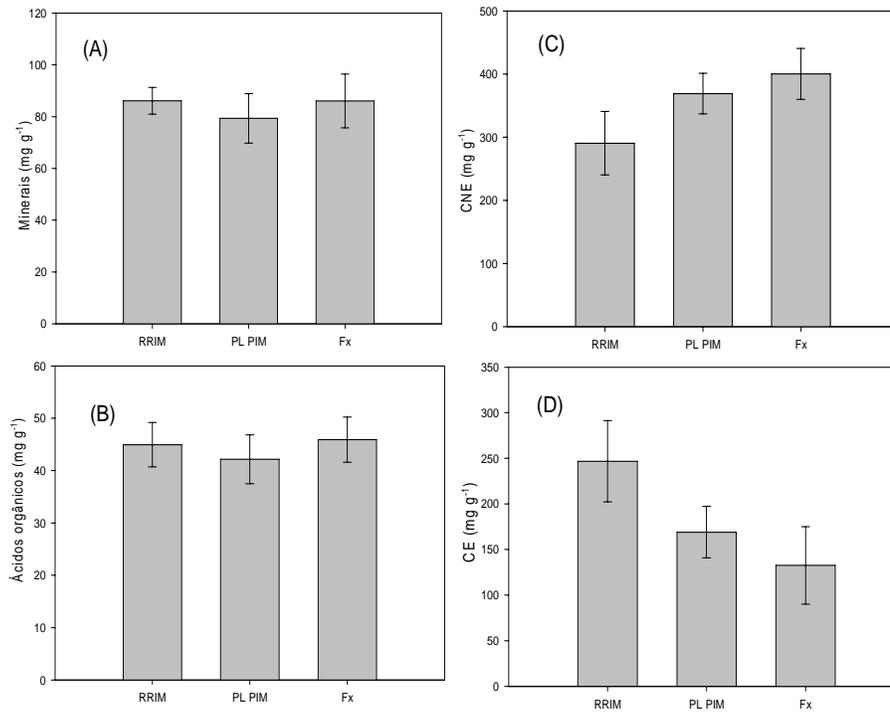


Gráfico 5 Concentrações de: (A) minerais, (B) ácidos orgânicos, (C) carbono não estrutural e (D) carbono estrutural, para clones de seringueira. As barras indicam o desvio padrão da média

Poorter e Villar (1997) encontraram altas concentrações de minerais, carbono não estruturais e ácidos orgânicos em espécies com alta produtividade de matéria seca.

Para Iglesias et al. (2002), altas concentrações de carboidratos foliares causam redução da atividade fotossintética. Considerando os valores intermediários de carboidratos não estruturais (Gráfico 5, C) encontrados para o clone com maior concentração de nitrogênio orgânico ($N_t - NO_3^-$) e menor AFE

(PL PIM), considera-se que o N não foi fator limitante para o potencial de produção de matéria seca como sugerem Poorter e Villar (1997), visto que a maquinaria fotossintética reduz a atividade em baixa concentração de nitrogênio. Porém, os valores encontrados apontam uma resposta de produtividade muito mais regulada pela dinâmica dos carboidratos. Com redução na concentração de lignina e carbono estrutural, é esperado que haja aumento na concentração de açúcares. Cairo (2007) encontrou baixa atividade sacarolítica para o clone Fx 2261 e alta para o clone RRIM 600. Os números de células e anéis laticíferos são maiores no clone RRIM 600 e menores no Fx 2261 (MESQUITA et al., 2006), característica que influencia a intensidade de hidrólise de sacarose e a produção de látex. Isso pode explicar uma menor produtividade de látex para o clone Fx 2261, mesmo tendo maior concentração de carboidratos não estruturais.

Não foi encontrada diferença na concentração de proteína, lignina, lipídeos e fenólicos solúveis (Gráfico 6). Estudos têm mostrado que alta concentração de proteína é acompanhada por baixa concentração de lignina, principalmente devido à lignificação da parede celular. No entanto, esse padrão não foi verificado neste estudo. Poorter e Villar (1997) sugerem que a carga negativa do nitrato reduzido na folha é transferida para um ácido orgânico, sendo parte deste ácido transportada para as raízes e parte acumulada nos vacúolos das células das folhas. Sendo assim, pode-se esperar forte relação entre a concentração dos ácidos orgânicos e proteínas. Com base nos resultados obtidos neste estudo, quanto à relação concentração de lignina, proteína e minerais, o teor destes compostos não revelou relação com a diferença de produtividade de látex entre os clones.

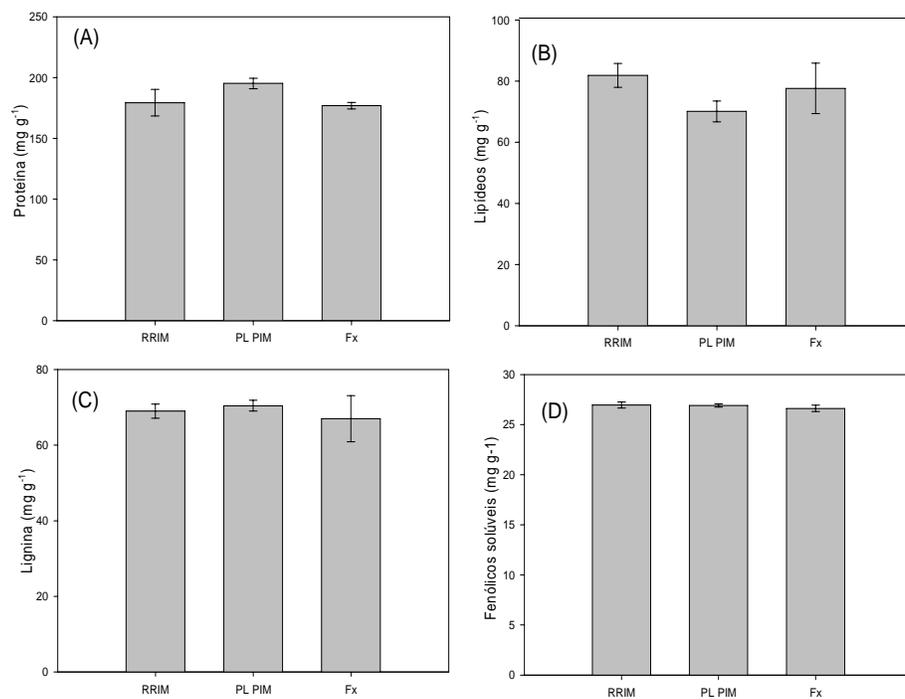


Gráfico 6 Concentrações de (A) proteína, (B) lipídeos, (C) lignina e (D) fenólicos solúveis, para clones de seringueira. As barras indicam o desvio padrão da média

Tabela 4 Concentração de compostos orgânicos em mg/g de matéria seca em clones de seringueira

Compostos	Concentração (mg g ⁻¹)		
	Clones		
	RRIM 600	PL PIM	Fx 2261
CNE*	290,45±50,23b	369,04±32,17ab	400,30±40,25 a
CE*	246,84±44,52a	169,04±28,20ab	132,57±42,48b
Proteína	179,38±10,95a	195,16±4,33 a	176,88±2,78a
Minerais	64,98±5,42a	68,79±6,66 a	56,103±1,19b
Lipídeos	82,63±3,64a	70,11±3,41b	77,62±8,24a
Lignina	68,98±1,87a	70,41±1,42a	67±6,10a
FS*	26,95±0,29a	26,90±0,16a	26,62±0,32a
AO*	45,00±2,51a	42,16±5,12a	45,91±2,15a

CNE* = carboidrato não estrutural, CE* = carboidrato estrutural, FS*= fenólicos solúveis, AO*= ácidos orgânicos. Médias seguidas da mesma letra na linha não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade

O RRIM 600 apresenta valores próximos entre carboidratos estruturais e não estruturais. Os clones de menor produtividade de látex (Fx 2261) e o de maior produtividade (RRIM 600) apresentam valores próximos de concentração da composição química. A exceção foi para o teor de carboidratos: o Fx 2261 apresenta valores elevados de CNE. Isto se deve, em parte, ao balanço da concentração para todos os compostos químicos presentes em folhas deste clone em relação ao clone de alta produtividade. É possível que a AFE de clones de baixa produtividade seja explicada pela alta concentração de carboidratos não estruturais, o que pode ser uma estratégia de alocação de biomassa. Poorter e Jong (1999) sugerem que a explicação para este padrão seja similar à redução na AFE de plantas que crescem sob elevada concentração de CO₂.

Apesar da diferença encontrada para os carboidratos e AFE, o custo de construção não diferiu entre os clones (Gráfico 7). Os carboidratos têm um custo médio de produção e não elevou o custo final entre os clones. Neste estudo, a AFE indica que o custo de construção foliar não interfere na alocação de matéria seca. Por outro lado, as diferenças podem ser causadas por ajustes no nível foliar que permitem manter o crescimento, o que está relacionado ao balanço entre compostos de alto e baixo custo de construção.

O custo de construção de cada classe de componente foliar pode variar de acordo com a rota de biossíntese de cada uma, devido à quantidade de glicose que é requerida, visto que esta varia de acordo com o composto a ser sintetizado (Tabela 2). A quantidade de glicose pode variar até três vezes por composto orgânico (POORTER; VILLAR, 1997).

A causa da constância observada para os clones de alta produtividade é um balanço na classe de proteína (um composto energeticamente caro) associado com a classe de compostos energeticamente baratos (ácidos orgânicos e minerais). Entretanto, neste estudo, em clones com baixa produtividade, ocorreu um balanço na classe de compostos baratos (carboidratos), acompanhado pela classe de um composto caro (lignina) (Gráfico 6). Resultados semelhantes foram encontrados por Poorter e Jong (1999). Os resultados encontrados neste estudo mostram, que para seringueira, as adaptações necessárias para determinado ambiente não afetam a quantidade total de glicose necessária para a construção foliar. É possível que a produção esteja relacionada com o custo de construção da planta inteira, o que requer estudos sobre o custo de construção de caule, ramos e sistema radicular.

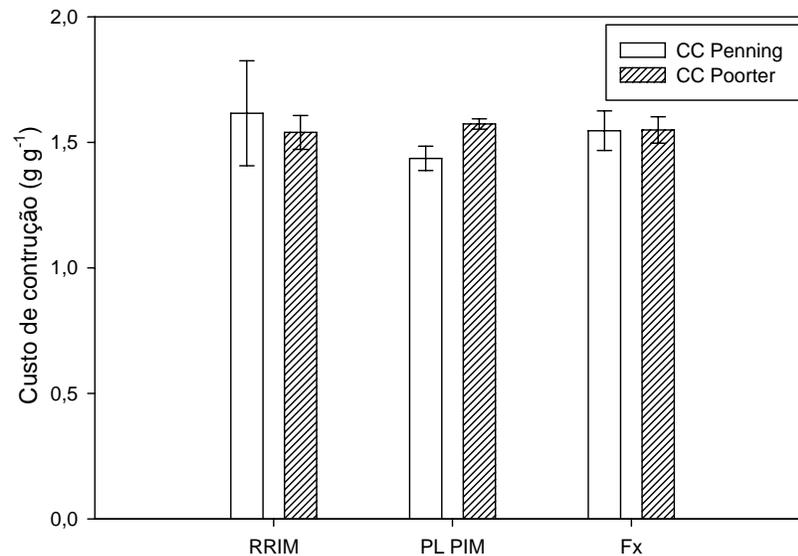


Gráfico 7 Custos de construção foliar de clones de seringueira, estimados pelos métodos de Poorter e Villar (1997) e Vries (1975b). As barras indicam o desvio padrão da média

A bioquímica quantitativa de Vries (1974) calcula os custos pela análise centesimal de todos os compostos químicos da folha. Neste estudo, para o método de bioquímica quantitativa, acrescentou-se ao valor de custo de síntese de proteína, o valor de correção do nitrato, considerando ser esta a principal forma de absorção de nitrogênio da seringueira. Como mostrado neste trabalho e também encontrado por Poorter e Bergkotte (1992), a dificuldade encontrada neste método é que, a partir da análise centesimal, não se consegue chegar a 100% da biomassa foliar, em parte por erros durante os processos laboratoriais. Por outro lado, o valor de custo de construção foliar a partir de análise elementar

do C, M e N_{org} (POORTER; JONG, 1999) é um método prático e rápido de ser realizado, e se mostrou eficaz quando se pretende conhecer somente o custo de construção foliar. Por ser uma análise realizada em equipamento de alta precisão (analisador elementar), evita os erros de laboratório.

As variações intraespecíficas na variação do custo de produção de matéria seca não podem ser explicadas pelo método do C, M e N_{org} , apesar de ser um método rápido e de resultados precisos. Por outro lado, a análise centesimal fornece elementos para interpretar as variações na composição foliar que podem afetar a produtividade. Neste trabalho, a análise centesimal forneceu subsídios para inferir sobre as possíveis causas na variação de produtividade entre clones de seringueira, o que não teria sido possível somente por meio da análise elementar.

5 CONCLUSÃO

As diferenças entre os níveis de luminosidade não foram suficientes para ajustes na área foliar específica e o índice de matéria seca. Entretanto, foram observadas alterações na anatomia foliar. Assim, as folhas das plantas submetidas a diferentes condições de radiação apresentam maior sensibilidade em âmbito anatômico que a ajustes que ocorrem em nível de órgão.

As diferenças entre clones, principalmente às associadas ao seu potencial de produção de látex, não podem ser explicadas por ajustes nos atributos foliares avaliados. Possivelmente, tais diferenças estão associadas à partição de carboidratos, ou seja, à estratégia de alocação de carbono para os diferentes compostos orgânicos da folha.

Os dois métodos utilizados para a estimativa de custo de produção são eficientes para essa avaliação. Porém as variações intraespecíficas na variação do custo de produção não podem ser explicadas pelo método do C, M e N_{org} , apesar de ser um método rápido e de resultados precisos. Por outro lado, a análise centesimal fornece subsídios para inferir, a partir de diferenças na composição foliar, sobre as possíveis causas na variação de produção de látex entre clones de seringueira.

REFERÊNCIAS

ACKERLY, D. D. Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 164, n. 3, p. 165-184, May 2003.

AKPAN, A. U. et al. Latex yield of rubber (*Hevea brasiliensis* Muell Arg.) as influenced by clone planted and locations with varying fertility status. **Journal of Agricultural of the Society Science**, London, v. 3, n. 1, p. 28-30, Jan. 2007.

BICALHO, K. C. **Similaridade genética entre clones de seringueira (*Hevea brasiliensis*), por meio de marcadores RAPD**. 2006. 58 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2006.

BJÖRKMAN, O. et al. Effect of light intensity during growth of *Atriplex patula* on the capacity of photosynthetic reactions, chloroplast components and structure. **Carnegie Institution of Washington Yearbook**, Washington, v. 71, p. 115-135, May 1972.

BRASIL. Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. **Normas climatológicas: 1961-1990**. Brasília, 1992. 84 p.

BUCKINGHAM, J. **Dictionary of natural products**. London: Chapman & Hall, 1993. 625 p.

BURGUER, L. M.; RICHER, H. G. **Anatomia da madeira**. São Paulo: Nobel, 1991. 154 p.

CAIRO, P. A. R. **Variação sazonal da atividade da Rubisco e das enzimas de síntese e hidrólise da sacarose em plantas de seringueira [*Hevea brasiliensis* Will ex ADR de Juss) Muell. - Arg] em Lavras, MG**. 2007. 64 p. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2007.

CANNELL, M. G. R.; DEWAR, R. C. Carbon allocation in trees: a review of concepts for modelling. In: BEGON, M.; FITTER, A. H. (Ed.). **Advances in ecological research**. London: Academic, 1994. p. 59-104.

- CAO, K. F. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal Botanic**, Ottawa, v. 78, n. 10, p. 1245-1253, Oct. 2000.
- CASTRO, E. M. et al. Adaptações anatômicas de folhas de *Mikania glomerata* Sprengel (Asteraceae), em três regiões distintas da planta, em diferentes níveis de sombreamento. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, Botucatu, v. 9, n. 2, p. 8-16, jun. 2007.
- CATALDO, D. A. et al. Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. **Communications of Soil Science and Plant Annals**, London, v. 6, p. 71-80, 1975.
- CHAPIN, F. S. The costs of tundra plant structures: evaluation of concepts and currencies. **The American Naturalist**, Chicago, v. 133, p. 1-19, 1975.
- COLEY, P. D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. **Ecological Monographs**, Ithaca, v. 53, n. 2, p. 209-233, June 1983.
- COOPER, C. S.; QUALLS, M. Morphology and chlorophyll content of shade and sun leaves of two legumes. **Crop Science**, Madison, v. 7, n. 6, p. 672-673, 1967.
- DALL'ANTONIA, A. C. et al. Avaliação de clones de borracha natural crua por ensaios padrão e análise dinâmico-mecânica polímeros. **Ciência e Tecnologia**, Rio de Janeiro, v. 16, n. 3, p. 239-245, abr. 2006.
- DELÚ FILHO, N. Redução de nitrato e assimilação de amônio em plantas jovens de *Hevea brasiliensis* cultivadas sob níveis crescentes de nitrato. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Londrina, v. 10, n. 3, p. 185-190, 1998.
- EVANS, J. R.; SEEMANN, J. R. The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences and control. In: BRIGGS, W. R. (Ed.). **Photosynthesis**. New York: A. R. Liss, 1989. p. 183-205.
- FAHN, A. **Plant anatomy**. Oxford: Pergamon, 1990. 588 p.
- FAHN, A.; CUTLER, D. **Xerophytes**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1992. 70 p.

FORTUNEL, C. F. et al. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. **Ecology**, Durham, v. 90, n. 3, p. 598-611, Mar. 2009.

FREITAS, R. B. de. **Avaliações ecofisiológicas de cafeeiros (*Coffea arabica* L) e seringueiras (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) em diferentes sistemas de cultivo**. 2000. 57 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2000.

GARNIER, E. et al. Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression. **New Phytologist**, Cambridge, v. 143, n. 1, p. 119-129, July 1999.

GONÇALVES, P. de S. Recomendação de clones de seringueira para o Estado de São Paulo. In: CICLO DE PALESTRAS SOBRE A HEVEICULTURA PAULISTA, 1., 1998, Barretos. **Anais...** Barretos: Secretaria de Agricultura e Abastecimento, 1999. p. 115-140.

GONÇALVES, P. de S. et al. Desempenho de clones de seringueira da série IAC 300 na região do planalto de São Paulo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 37, n. 2, p. 131-138, fev. 2002.

GONÇALVES, P. de S.; MARQUES, J. R. B. Melhoramento genético da seringueira: passado, presente e futuro. In: ALVARENGA, A. P.; CARMO, C. A. F. S. (Ed.). **Seringueira**. Viçosa, MG: EPAMIG, 2008. p. 401-407.

GRATANI, L.; COVONE, F.; LARCHER, W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of Mediterranean maquis. **Trees**, Berlin, v. 20, n. 5, p. 549-558, June 2006.

GRUB, P. J. A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, Jena, v. 1, n. 1, p. 3-31, Mar. 1998.

GUIMARÃES, C. P.; LANFER-MARQUEZ, U. M. Composição química de tabletes de caldo de carne: nitrogênio protéico, não-protéico e fenilalanina. **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, Campinas, v. 22, n. 6, p. 308-310, dez. 2002.

HADDAD, C. R. B.; LEMOS, D. P. L.; MAZZAFERA, P. Leaf life span and nitrogen content in semideciduous forest tree species (*Croton priscus* and *Hymenaea courbaril*). **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 61, n. 4, p. 462-465, jul./ago. 2004.

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

IGLESIAS, D. J. et al. Regulation of photosynthesis through source-sink imbalance in citrus is mediated by carbohydrate content in leaves. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 116, n. 4, p. 563-572, Nov. 2002.

INSTITUTO AGRONÔMICO DO PARANÁ. **O cultivo da seringueira (*Hevea spp.*)**. Curitiba, 2009. 12 p.

KWESIGA, F.; GRACE, J. The role of the red/far-red ratio in the reponse of tropical tree seedlings to shade. **Annals of Botany**, London, v. 57, n. 3, p. 283-290, Mar. 1986.

LAMBERS, H.; POORTER, H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. **Advances in Ecological Research**, London, v. 23, n. 8, p. 188-261, Oct. 1992.

LIMA, D. U. Avaliação sazonal da produção de borracha e da dinâmica de carboidratos solúveis em plantas de seringueira (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.) cultivadas em Lavras, Minas Gerais. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 26, n. 3, p. 377-383, maio/jun. 2002.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 4. ed. Nova Odessa: Plantarum, 2000. 368 p.

LUNGA, A.; SILVA, J. Q.; MACEDO, M. A. da S. Análise de viabilidade econômico-financeira de diferentes sistemas de exploração de seringueiras. **Custos e @gronegocio Online**, Recife, v. 4, n. 3, set./dez. 2008. Disponível em: <<http://www.custoseagronegocioonline.com.br>>. Acesso em: 15 ago. 2010.

MARINHO, J. T. S. **Seringueira: opções de cultivo e geração de renda na Amazônia**. Disponível em: <<http://www.cpfac.embrapa.br/chefias/cna/artigos/seringa>>. Acesso em: 15 ago. 2010.

MARKS, C. O.; LECHOWICZ, M. J. A holistic tree seedling model for the investigation of functional trait diversity. **Ecological Modeling**, Amsterdam, v. 193, n. 1, p. 141-148, Mar. 2006.

MARTINS, J. R. et al. Anatomia foliar de plantas de alfavaca-cravo cultivadas sob malhas coloridas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 39, n. 1, p. 82-87, jan./fev. 2009.

MCDERMITT, D. K.; LOOMIS, R. S. Elemental composition of biomass and its relation to energy content, growth efficiency and growth yield. **Annals of Botany**, London, v. 48, n. 3, p. 275-290, Sept. 1981.

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

MELO, R. F. et al. Variação sazonal de algumas características nutricionais e bioquímicas relacionadas com a produção de látex em clones de seringueira [*Hevea brasiliensis* (Wild.) Muell. Arg.], em Lavras, MG. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 28, n. 6, p. 1326-1335, nov./dez. 2004.

MESQUITA, A. C. et al. Sazonalidade da produção e características do látex de clones de seringueira em Lavras, MG. **Bragantia**, Campinas, v. 65, n. 4, p. 633-639, 2006.

MIGUEL, A. A. **Comportamento fotossintético e caracterização morfoanatômica de folhas de diferentes clones de seringueira (*Hevea spp*) em Lavras, MG.** 2005. 155 p. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2005.

MILLER, G. L. Use of dinitrosalicylic and reagent for determination of reducing sugar. **Analytical Chemistry**, Washington, v. 31, p. 426-428, 1959.

MONTEITH, J. L. Climate and the efficiency of crop production in Britain. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, London, v. 281, n. 980, p. 277-294, Nov. 1977.

MOOIBROEK, H.; CORNISH, K. Alternative sources of natural rubber. **Applied Microbiology and Biotechnology**, New York, v. 53, n. 4, p. 355-365, Apr. 2000.

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

NASCIMENTO, E. A. et al. Alterações morfofisiológicas de folhas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.), consorciado com seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell.Arg.). **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 36, n. 6, p. 852-857, nov./dez. 2006.

NAVAS, M. L.; VIOLLE, C. Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? **Community Ecology**, Budapest, v. 10, n. 1, p. 131-137, June 2009.

OBERBAUER, S. F.; DONNELLY, M. A. Growth analysis and sucesional status of Costa Rican rain forest trees. **New Phytologist**, Cambridge, v. 104, n. 3, p. 517-521, May 1986.

OLIVEIRA, C. R. M. **Características biofísicas e anatômicas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.) e seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) na fase de estabelecimento em diferentes cultivos de Lavras, MG.** 2002. 60 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2002.

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

ONOKPISE, O. U. Natural rubber, *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg., germplasm collection in the Amazon basin, Brazil: a retrospective. **Economic Botany**, Bronx, v. 58, n. 4, p. 544-555, Oct. 2004.

PIRES, J. M.; SECCO, R. de S.; GOMES, J. I. **Taxonomia e fitogeografia das seringueiras.** Belém: EMBRAPA-Amazônia Oriental, 2002. 103 p.

POORTER, H.; BERGKOTTE, M. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 15, n. 2, p. 221-229, Feb. 1992.

POORTER, H. et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, Cambridge, v. 82, n. 2, p. 565-588, Mar. 2009.

POORTER, H.; EVANS, J. R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific area. **Oecologia**, Berlin, v. 116, n. 1/2, p. 26-37, Aug. 1998.

POORTER, H.; JONG, R. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of yield plants from 15 habitats differing in productivity. **New Phytologist**, Cambridge, v. 143, n. 1, p. 163-176, July 1999.

POORTER, H.; VILLAR, R. The fate of acquired carbon in plants: chemical composition and construction costs. In: BAZZAZ, F. A.; GRACE, J. (Ed.). **Plant resource allocation**. San Diego: Academic, 1997. p. 39-72.

POORTER, L.; BONGERS, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, Durham, v. 87, n. 7, p. 1733-1743, July 2006.

PUSHPARAJAH, E. Problems and potentials for establishing Hevea under difficult environment conditions. **Planter**, Kuala Lumpur, v. 59, p. 242-251, 1983.

RAWSON, H. M.; GARDNER, P. A.; LONG, M. J. Sources of variation in specific leaf-area in wheat grown at high-temperature. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 14, n. 3, p. 287-298, 1987.

REYNOLDS, J. F.; CHEN, J. L. Modeling whole-plant allocation in relation to carbon and nitrogen supply: coordination versus optimization: opinion. **Plant and Soil**, The Hague, v. 185, n. 1, p. 65-74, Mar. 1996.

ROCHA FILHO, L. C.; LOMÔNACO, C. Variações fenotípicas em subpopulações de *Davilla elliptica* A. St.-Hil.(Dilleniaceae) e *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. **Acta Botânica Brasileira**, São Paulo, v. 20, n. 3, p. 719-725, maio/jun. 2006.

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

SERT, M. A. **Anatomia foliar e teores de clorofila em três variedades de soja [Glycine Max L.) MEDRILL] e dois níveis de radiação solar.** 1992. 66 f. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 1992.

SHIPLEY, B. et al. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. **Ecology**, Durham, v. 87, n. 3, p. 535-541, Mar. 2006.

SMITH, W. K. et al. Leaf form and photosynthesis: do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? **Bioscience**, Washington, v. 47, n. 11, p. 785-793, Nov. 1997.

SYVERTSEN, J. P. et al. On the relationship between leaf anatomy and CO₂ diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 18, n. 2, p. 149-157, Feb. 1995.

TANNER, E. V. J.; KAPOS, V. Leaf structure of jamaican montane rain-forest trees. **Biotropica**, Washington, v. 14, n. 1, p. 16-24, Mar. 1982.

TOMA, I. et al. Histo-anatomy and *in vitro* morphogenesis in *Hyssopus officinalis* L. **Acta Botanica Croatica**, Zagreb, v. 63, n. 1, p. 59-68, 2004.

TURNER, I. M.; ONG, B. L.; TAN, H. Y. W. Vegetation analysis, leaf structure and nutrient status of a Malaysian heath community. **Biotropica**, Washington, v. 27, n. 1, p. 2-12, Mar. 1995.

VERTREG, N.; VRIES, F. W. T. P. A rapid method for determining the efficiency of biosynthesis of plant biomass. **Journal of Theoretical Biology**, London, v. 128, n. 1, p. 109-119, Sept. 1987.

VRIES, F. W. T. P. Cost of maintenance in plant cells. **Annals of Botany**, London, v. 39, n. 1, p. 77-92, 1975a.

_____. Substrate utilization and respiration in relation to growth and maintenance in higher plants. **Netherlands Journal of Agricultural Science**, Netherlands, v. 22, p. 40-44, 1974.

_____. Use of assimilates in higher plants. In: COOPER, J. F. (Ed.). **Photosynthesis and productivity in different environments.** London: Cambridge University, 1975b. p. 459-480.

VRIES, F. W. T. P.; BRUNSTING, H. M.; LAAR, H. H. van. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. **Journal of Theoretical Biology**, London, v. 45, n. 3, p. 339-377, 1974.

WALTERS, M. B.; REICH, P. B. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? **New Phytologist**, Cambridge, v. 143, n. 1, p. 143-154, July 1999.

WILLIAMS, K. et al. Estimation of tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 10, n. 9, p. 725-734, Dec. 1987.

WRIGTH, I. J.; CANNON, K. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. **Functional Ecology**, Oxford, v. 15, n. 3, p. 351-359, June 2001.

WRIGTH, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, London, v. 428, n. 6985, p. 621-827, Apr. 2004.

YEMM, E. W.; COCKING, E. C. The determination of amino acid with ninhydrin. **Analyst**, London, v. 80, p. 209-213, 1955.

YEMM, E. W.; WILLS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **The Biochemical Journal**, London, v. 57, n. 3, p. 508-514, July 1954.