

LAUANA LOPES DOS SANTOS

**RESTRIÇÕES HÍDRICA E NUTRICIONAL AFETAM ASPECTOS
FISIOLÓGICOS E CRESCIMENTO DE MUDAS DE CEDRO-
AUSTRALIANO (*Toona ciliata* M. Roem. var. *australis* (F. Muell.) Bahadur)**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Solos e Nutrição de Plantas, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

VIÇOSA – MINAS GERAIS
2016

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da
Universidade Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

S237r
2016 Santos, Lauana Lopes dos, 1986-
Restrições hídrica e nutricional afetam aspectos
fisiológicos e crescimento de mudas de Cedro-
Australiano (*Toona ciliata* M. Roem. var. *australis* (F.
Muell.) Bahadur) / Lauana Lopes dos Santos. - Viçosa,
MG, 2016.
xiv,76f. : il. ; 29 cm.

Orientador : Nairam Félix de Barros.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.
Inclui bibliografia.

1. *Toona ciliata* - Cultivo. 2. *Toona ciliata* - Aspectos
fisiológicos. 3. *Toona ciliata* - Mudas - Crescimento
(Plantas). I. Universidade Federal de Viçosa.
Departamento de Solos. Programa de Pós-graduação em
Solos e Nutrição de Plantas. II. Título.

CDD 22 ed. 634.92

LAUANA LOPES DOS SANTOS

**RESTRIÇÕES HÍDRICA E NUTRICIONAL AFETAM ASPECTOS
FISIOLÓGICOS E CRESCIMENTO DE MUDAS DE CEDRO-
AUSTRALIANO (*Toona ciliata* M. Roem. var. *australis* (F. Muell.) Bahadur)**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Solos e Nutrição de Plantas, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 21 de outubro de 2016.

Guilherme Luiz de Jesus

Wagner Luiz Araújo

Haroldo Nogueira de Paiva
(Coorientador)

Júlio César Lima Neves
(Coorientador)

Nairam Félix de Barros
(Orientador)

*Aos meus pais Zeila e Zelina, pela confiança e pelo exemplo de persistência e garra;
Ao meu irmão Josélio (in memoriam), pelo companherismo e amor,*

Com amor

Ofereço

Aos meus irmãos Gilson, Solange, Zilton, Zilma e Anaene pelo incentivo nas diversas etapas desta caminhada;

Aos meus sobrinhos Bergson, Emanuelle, Luidyanne, Emilly e Djesuton Emanuel pelo carinho;

Ao meu namorado Wictor Bruno pelo amor, paciência e suporte nos momentos difíceis,

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus por me amparar nos momentos difíceis, me dar força para superar as dificuldades, mostrar os caminhos nas horas incertas e me suprir em todas as minhas necessidades.

À minha família, pelo apoio, incentivos, compreensão e pelo amor incondicional.

À Universidade Federal de Viçosa e ao Departamento de Solos, pela oportunidade de realizar este curso.

Ao CNPq e a CAPES pela concessão das bolsas de estudos.

Ao professor Nairam Félix de Barros, pela orientação, bom senso, paciência e apoio na execução deste trabalho.

Ao professor Júlio César Lima Neves, pela coorientação, ensinamentos e auxílio imprescindível em todas as fases deste trabalho.

Ao professor Haroldo pela coorientação, dedicação, sugestões e apoio.

Aos membros da banca de avaliação desta tese, Wagner Luiz Araújo e Guilherme Luiz de Jesus, pelas valiosas considerações.

A todos os professores da minha vida escolar e acadêmica, pelos conhecimentos transmitidos.

Aos professores e funcionários dos laboratórios que utilizei: Solos Florestais, Fertilidade do Solo, Laboratório de Isótopos Estáveis, Genética Molecular de Plantas do Instituto de Biotecnologia Aplicada à Agropecuária (BIOAGRO), Laboratório de Nutrição e Metabolismo de Plantas.

Aos proprietários do Viveiro Bela Vista Florestal, em Campo Belo (MG), pela doação das mudas utilizadas neste experimento.

Aos funcionários do Departamento de Solos.

Enfim, a todos que verdadeiramente torceram por mim, e de forma direta ou indiretamente contribuíram para a conclusão deste curso.

MUITO OBRIGADA!

“Não é a espécie mais forte que sobrevive
tampouco a mais inteligente.
É a mais adaptável às mudanças.”

(Charles Darwin)

BIOGRAFIA

LAUANA LOPES DOS SANTOS, filha de Zeila Lopes dos Santos e Zelina Lopes Santos, nasceu em Novo Cruzeiro, Minas Gerais, no dia 19 de abril de 1986.

Em julho de 2006, ingressou no curso de Agronomia na Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, graduando-se em julho de 2010.

Em agosto de 2010, ingressou no curso de Mestrado em Ciência do Solo na Universidade Federal de Lavras, obtendo o título de mestre em junho de 2012.

Em novembro de 2012, iniciou o curso de Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas na Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais, Brasil, submetendo-se à defesa de tese no dia 21 de outubro de 2016.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	viii
LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS	x
RESUMO	xi
ABSTRACT	xiii

INTRODUÇÃO GERAL	1
REFERÊNCIAS	5

CAPÍTULO 1. Efeitos da adubação e da restrição hídrica com reidratação sobre a taxa fotossintética, fluorescência da clorofila <i>a</i> e pigmentos em <i>Toona ciliata</i> M. Roem. var. <i>australis</i>	8
---	----------

RESUMO	8
1. INTRODUÇÃO	9
2. MATERIAL E MÉTODOS	12
2.1. Material vegetal e condições experimentais	12
2.2. Potencial hídrico foliar	13
2.3. Medições das trocas gasosas	13
2.4. Medições de fluorescência da clorofila <i>a</i>	14
2.5. Determinação do teor de pigmentos e SPAD	14
2.6. Análise de dados	15
3. RESULTADOS	15
3.1. Relações hídricas e trocas gasosas	15
3.2. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	18
3.3. Análises de pigmentos fotossintéticos	20
4. DISCUSSÃO	22
4.1. Potencial hídrico foliar e trocas gasosas	22
4.2. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	26
4.3. Pigmentos fotossintéticos	31
5. CONCLUSÕES	34
6. REFERÊNCIAS	35

CAPÍTULO 2. Crescimento, partição de biomassa e discriminação isotópica de carbono em clones de <i>Toona ciliata</i> M. Roem. var. <i>australis</i> submetidos a restrição hídrica e nutricional	46
---	-----------

RESUMO	46
1. INTRODUÇÃO	47
2. MATERIAL E MÉTODOS	49
2.1. Estabelecimento das plantas e condições da casa de vegetação	49
2.2. Tratamentos	50
2.3. Medições e cálculos	51
2.4. Análise estatística	51
3. RESULTADOS	52
3.1. Características de crescimento	52
3.2. Produção e partição de biomassa	53
3.3. Correlação da produção de biomassa com variáveis selecionadas	56
4. DISCUSSÃO	58

4.1. Respostas em crescimento e produção de biomassa a restrição hídrica e nutricional	58
4.2. Composição isotópica de carbono e sua relação com a eficiência do uso da água	63
5. CONCLUSÕES	66
6. REFERÊNCIAS	67
CONSIDERAÇÕES FINAIS	75

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1. Efeitos da adubação e da restrição hídrica com reidratação sobre a taxa fotossintética, fluorescência da clorofila *a* e pigmentos em *Toona ciliata* M. Roem. var. *australis*

Tabela 1. Potencial hídrico foliar (Ψ_w), taxa fotossintética (A), condutância estomática (g_s), taxa de transpiração (E), eficiência instantânea do uso da água (EU_{Ai}) de clones de <i>Toona ciliata</i> var. <i>australis</i> (BV1110 e BV1120) com e sem adubação expostos ao déficit hídrico e reidratação ao longo de 25 dias.....	17
Tabela 2. Características de fluorescência da clorofila <i>a</i> de clones de <i>Toona ciliata</i> var. <i>australis</i> (BV1110 e BV1120) com e sem adubação expostos ao déficit hídrico e reidratação ao longo de 25 dias.	19
Tabela 3. Teores dos pigmentos fotossintéticos clorofila <i>a</i> (<i>chl a</i>), clorofila <i>b</i> (<i>chl b</i>) e carotenóides (<i>cart.</i>), relação da <i>chl a/b</i> e <i>chl a+b/cart.</i> e clorofila total (SPAD) em folíolos de clones de <i>Toona ciliata</i> var. <i>australis</i> (BV1110 e BV1120) expostas ao déficit nutricional e hídrico com reidratação no final do experimento	21

CAPÍTULO 2. Crescimento, partição de biomassa e discriminação isotópica de carbono em clones de *Toona ciliata* M. Roem. var. *australis* submetidos a restrição hídrica e nutricional

Tabela 1. Características físicas e químicas do solo antes (testemunha) e após aplicação dos tratamentos.....	49
Tabela 2. Altura, diâmetro do coleto, número de folíolos, área foliar e comprimento da raiz (médias \pm erro padrão, $n=6$) de dois clones (BV1110 e BV1120) de <i>Toona ciliata</i> var. <i>australis</i> a expostos à restrição nutricional e hídrica com reidratação, no final do experimento	53
Tabela 3. Produção de biomassa (médias \pm erro padrão, $n=6$) e partição (percentagem da biomassa total) de dois clones (BV1110 e BV1120) de <i>Toona ciliata</i> var. <i>australis</i> expostos à restrição nutricional e hídrica com reidratação, no final do experimento	55
Tabela 4. Razão raiz/parte aérea (MSR/MSPA), área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF), razão raiz/área foliar (MSR/AF), composição isotópica de carbono ($\delta^{13}C$) (médias \pm erro padrão, $n=6$) de dois clones (BV1110 e BV1120) de <i>Toona ciliata</i> var. <i>australis</i> expostos à restrição nutricional e hídrica com reidratação, no final do experimento	56
Tabela 5. Matriz de correlação de algumas características morfológicas e fisiológicas de dois clones, BV1110 e BV1120, de <i>Toona ciliata</i> var. <i>australis</i> expostos à restrição nutricional e hídrica com reidratação	57

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 2. Crescimento, partição de biomassa e discriminação isotópica de carbono em clones de *Toona ciliata* M. Roem. var. *australis* submetidos a restrição hídrica e nutricional

Fig 1. (A-F) Crescimento do diâmetro do coleto, da altura de mudas e do número de folíolos de dois clones (BV1110 e BV1120) de *Toona ciliata* var. *australis* influenciados pelos tratamentos: CirCad: plantas irrigadas e com adubação; CirSad: plantas irrigadas e sem adubação; SirCad: plantas submetidas ao déficit hídrico por 5 dias, seguido de reidratação por 15 dias e mais 8 dias de déficit hídrico e com adubação e SirSad: plantas submetidas ao déficit hídrico por 5 dias, seguido de reidratação por 15 dias e mais 8 dias de déficit hídrico e sem adubação, entre os meses de novembro a dezembro de 2014. As barras indicam erro padrão ($n=6$)..... 52

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

$\delta^{13}\text{C}$	Composição isotópica do carbono (-‰)
EUA	Eficiência do uso da água
Bt	Biomassa total (g vaso^{-1})
MSF	Massa seca da folha (g vaso^{-1})
MSC	Massa seca do caule (g vaso^{-1})
MSR	Massa seca da raiz (g vaso^{-1})
MSPA	Massa seca da parte aérea (g vaso^{-1})
MSR/MSPA	Razão raiz/parte aérea
MSR/AF	Razão raiz/área foliar
RAF	Razão de área foliar ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)
L	Cumprimento da raiz (cm)
H	Altura (cm)
D	Diâmetro do coleto (mm)
NF	Número de folha
AF	Área foliar (cm^2)
AFE	Área foliar específica ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)
DH	Déficit hídrico
C	Clone
Ad	Adubação
PAR	Radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ de fótons)
A	Taxa fotossintética líquida ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
gs	Condutância estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
E	Taxa transpiratória ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
EUAi (A/E)	Eficiência instantânea de uso da água ($\mu\text{mol mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
FSII	Fotossistema II
F0	Fluorescência mínima
Fm	Fluorescência máxima
Fv	Fluorescência variável entre Fm e F0
Fv/Fm	Eficiência quântica máxima do fotossistema II
Fm'	Fluorescência máxima durante a radiação actínica
Fv'/Fm'	Eficiência da antena do PSII
ETR	Taxa aparente de transporte de elétrons ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).
Φ FSII no PSII	Eficiência quântica efetiva da conversão fotoquímica de energia
Qp	Coefficiente de extinção fotoquímica
NQP	Coefficiente de extinção não fotoquímico
qL	Fração de centros de reação abertos do FSII
Ψ_w	Potencial hídrico foliar (-MPa)

RESUMO

SANTOS, Lauana Lopes, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, setembro de 2016. **Restrições hídrica e nutricional afetam aspectos fisiológicos e crescimento de mudas de cedro-australiano (*Toona ciliata* M. Roem. var. *australis* (F. Muell.) Bahadur)**. Orientador: Nairam Félix de Barros. Coorientadores: Júlio César Lima Neves e Haroldo Nogueira de Paiva

O crescimento de *Toona ciliata* M. Roemer var. *australis* (F. Muell.) Bahadur (família Meliaceae) em regiões sujeitas a déficit hídrico e solos com baixa disponibilidade de nutrientes, como predomina no Brasil, requer várias adaptações morfológicas e fisiológicas. Com intuito de compreender essas adaptações que favorecem o crescimento, a composição isotópica do carbono ($\delta^{13}\text{C}$), características fisiológicas (trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e teores de pigmentos) e, ainda, verificar se a adubação poderia mitigar os efeitos do déficit hídrico, foi conduzido um estudo em casa de vegetação com mudas de dois clones (BV1110 e BV1120) de *T. ciliata* por 126 dias. Após 90 dias de aclimação as mudas receberam ou não adubação e foram submetidas a ciclos de restrição hídrica seguidos de reidratação. Após 8 dias da adubação, a restrição hídrica foi imposta por 5 dias, seguido de reidratação por 15 dias, e mais 8 dias de restrição hídrica até o fim do experimento. A restrição hídrica e, ou, nutricional reduziu a taxa de crescimento em altura (H), diâmetro do coleto (D), número de folíolos (NF), área foliar (AF), comprimento da raiz (L) e produção de biomassa total (Bt) e promoveu o crescimento das raízes, com conseqüente aumento da razão massa raiz/parte aérea (MSR/MSPA). As mudas de *T. ciliata* exibiram fortes respostas à adubação quando submetidas ao déficit hídrico seguido de reidratação, mas as respostas foram baixas em condição irrigada e sem adubação. Além disso, a adubação combinada com déficit hídrico aumentou a composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e a eficiência do uso da água (EUA). A falta de adubação, independente do fornecimento de água, diminuiu a taxa de crescimento, as trocas gasosas, as características de fluorescência da clorofila *a* (Chl *a*) e os teores dos pigmentos fotossintéticos nos dois clones. As restrições hídricas e nutricionais reduziram ainda a eficiência quântica efetiva da conversão fotoquímica de energia no fotossistema II (PSII) e aumentou a dissipação de energia não fotoquímica, no entanto, não afetou a eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m) ao ponto de causar fotoinibição. O teor de pigmentos fotossintéticos foi reduzido pelo déficit hídrico ou pela interação déficit hídrico e nutricional, e o efeito

de tolerância cruzada foi observado. Ou seja, folhas de plantas com restrição combinando, restrição hídrica e nutricional, apresentaram, mais pigmentos em sua composição que as de plantas com apenas a restrição nutricional. Após a reidratação foi verificada recuperação de todas as características avaliadas, indicando plasticidade fisiológica dos clones em estudo. Diante disso, ficou claro que o suprimento adequado de adubação seria recomendável para estimular o crescimento, melhorar a EUA, aumentar a taxa fotossintética por meio do aumento dos teores de pigmentos fotossintéticos, além de aliviar os danos no PSII causados durante o déficit hídrico nos clones de cedro-australiano. O clone BV1110 apresentou menor NF, AF e Bt e maior L, H, MSR/MSPA, $\delta^{13}\text{C}$ e EUA, com melhor recuperação dos aparatos fotossintéticos e maior taxa fotossintética sob déficit hídrico. Por outro lado, o clone BV1120 apresentou menor biomassa e comprimento de raízes e maior Bt e AF, maior discriminação isotópica e menor taxa fotossintética. O clone BV1120 foi classificado como menos tolerante e o clone BV1110 como mais tolerante ao déficit hídrico. Os resultados deste trabalho forneceram importantes informações no que concerne às diferentes respostas dos clones de *T. ciliata* ao déficit hídrico, somado ou não ao suprimento nutricional via adubação, contribuindo para o entendimento dos mecanismos utilizados pelas plantas de cedro-australiano para manter um alto grau de resiliência em caso de restrição hídrica e, ou, nutricional.

ABSTRACT

SANTOS, Lauana Lopes, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, September, 2016. **Water and nutritional restrictions affect physiological aspects and growth in australian red cedar seedlings (*Toona ciliata* M. Roem. var. *australis* (F. Muell.) Bahadur)**. Adviser: Nairam Félix de Barros. Co-advisers: Júlio César Lima Neves and Haroldo Nogueira de Paiva.

The planting of *Toona ciliata* M. Roemer var. *australis* (F. Muell.) Bahadur (Meliaceae family) in areas subject to water deficit and soil with low nutrient availability, as prevail in Brazil, requires several plant morphological and physiological adaptations. In order to understand these adaptations in growth, carbon isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$), and physiological variables (gas exchange, fluorescence of chlorophyll pigment content) and also understand if fertilization could mitigate the effects of water deficit, a study was conducted in a greenhouse with seedlings of two *T. ciliata* clones (BV1110 and BV1120) for 126 days. After 90 days of acclimatization the seedlings with or without the fertilization were subjected to water restriction cycles followed by rewatering. After 8 days of fertilization, water restriction was imposed for 5 days, followed by rewatering for 15 days, and more 8 days of water restriction by the end of the experiment. Water restriction and or nutritional reduced the rate of growth in height (H), diameter (D), number of folioles, leaf area, root length (L) and biomass production and promoted root growth, resulting in increased ratio of root mass/shoot (MSR/MSPA). The *T. ciliata* seedlings exhibited strong response to fertilization when subjected to water deficit followed by rewatering, but the responses were low in irrigated condition and without fertilization. In addition, fertilization combined with drought stress increased the $\delta^{13}\text{C}$, and efficiency of water use (WUE). The lack of fertilization independent water supplies, decreased growth rate, gas exchange, blooming characteristics Chl *a* and photosynthetic pigments in both clones. The water restriction and or nutritional also reduced the effective quantum efficiency of photochemical energy conversion in photosystem II (PSII) and increased non-photochemical energy dissipation, however, did not affect the maximum quantum efficiency of the PSII level to cause photoinhibition. The content of photosynthetic pigments was reduced by water deficit or by the interaction water and nutritional water deficit, and cross-tolerance effect was observed. Plants with combined restriction, water restriction and nutritional show higher pigments contents in their composition than plants with only

one restriction, nutritional. After rewatering, all the evaluated characteristics were recovered, indicating the physiological plasticity of the clones under study. Thus, an adequate supply of fertilizer would be recommended to stimulate growth, improve the WUE, increase the photosynthetic rate by increasing the photosynthetic pigments content, and alleviate the damage to the PSII caused during water deficit in the clones. Clone BV1110 showed lower number of folioles, leaf area and total biomass (Bt) and longer roots (L), height (H), MSR/MSPA, $\delta^{13}\text{C}$ and WUE, with better recovery of photosynthesis indicators and higher photosynthetic rate under water deficit. In contrast, clone BV1120 showed lower root biomass and L and greater Bt and AF, the higher and lower isotopic photosynthetic rate discrimination, respectively. Despite clone BV1120 could probably withstand water deficit, it was classified as less tolerant than BV1110 to water deficit. These results provided important information regarding the responses of different clones *T. ciliata* water deficit, and nutrient supply, contributing to the understanding of the mechanisms activate by the Australian red cedar plants to maintain a high degree resilience to water restriction and or nutritional.

INTRODUÇÃO GERAL

O setor florestal brasileiro apresenta números que fazem com que o país se destaque no cenário internacional, ocupando atualmente a sexta posição no ranking dos países com maior área de florestas plantada no mundo, com cerca de 7, 8 milhões de hectares (0,9 % do território brasileiro). Além das florestas plantadas, dos 851 milhões de hectares do território nacional, 66,1 % está coberto por habitats naturais, 23,3 % ocupados por pastagens, 6,2% por agricultura e 3,5 % por redes de infraestrutura e áreas urbanas (Ibá, 2016).

Ressalta-se que, em comparação com outras modalidades de uso da terra, o reflorestamento ou plantio comercial de espécies arbóreas é a atividade que mais se recomenda para a conservação do solo, proteção dos mananciais e a recuperação de áreas degradadas. Visto que, na atividade florestal, 99,7 % dos resíduos sólidos, principalmente cascas, galhos e folhas, são mantidos no campo formando uma camada que retém a umidade e os sedimentos, protegendo o solo pela redução do processo erosivo, aumentando a biodiversidade e a fertilização do mesmo (Ibá, 2016). Precisamente, por este motivo, é que se considera a silvicultura como um dos mais indicados sistemas de uso da terra para regimes de clima tropical, onde são mais graves os riscos de degradação do solo através da erosão e lixiviação (Vital, 2007). Além disso, no âmbito nacional, o setor florestal é considerado um indutor de desenvolvimento econômico e social. Os plantios de eucalipto ocupam 5,6 milhões de hectares da área de floresta plantadas no país, o que representa 71,9 % do total, e estão localizados principalmente nos Estados de Minas Gerais (24,0 %), São Paulo (17,0 %) e Mato Grosso do Sul (14,0 %). Os plantios de pinus ocupam 1,6 milhão de hectares e concentram-se no Paraná (42,0 %) e em Santa Catarina (34,0 %). Acácia (*Acacia mangium ou mearnsii*), teca (*Tectona grandis*), seringueira (*Hevea brasiliensis*), paricá (*Schizolobium amazonicum*) e pópulus (*Populus spp.*) estão entre as outras espécies plantadas no país (Ibá, 2016).

Apesar do Brasil liderar o ranking global de produtividade florestal e de todo avanço desse setor, a produção de florestas plantadas não atende à demanda anual de madeira no Brasil, em consequência, as florestas naturais acabam sofrendo os impactos dessa necessidade (Amorim et al., 2012; Ibá, 2016). Com o intuito de protegê-las e suprir a crescente demanda, surge a necessidade de cultivar espécies de crescimento rápido, madeira nobre, e de alto valor no mercado interno e externo.

Neste contexto, encontra-se o cedro-australiano (*Toona ciliata* M. Roem. var. *australis* (F. Muell.) Bahadur), que, apesar da sua recente exploração no Brasil, tem-se mostrado uma espécie de alto valor agregado para o abastecimento de madeira, principalmente, para a indústria moveleira e construção civil (Nisgoski, 2011).

O cedro-australiano (*Toona ciliata* M. Roemer var. *australis*) pertencente à família Meliaceae é uma espécie exótica, originária das regiões tropicais da Austrália e tem sido plantado em algumas regiões brasileiras sujeitas a déficit hídrico e solos com baixa disponibilidade de nutrientes, como uma opção para substituição de madeira de espécies nativas, tendo em vista o seu rápido crescimento e qualidade da madeira. No entanto, para essa espécie alcançar produtividade máxima são necessários solos com boa disponibilidade de nutrientes e água, embora resista alguns meses de seca (Ares e Fownes, 2000; Heinrich e Banks, 2006; Spechte e Turner, 2006; Zangh et al., 2006; Nock et al., 2011; Dordel et al., 2011; Rubaiyat et al., 2013; Hong-ganget al., 2014). Nesse sentido, a espécie requer várias adaptações morfológicas e fisiológicas para o sucesso do seu plantio nessas regiões brasileiras. Por isso, torna-se importante compreender as respostas dos mecanismos de resistência de clones de cedro-australiano sob restrição hídrica e nutricional.

O déficit hídrico, permanente ou temporário, afeta o crescimento, desenvolvimento, teor de pigmentos, relações hídricas e atividade fotossintética da planta (Anjum et al., 2011). Sendo que o efeito da restrição hídrica sobre a maioria das culturas varia de acordo com sua duração, intensidade, período de ocorrência no ciclo da cultura, espécie de plantas e diferentes fatores de estresse que o acompanham, como a deficiência nutricional (Demirevska et al., 2009; Farooq et al., 2009; Anjum et al., 2011).

A deficiência hídrica ocorre quando a quantidade de água absorvida pela planta é menor que a quantidade de água transpirada, de forma que os tecidos da planta não ficam totalmente túrgidos. O potencial de água na folha (Ψ_w) diminui com o declínio da disponibilidade de água no solo, levando à perda da turgescência celular. Nessas condições as plantas apresentam vários mecanismos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos para mitigar os efeitos da restrição hídrica. Entre os mecanismos morfológicos estão, redução do tamanho da folha, senescência foliar prematura, redução da parte aérea e aumento do sistema radicular (Farooq et al., 2009; Du et al., 2010; Anjum et al., 2011). Uma das principais respostas fisiológicas das plantas à deficiência hídrica no solo é o fechamento parcial dos estômatos,

considerado como resposta fisiológica de adiamento da deficiência hídrica, e, com isto, ocorre a limitação da disponibilidade de CO₂ no interior do mesofilo, o que causa redução da taxa fotossintética líquida e conseqüente redução no crescimento. As plantas normalmente apresentam um decréscimo paralelo entre a fotossíntese e a condutância estomática à medida que a deficiência hídrica se torna mais severa. Logo, a taxa de transpiração também decresce como resultado do fechamento dos estômatos, o que faz aumentar a eficiência do uso da água, e é considerado um dos importantes mecanismos de defesa que as plantas possuem contra perdas exageradas de água em condições de déficit hídrico (Farooq et al., 2009; Warren et al., 2011; Anjum et al., 2011). Porém, neste evento, o fechamento dos estômatos pode levar ao aumento da susceptibilidade a danos do fotossistema II (PSII), geração de espécies reativas de oxigênio (ROS), o que induz ao estresse oxidativo, causando a redução da fotossíntese por limitações não estomáticas (Tezara et al., 2005). Quando este for o caso, a presença de antioxidantes não enzimáticos como os carotenóides são de extrema importância para manutenção da integridade das membranas, eliminação das ROS e aumento da tolerância das plantas ao déficit hídrico (Anjum et al., 2011).

A capacidade de tolerância a um fator de estresse é importante para o cultivo da espécie em ambientes diferentes do seu habitat natural, bem como para a manutenção da integridade do aparelho fotossintético, pois é esta integridade que caracteriza a resistência das plantas, uma vez que permite recuperação da fotossíntese após o período de estresse. No entanto, para que isso aconteça é preciso aclimação das plantas ao déficit hídrico, pois é o resultado de diferentes eventos, que levam a mudanças adaptativas no crescimento das plantas e dos processos físico-bioquímicos, tais como mudanças na estrutura da planta, taxa de crescimento, potencial osmótico e defesas antioxidantes (Duan et al., 2007).

A nutrição mineral é muito importante para o bom desenvolvimento de florestas plantadas no Brasil (Silva et al., 2014) principalmente nas regiões onde os solos são pobres e a precipitação é irregular, visto que, além da baixa disponibilidade de nutrientes nessas regiões, o déficit hídrico reduz a taxa de transpiração e como conseqüência resulta em menor absorção, translocação e metabolismo dos nutrientes, o que faz diminuir os teores dos mesmos nos tecidos das plantas cultivadas (Farooq et al., 2009).

Regiões áridas do Brasil e do mundo são geralmente conhecidas por sua baixa produtividade primária, devido a uma combinação de baixo abastecimento de

água e baixas concentrações de nutrientes no solo (Du et al., 2010). Como as necessidades de nutrientes e de água estão intimamente relacionadas, a aplicação de fertilizantes pode aumentar a eficiência das culturas na utilização de água disponível. Isso indica uma interação significativa entre o déficit hídrico e aquisição de nutrientes (Farooq et al., 2009). Estudos mostram resposta positiva das culturas à melhoria da fertilidade do solo sob condições de déficit hídrico. É evidente que a fertilização aumenta a disponibilidade de nutrientes em locais com déficit hídrico e, em seguida, pode alterar as propriedades do sistema, que pode ser uma maneira para estimular o crescimento das plantas, aumentar a taxa fotossintética, diminuir os danos nos aparatos fotossintéticos, melhorar a eficiência no uso da água e aumentar a tolerância ao déficit hídrico (Shangguan et al., 2000; Baligar et al., 2001; Garg, 2003; Saneoka et al., 2004; Singh et al., 2005; Dang et al., 2006; Wu et al., 2008a,b; Farooq et al., 2009; Hodgson et al., 2011). Assim, há de se indagar se a adubação em plantas de *T.ciliata* tem efeitos positivos sob déficit hídrico, se a combinação temporária das duas restrições, ou seja, de água e de nutrientes, terá efeitos deletérios nas plantas, ou apresentará efeito de tolerância cruzada. Nesse sentido, neste trabalho investigou-se os possíveis mecanismos morfológicos e fisiológicos responsáveis pela adaptação de clones jovens de cedro-australiano frente à restrição nutricional e, ou restrição hídrica com reidratação, e, ainda, entender se a adubação poderia mitigar os efeitos do déficit hídrico em mudas clonais submetidas à restrição hídrica em solos pobres em nutrientes.

REFERÊNCIAS

- Amorim, H.B., Francelino, M.R., Salamene, S., Pedreira, L.O.L., Assumpção Filho, L.I.D., Capitano, R.C., Moura, T.A., 2012. Estimativa da área ocupada por reflorestamentos no Estado do Rio de Janeiro. *Cerne*, 18 (1), 27-32.
- Anjum, S.A., Xie, X.Y., Wang, L.C., Saleem, M. F., Man, C., Lei, W., 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6 (9), 2026-2032.
- Ares, A., Fownes, J.H., 2000. Productivity, nutrient and water-use efficiency of *Eucalyptus saligna* and *Toona ciliata* in Hawaii. *Forest Ecology and Management*, 139 (1), 227-236.
- Baligar, V.C., Fageria, N.K., He, Z.L., 2001. Nutrient use efficiency in plants. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 32 (7-8), 921-950.
- Dang, T.H., Cai, G.X., Guo, S.L., Hao, M.D., Heng, L.K., 2006. Effects of nitrogen management on yield and water use efficiency of rainfed wheat and maize in northwest China. *Pedosphere*, 16 (4), 495-504.
- Demirevska, K., Z Asheva, D., Dimitrov, R., Simova-Stoilova, L., Stamenova, M., Feller, U., 2009. Drought stress effects on Rubisco in wheat: changes in the Rubisco large subunit. *Acta Physiologiae Plantarum*, 31 (6), 1129-1138.
- Dordel, J., Seely, B., Simard, S. W., 2011. Relationships between simulated water stress and mortality and growth rates in underplanted *Toona ciliata* Roem. in subtropical Argentinean plantations. *Ecological Modelling*, 222 (17), 3226-3235.
- Duan, B., Yang, Y., Lu, Y., Korpelainen, H., Berninger, F., Li, C., 2007. Interactions between water deficit, ABA, and provenances in *Picea asperata*. *Journal of Experimental Botany*, 58 (11), 3025-3036.
- Du, N., Guo, W., Zhang, X., Wang, R., 2010. Morphological and physiological responses of *Vitex negundo* L. var. *heterophylla* (Franch.) Rehd. to drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 32 (5), 839-848.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., Basra, S. M. A., 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In *Sustainable agriculture* (pp. 153-188). Springer Netherlands.
- Garg, B.K., 2003. Nutrient uptake and management under drought: nutrient-moisture interaction. *Curr Agric*, 27 (1/2), 1-8.
- Heinrich, I., Banks, J.C., 2006. Variation in phenology, growth, and wood anatomy of *Toona sinensis* and *Toona ciliata* in relation to different environmental conditions. *International Journal of Plant Sciences*, 167 (4), 831-841.
- Hodgson, J.G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Bogard, A., 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area?. *Annals of Botany*, mcr225.

Hong-gang, S., Jun, L., Ru-xiang, D., Jing-min, J., Song-feng, D., Yan-jie, L., 2014. Effects of water stress on seedling growth and biomass allocation of *Toona ciliata* Var. *pubescens*. Forest Research. 27 (3), 381-387. Doi: 1001-1498(2014) 03-0381-07 (Chinese language).

Indústria brasileira de árvores. Relatório Iba., 2016. Disponível em http://iba.org/images/shared/Biblioteca/IBA_RelatorioAnual2016_.pdf. Acesso em 07 de novembro de 2016.

Nisgoski, S., Trianoski, R., Muniz, G., Matos, J., Batista, F.R. R., 2011. Anatomia da madeira de *Toona ciliata* características das fibras para produção de papel. Floresta, 41 (4), 717-728.

Nock, C. A., Baker, P. J., Wanek, W., Leis, A., Grabner, M., Bunyavejchewin, S., Hietz, P., 2011. Long-term increases in intrinsic water-use efficiency do not lead to increased stem growth in a tropical monsoon forest in western Thailand. Global Change Biology, 17 (2), 1049-1063.

Specht, A., Turner, J., 2006. Foliar nutrient concentrations in mixed-species plantations of subtropical cabinet timber species and their potential as a management tool. Forest ecology and Management, 233(2), 324-337.

Rubaiyat, A., Hossain, M.L., Kristy, S.J., Uddin, M. K., 2013. Ship Breaking Yard Soil: Safe or Harm for Seedlings Growth. American Journal of Environmental Engineering, 3 (3), 121-129.

Saneoka, H., Moghaieb, R.E.A., Premachandra, G.S., Fujita, K., 2004. Nitrogen nutrition and water stress effects on cell membrane stability and leaf water relations in *Agrostis palustris* Huds. Environmental and Experimental Botany, 52 (2), 131-138.

Shangguan, Z., Shao, M., Dyckmans, J. 2000a. Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat. Journal of Plant Physiology, 156 (1), 46-51.

Silva, I., Ferreira, E., Pereira, I., Gonçalves, J., Silva, E., Veloso, R., Laia, M., 2014. Growth, Chlorophyll Content and Photosynthetic Capacity of *Eucalyptus* Clones Under Nutrition Omission. Australian Journal of Basic and Applied Sciences, 8 (10), 87-92.

Singh, S.P., Argali, K., Joshi, A., Chaudhry, S., 2005. Nitrogen resorption in leaves of tree and shrub seedlings in response to increasing soil fertility. Curr. Sci. 89 (2), 389-396.

Tezara, W., Marín, O., Rengifo, E., Martínez, D., Herrera, A., 2005. Photosynthesis and photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought. Photosynthetica, 43 (1), 37-45.

Vital, M. H., 2007. Impacto ambiental de florestas de eucalipto. Revista do BNDES, Rio de Janeiro, 14 (28), 235-276.

Warren, C. R., Aranda, I., Cano, F.J., 2011. Responses to water stress of gas exchange and metabolites in Eucalyptus and Acacia spp. *Plant, Cell and Environment*, 34 (10), 1609-1629.

Wu, F., Bao, W., Li, F., Wu, N., 2008a. Effects of drought stress and N supply on the growth, biomass partitioning and water-use efficiency of *Sophora davidii* seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, 63 (1), 248-255.

Wu, F., Bao, W., Li, F., Wu, N., 2008b. Effects of water stress and nitrogen supply on leaf gas exchange and fluorescence parameters of *Sophora davidii* seedlings. *Photosynthetica* 46 (1), 40-48.

Zhang, L., Lianhua, G. U. O., Tianzhen, D. U., 2006. The effects of shading and soil water content on photosynthesis of *Toona ciliata* var. *pubescens* seedlings. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 30 (5), 63.

CAPÍTULO 1

Efeitos da adubação e da restrição hídrica com reidratação sobre a taxa fotossintética, fluorescência da clorofila *a* e pigmentos em *Toona ciliata* M. Roem. var. *australis*

RESUMO

Déficit hídrico e baixa disponibilidade de nutrientes são os dois fatores que mais limitam a produção de cedro-australiano (*Toona ciliata* M. Roem. var. *australis*) no Brasil. Um experimento foi conduzido para avaliar o efeito de ciclos de restrição hídrica e da adubação em respostas fisiológicas em dois clones (BV1110 e BV1120) dessa espécie. O déficit hídrico foi imposto por 5 dias, seguido de reidratação por 15 dias, e mais 8 dias de restrição hídrica até o fim do experimento em mudas adubadas e não adubadas. O déficit hídrico induziu a redução do potencial hídrico foliar (Ψ_w) nos dois clones com ou sem adubação, levando à redução da taxa fotossintética (A), condutância estomática (g_s), taxa de transpiração (E), e aumento da eficiência instantânea do uso da água (EUA_i), que se recuperaram, atingindo valores semelhantes ao do controle durante o período de reidratação. Em plantas adubadas o déficit hídrico causou redução nas características de fluorescência de clorofila *a* (Chl *a*), eficiência da antena do fotossistema II (PSII) (F_v'/F_m'), eficiência quântica efetiva da conversão fotoquímica de energia no PSII (Φ_{PSII}), taxa aparente de transporte de elétrons (ETR), coeficientes de dissipação fotoquímico (qP) e fração de centros de reação abertos do PSII (qL) e um aumento de extinção não fotoquímica (NPQ), cujos valores se assemelham aos de controle com a reidratação. Na ausência da adubação o primeiro ciclo de déficit hídrico reduziu, mas não significativamente, os valores das características de fluorescência de Chl *a*, já no segundo de ciclo de déficit hídrico houve leve aumento em algumas das características de fluorescência de Chl *a*, porém somente foi observado efeito significativo na F_v'/F_m' . Após a reidratação, todas as características superaram os valores de controle, indicando plasticidade fisiológica nos dois clones em estudo. A eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m) não foi afetada pelo déficit hídrico, mas foi inferior em condição de ausência de adubação em comparação com o tratamento com adubação. Os pigmentos fotossintéticos, índice *SPAD* e carotenóides (*cart.*), foram significamente reduzidos pelo déficit hídrico ou pela interação restrição hídrica e nutricional,

evidenciando o efeito de tolerância cruzada nos clones de cedro-australiano. A recuperação parcial dos pigmentos foi observada após reidratação, com maiores valores nas plantas adubadas. Os resultados mostraram que a adubação pode melhorar a taxa fotossintética pelo aumento dos teores de pigmentos fotossintéticos e melhorar a eficiência fotossintética sob déficit hídrico, além de aliviar os fotodanos no PSII causadas por déficit hídrico nos clones de cedro-australiano. Em geral, o clone BV1110 apresentou melhor recuperação durante a reidratação, apresentando maior taxa fotossintética e melhores mecanismos de proteção e maior E_{UAI} que o clone BV1120, mostrando maior resiliência frente à restrição hídrica e nutricional. Como resultado desse estudo o clone BV1120 provavelmente poderia resistir ao déficit hídrico, mas foi classificado como menos resiliente ao déficit hídrico quando comparado ao clone BV1110.

Palavras chaves: Cedro-australiano; seca; Atividade do PSII; fotossíntese.

1. INTRODUÇÃO

Deficiências hídrica e nutricional, combinadas ou não, induzem modificações nos processos fisiológicos e morfológicos das plantas que podem contribuir para o aparecimento de algumas adaptações em locais com esse tipo de limitação (Shangguan et al., 2000 a,b; Wang et al., 2003; Saneoka et al., 2004; Souza et al., 2004; Wu et al., 2008a,b; Efeoğlu et al., 2009; Anjum et al., 2011). As respostas ao déficit hídrico são múltiplas e interligadas, sendo bem estabelecido que o mesmo prejudica numerosos processos metabólicos e fisiológicos nas plantas e tem impacto direto sobre os aparatos fotossintéticos, especialmente por perturbar os principais componentes da fotossíntese, incluindo o transporte de elétrons (Farooq et al., 2009; Anjum et al., 2011). Há um consenso que uma das primeiras respostas ao déficit hídrico nas plantas é o fechamento dos estômatos. Estômatos fechados limitam a transpiração excessiva das plantas, mas também limitam a absorção de CO₂, sendo a principal causa da redução da atividade fotossintética na maioria das plantas em condições de déficit hídrico (Chaves e Oliveira, 2004; Flexas et al., 2004, 2006; Ennahli e Earl, 2005; Grassi e Magnani, 2005; Li et al., 2006; Nayyar e Gupta, 2006; Yang et al., 2006; Farooq et al., 2009).

A absorção de nutrientes pelas plantas também é reduzida em condições de déficit hídrico devido à transpiração reduzida, e, com isso, há redução na absorção,

translocação, metabolismo e na eficiência de utilização dos mesmos nas plantas (Garg, 2003; Jaleel et al., 2008; Farooq et al., 2008, 2009; Anjum et al., 2011).

Diversos estudos relatam a existência de uma correlação significativa e positiva entre a capacidade fotossintética e o teor de nitrogênio (N) foliar, o que sugere que a maior parte do N é utilizado para a síntese de componentes no aparelho fotossintético e que há relação entre as respostas fotossintéticas das plantas e a disponibilidade de nutrientes (Shangguan et al., 2000b; DaMatta et al., 2002; Saneoka et al., 2004; Makoto e Koike, 2007; Wu et al., 2008b). A disponibilidade de nutrientes pode tanto aumentar a condutância estomática (Livingston et al., 1999) como diminuir (Lima et al., 1999) ou até mesmo não influenciar nas trocas gasosas (Chen et al., 2005). Em alguns estudos fica evidente a resposta positiva das culturas à melhoria da disponibilidade de nutrientes em condições de restrição hídrica e nutricional, uma vez que, a adubação pode melhorar a capacidade fotossintética ou o controle estomático das plantas sob déficit hídrico (Shangguan et al., 2000a,b; Garg, 2003, Saneoka et al., 2004; Wu et al., 2008a,b; Farooq et al., 2009).

A redução da atividade fotossintética sob déficit hídrico pode ser atribuída tanto às limitações estomáticas, como o fechamento dos estômatos, e não-estomática, como mudanças nos pigmentos fotossintéticos, redução da atividade e concentração da enzima Ribulose 1-5 bifosfato carboxilase oxigenase (Rubisco) e redução da eficiência fotoquímica de FSII (Yordanov et al., 2003; Reddy et al., 2004; Zlatev e Yordanov, 2004; Grassi e Magnani, 2005; Tezara et al., 2005; Jaleel et al., 2009; Farooq et al., 2009). Essa redução da eficiência fotoquímica do fotossistema II (FSII) pode ocorrer devido às limitações na absorção do CO₂ imposta pelo fechamento dos estômatos, o que promove um desequilíbrio entre a atividade fotoquímica do FSII e o requisito de elétrons pelo ciclo de Calvin, o que conduz a um excesso de energia de excitação absorvida e subsequentes danos fotoinibitórios ao centro de reação do FSII (Foyer e Noctor, 2000; Baker e Rosenqvist, 2004; Hura et al., 2007). Assim, a limitação da fotossíntese sob déficit hídrico através de insuficiência metabólica é um fenômeno mais complexo do que limitação estomática (Reddy et al., 2004). Logo, as medições das trocas gasosas sozinhas não podem mostrar completamente os efeitos do estresse abiótico nesses processos. A este respeito a técnica de fluorescência de clorofila *a* (Chl *a*) tem sido amplamente utilizada para detectar os danos impostos pelo déficit hídrico sobre a fotossíntese (Tezara et al., 2005; Du et al., 2010; Murchie e Lawson, 2013). Esses danos podem levar à formação de espécies reativas de

oxigênio (ROS) e aumentar a susceptibilidade a danos oxidativos das proteínas, lipídios e outros componentes celulares e depois a fotoinibição (Reddy et al., 2004; Hakala et al., 2005; Nishiyama et al., 2006; Farooq et al., 2009). No entanto, há plantas que apresentam diversos mecanismos de proteção a fim de impedir o efeito prejudicial de ROS, seja por um aumento da dissipação da energia de excitação, através do coeficiente não fotoquímico (*NQP*) ou pela produção de pigmentos de proteção (carotenóides e antocianina) (Sherwin e Farrant, 1998; Gould et al., 2002; Pietrini et al., 2002). Esses mecanismos são caracterizados por diminuições paralelas da taxa fotossintética (*A*), da eficiência quântica efetiva da conversão fotoquímica de energia no PSII (Φ_{PS2}) e são acompanhados pelo declínio na eficiência quântica máxima do PSII (*Fv/Fm*), associada com a perda de atividade do PSII (Tezara et al., 2005). Alguns nutrientes podem aliviar esses efeitos no aparato fotossintético, aliviar a fotoinibição e aumentar a atividade fotossintética das plantas em condições de restrição hídrica e nutricional (Shangguan et al., 2000a; Shaw et al., 2002; Wu et al., 2008b).

O déficit hídrico pode levar à redução do crescimento, do teor de pigmentos, da atividade fotossintética e a mudanças nas relações hídricas, no ajuste osmótico e nos parâmetros de fluorescência (Shangguan et al., 2000a; Lima et al., 2002; Colom e Vazzana, 2003; Souza et al., 2004; Zlatev e Yordanov, 2004; Li et al., 2006; Yang et al., 2006; Wu et al., 2008a,b; Farooq et al., 2009; Anjum et al., 2011). No entanto, a suscetibilidade das plantas ao déficit hídrico varia com ambiente, intensidade e duração do estresse, níveis de adubação, tipo de espécie e dos estádios de desenvolvimento (Chaves et al., 2003; Demirevska et al., 2009).

O cedro-australiano (*Toona ciliata*), uma espécie florestal tropical e subtropical, pertencente à família Meliaceae, é naturalmente distribuída do leste do Paquistão e da Índia, pelo sudeste da Ásia e sul da China e através da Ilha de Hainan para as Filipinas e leste da Austrália (Heinrich e Banks, 2006; Dordel et al., 2010; Hong-gang et al., 2014). No Brasil, esta espécie tem se mostrado promissora por apresentar um crescimento rápido e alta produtividade (Morreti et al., 2015). No entanto, a *T. ciliata* é sensível as deficiências hídrica e nutricional (Ares e Fownes, 2000; Heinrich e Banks, 2006; Specht e Turner, 2006; Zangh et al., 2006; Nock et al., 2011; Dordel et al., 2010,2011; Rubaiyat et al., 2013; Hong-gang et al., 2014), mas com capacidade de se adaptar à seca por alguns meses (Heinrich e Banks, 2006). A baixa disponibilidade de nutrientes e o déficit hídrico estão entre os fatores que

mais têm limitado a produção das culturas em regiões tropicais do mundo, inclusive do Brasil. Neste sentido, a fertilização poderia aumentar a disponibilidade de nutrientes no solo, aliviar a fotoinibição, aumentar a eficiência fotossintética e, o crescimento da planta e, assim, contribuir para a adaptação da *T. ciliata* ao déficit hídrico. Porém, ainda não existem estudos que foram conduzidos no sentido de avaliar os efeitos simultâneos da adubação e déficit hídrico nessa espécie, principalmente os relacionados à eficiência fotoquímica do PSII e à resposta fisiológica durante o déficit hídrico e período posterior de recuperação.

Este estudo foi conduzido para caracterizar as respostas da fotossíntese ao déficit hídrico em plantas de dois clones de *T. ciliata* submetidas ou não à adubação. A hipótese subjacente é que a fotossíntese em plantas de *T. ciliata* submetidas à restrição hídrica pode ser melhorada com a adubação.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Material vegetal e condições experimentais

O experimento foi conduzido em casa de vegetação do Departamento de Solos da Universidade Federal de Viçosa - MG. Dois clones de cedro-australiano (*Toona ciliata* M. Roem var. *australis*), BV1110 e BV1120, provenientes do Viveiro Bela Vista Florestal (Campo Belo-MG) foram selecionados para o estudo. A escolha do material genético foi feita com base em plantios com características de maior, clone BV1110, ou menor (clone BV1120), produtividade, crescimento e tolerância ao déficit hídrico (informação do Viveiro Bela Vista Florestal). 96 mudas, 48 de cada clone foram inicialmente propagadas por ministaquia em tubetes e cultivadas durante 60 dias. Em seguida, duas mudas de cada clone de altura uniforme foram escolhidas e transferidas para vaso de polietileno contendo 7 dm³ de um Latossolo Vermelho-Amarelo de textura Argilosa, cuja capacidade de campo de 29,8 % (umidade gravimétrica), pH 5,7, matéria orgânica de 1,5 dag kg⁻¹, 1,4 mg dm⁻³ de P, 13,0 mg dm⁻³ de K, e 2,5 mg dm⁻³ de S.

O solo foi previamente corrigido com carbonato de cálcio e magnésio p.a. na relação molar de 3:1, visando atingir 60 % da saturação por bases. As plantas foram cultivadas por 90 dias em condições bem regadas, com água deionizada, para a aclimação das mesmas. Nesse período as plantas receberam 50 mL de uma solução NPK (20-05-20) por vaso, contendo 14,3 mg dm⁻³ de N e K e 3,7 mg dm⁻³ de P₂O₅, e duas adubações foliares com bórax a 0,1%, visando corrigir clorose generalizada e

deficiência de boro nas plantas, respectivamente. As mudas foram cultivadas em casa de vegetação com temperatura média de 30 a 35 °C.

Após 90 dias, os clones foram divididos aleatoriamente em dois grupos: 24 vasos, 12 de cada clone, foram adubados com o equivalente a 100,4 mg dm⁻³ de N; 222,6 mg dm⁻³ de P; 169,4 mg dm⁻³ de K e 26,2 mg dm⁻³ de S, na forma sólida. Essa adubação foi aplicada em cinco covetas laterais às mudas, na profundidade de 5 cm, em cada vaso, utilizando-se NH₄H₂PO₄ e K₂SO₄ p.a. Nessa mesma época, foram fornecidos 10 mL de solução/vaso, visando fornecer 1,0 mg dm⁻³ de B; 1,3 mg dm⁻³ de Cu e 4,0 mg dm⁻³ de Zn, utilizando-se como fontes os sais p.a. H₃BO₃; ZnSO₄, CuSO₄. Nos outros 24 vasos não foi realizada nenhum tipo de adubação, exceto na fase de aclimação. Após oito dias da adubação, a restrição hídrica foi imposta por cinco dias, seguido de reidratação por 15 dias e mais oito dias de déficit hídrico, formando dois ciclos de restrições em mudas com e sem adubação. As medições de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a* foram feitas com cinco dias do primeiro déficit hídrico, com 15 dias após início da reidratação e com cinco dias após o segundo déficit hídrico. Para cada tratamento, plantas irrigadas foram utilizadas como controle. As plantas foram acompanhadas por mais três dias (dados não mostrados) totalizando oito dias de restrição hídrica, até o fim do experimento, quando o potencial hídrico da folha chegou a -3,4 MPa (dados não mostrados) e as folhas foram coletadas para análise de pigmentos fotossintéticos. Para controlar a irrigação, os vasos foram pesados diariamente durante o experimento. Tendo-se considerado cada unidade experimental um vaso com duas plantas.

2.2. Potencial hídrico foliar

O potencial hídrico foliar (Ψ_w) foi medido em um folíolo de uma folha tipo diagnóstico em cada unidade experimental, antes do amanhecer (4:30 horas), usando uma câmara Scholander tipo de pressão 1000 (PMS Instrument Company, EUA) segundo a metodologia de Scholander et al. (1965).

2.3. Medições das trocas gasosas

As medições das trocas gasosas, fotossíntese líquida (*A*), condutância estomática (*g_s*) e taxa de transpiração (*E*) foram realizadas utilizando um analisador de gás por infravermelho (IRGA; modelo LI-6400xt, LI-COR Biosciences Inc., Lincon, Nebraska, USA), em um folíolo de uma folha jovem completamente

expandida de cada unidade experimental. As medições foram feitas sob as seguintes especificações: a radiação fotossinteticamente ativa (*PAR*) constante ($1000 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ de fótons), concentração atmosférica de CO_2 (*Ca*) ($\sim 390 \mu\text{mol mol}^{-1}$), temperatura da câmara da folha (25 a 30 °C) entre 8:00 às 11:00 horas. A eficiência instantânea do uso da água (*EUA_i*) foi estimada pela relação *A/E*.

2.4. Medições de fluorescência da clorofila *a*

As medições da fluorescência da clorofila *a* foram realizadas utilizando o aparelho IRGA (LI-6400xt, LI-COR), com fluorômetro acoplado, no mesmo folíolo no qual foram realizadas as medições das trocas gasosas. As medições foram realizadas inicialmente no escuro (3:30 horas) para obtenção da fluorescência inicial (*F₀*) e fluorescência máxima (*F_m*) das folhas adaptadas no escuro. A fluorescência antes do pulso de saturação (*F*) e fluorescência máxima (*F_m'*) foram obtidas sequencialmente em amostras com a aplicação de iluminação actínica e pulso de luz actínica saturante. A partir desses parâmetros, foi possível calcular a fluorescência mínima do tecido vegetal iluminado, $F_0' = F_0 / [(F_m - F_0 / F_m) + (F_0 / F_m')]$ (Oxborough; Baker, 1997); a eficiência quântica máxima do fotossistema II (FSII), $F_v / F_m = (F_m - F_0) / F_m$ (Genty et al., 1989); a eficiência da antena do PSII, $F_v' / F_m' = (F_m' - F_0') / F_m'$; e a eficiência quântica efetiva da conversão fotoquímica de energia no PSII, $\Phi_{PSII} = (F_m' - F) / F_m'$. Os coeficientes de dissipação fotoquímico (*qP*) e não fotoquímicos (*NPQ*) foram estimados pelas seguintes fórmulas, respectivamente: $qP = (F_m' - F) / (F_m' - F_0')$ e $NPQ = (F_m - F_m') / (F_m')$. A fração de centros de reação abertos do FSII, $qL = (F_m' - F) / (F_m' - F_0') * (F_0' / F)$ foi calculada utilizando o modelo *lake*, de acordo com (Kramer et al., 2004). A taxa aparente de transporte de elétrons foi calculada por: $ETR = \Phi_{PSII} \times PAR \times 0,84 \times 0,5$ (Bilger e Björkman, 1990), em que 0,5 é o valor correspondente a fração de energia de excitação distribuída para o FSII (Laisk e Loreto, 1996); e 0,84 o valor correspondente a fração de luz incidente que é absorvida pelas folhas (Ehleringer, 1981).

2.5. Determinação do teor de pigmentos e SPAD

Os pigmentos fotossintéticos (clorofilas e carotenóides) foram extraídos no escuro e a quente, utilizando dimetilsulfóxido (DMSO) saturado com CaCO_3 , segundo o método proposto por Wellburn (1994). A absorvância dos extratos foi medida a 480, 694,1 e 665,1 nm, utilizando um espectrofotômetro de absorção

molecular (Thermo Scientific Evolução 60). O teor de clorofila (*a* e *b*) e carotenóides total (xantofilas e carotenos) foi expresso como mg cm⁻² e calculado de acordo com as equações:

Clorofila *a* (*Chl a*): $12,47 * A_{665,1} - 3,62 * A_{649,1}$

Clorofila *b* (*Chl b*): $25,06 * A_{649,1} - 6,5 * A_{665,1}$

Carotenoides totais: $(1000 * A_{480} - 1,29 * Chl a - 53,78 * Chl b) / 220$.

O teor de clorofila total foi obtido por um clorofilômetro portátil, modelo SPAD - 502 (Konica Minota). As medições foram feitas em seis folíolos de uma folha tipo diagnóstico, para cada unidade experimental, calculando as médias destas leituras. O teor de clorofila pelo SPAD foi expresso em unidades.

2.6. Análise de dados

O experimento foi realizado em delineamento em bloco inteiramente ao acaso com seis repetições. Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) para determinar diferenças entre os tratamentos para cada uma das variáveis de trocas gasosas, florescência de clorofila *a* e potencial hídrico foliar. Quando foram encontradas diferenças significativas foi utilizado o teste de Tukey, a nível de 5 % para comparações das médias. Os dados de pigmentos fotossintéticos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) para detectar diferenças entre os clones e entre os tratamentos com regimes de água e adubação. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa Statistica 13.

3. RESULTADOS

3.1. Relações hídricas e trocas gasosas

A imposição da restrição hídrica reduziu ($p < 0,05$) o potencial hídrico foliar (ψ_h) das plantas de cedro-australiano comparado ao tratamento controle em condições adubadas e sem adubação (Tabela 1). A adubação não influenciou de forma clara o ψ_h no primeiro ciclo de déficit hídrico, mas no segundo ela causou aumento no ψ_h (Tabela 1). No entanto, o déficit hídrico e a ausência da adubação reduziram a taxa fotossintética (*A*), a transpiração (*E*) e a condutância estomática (*gs*), nos dois clones de *T. ciliata* (Tabela 1). Em geral, sob condições bem irrigadas (controle) as plantas adubadas apresentaram maiores valores que as sem adubação.

Como a desidratação é geralmente reversível, o ψ_h aumentou na fase de reidratação, aumentando também os valores de troca gasosa nos dois clones,

igualando estatisticamente ao tratamento controle nas condições adubadas e sem adubação (Tabela 1). A eficiência instantânea do uso da água (EUA_i) aumentou no primeiro ciclo de restrição hídrica, reduziu no período de reidratação, porém, o segundo ciclo de déficit hídrico não foi suficiente para aumentar a EUA_i novamente. Em geral o clone BV110 foi mais afetado pelo déficit hídrico, mas após a reidratação todos os valores das características avaliadas foram superiores aos do clone BV1120, indicando que o clone BV110 tem maior resiliência frente às restrições hídricas e nutricionais, inclusive com maior EUA_i (Tabela 1).

Tabela 1
Potencial hídrico foliar (Ψ_w), taxa fotossintética (A), condutância estomática (gs), taxa de transpiração (E), eficiência instantânea do uso da água (EUA_i) de clones de *Toona ciliata* var. *australis* (BV1110 e BV1120) com e sem adubação expostos ao déficit hídrico e reidratação ao longo de 25 dias.

Tratamentos	Com adubação					Sem adubação				
	Ψ_w (-MPa)	A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	gs ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	EUA_i ($\mu\text{mo mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Ψ_w (-MPa)	A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	gs ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	EUA_i ($\mu\text{mo mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
BV1110										
0 dias	-0,60 ab	6,40 c	50,24 cd	1,39 bc	4,79 b	-0,60 ab	5,77 bc	26,24 bc	1,14 c	5,12 b
5 dias controle	-0,80 b	7,15 c	69,59 c	1,98 b	3,68 b	-0,54 ab	3,83 c	37,20 b	1,04 c	3,76 bc
5 dias DH	-2,22 d	1,63 d	6,03 d	0,18 d	8,93 a	-2,39 c	1,52 d	5,17 c	0,17 d	9,27 a
20 dias controle	-0,54 a	17,64 b	134,05 b	4,98 a	3,56 b	-0,44 a	6,37 b	42,87 b	1,82 bc	3,60 bc
5 dias DH + 15 dias de recup	-0,40 a	16,52 b	131,82 b	4,32 a	4,33 b	-0,36 a	6,51 b	37,36 b	1,39 c	5,75 b
25 dias controle	-0,41 a	21,49 a	224,32 a	4,37 a	4,94 b	-0,47 a	7,58 ab	132,41 a	3,12 a	2,53 c
5 dias DH + 15 dias de recup + 5 dias DH	-1,53 c	4,84 c	25,46 cd	0,93 cd	6,11 b	-0,78 b	9,35 a	115,17 a	2,26 b	4,18 bc
BV1120										
0 dias	-0,61 a	6,02 c	35,55 bc	1,15 c	5,63 bc	-0,54 ab	5,74 a	29,74 cd	0,97 b	5,78 ab
5 dias controle	-0,57 a	6,56 c	52,32 bc	1,28 c	5,29 bcd	-0,64 b	3,37 b	17,44 cd	0,98 b	4,05 b
5 dias DH	-1,93 c	2,23 d	9,15 c	0,31 d	7,49 ab	-1,77 d	1,85 b	8,77 d	0,24 c	8,62 a
20 dias controle	-0,52 a	18,31 a	145,95 a	5,03 a	3,86 cd	-0,39 ab	5,97 a	34,29 c	1,30 ab	4,93 b
5 dias DH + 15 dias de recup	-0,41 a	17,73 a	141,50 a	5,34 a	3,34 d	-0,35 a	6,05a	25,48 cd	1,26 ab	6,07 ab
25 dias controle	-0,47 a	21,03 a	185,89 a	3,46 b	6,12 ab	-0,38 a	5,48 a	65,51 b	1,52 ab	3,77 b
5 dias DH + 15 dias de recup + 5 dias DH	-1,16 b	11,63 b	66,65 b	1,40 c	8,29 a	-1,08c	6,80 a	102,57 a	1,76 a	4,35 b

DH, déficit hídrico; Recup, recuperação. Cada valor representa a média de seis repetições (n = 6). Médias seguidas pelas mesmas letras, dentro da coluna em cada clone, não são significativamente diferentes pelo teste de Tukey a $p < 0,05$.

3.2. Fluorescência da clorofila *a*

A ausência da adubação reduziu os valores de fluorescência de *chl a*, independente do regime hídrico, nos dois clones de *T. ciliata*, mas o *NQP* teve seus valores aumentados, indicando a dissipação do excesso de energia na forma de calor (Tabela 2). Sob condições de déficit hídrico, as plantas com ou sem adubação, não houve mudança significativa ($p < 0,05$) na eficiência quântica máxima do PSII (Fv/Fm). Os valores de Fv/Fm foram superiores a 0,75, que é considerado como referencial para limitação. Portanto, essa característica não foi sensível ao déficit hídrico, mas reduziu na ausência da adubação, quando comparado com as plantas adubadas (Tabela 2).

Nas plantas com a adubação, o déficit hídrico causou uma queda na taxa aparente de transporte de elétrons (*ETR*), que está associada à queda nos valores da fração de centros de reações abertos do PSII (qL). A redução da eficiência quântica do PSII (Φ_{PSII}) foi resultado da redução da eficiência da antena do PSII (Fv'/Fm'). Uma redução significativa no coeficiente de extinção fotoquímica (qP) também foi observada nos dois clones. Por outro lado, o coeficiente de extinção não fotoquímica (*NPQ*) teve seus valores aumentados, refletindo a dissipação de energia não fotoquímica. Todas essas características retornaram aos valores de controle com a reidratação. Na ausência da adubação, o primeiro ciclo de déficit hídrico reduziu, mas não significamente, os valores de fluorescência de *Chl a*, já o segundo ciclo de déficit hídrico causou leve aumento na maioria das características de fluorescência de *Chl a*, porém somente foi observado efeito significativo para Fv'/Fm' no segundo ciclo de restrição hídrica. Após a reidratação, todas as características superaram os valores de controle (plantas sem déficit hídrico e sem adubação), indicando maior resiliência obtida com o efeito de estresse cruzado (restrição hídrica e nutricional) (Tabela 2). Em geral, o clone BV1110 apresentou melhor recuperação dos valores de todas as características de fluorescência da *chl a* avaliados, indicando maior resiliência frente às restrições hídricas e nutricionais que o clone BV1120 (Tabela 2).

Tabela 2

Características de fluorescência da clorofila *a* de clones de *Toona ciliata* var. *australis* (BV1110 e BV1120) com e sem adubação expostos ao déficit hídrico e reidratação ao longo de 25 dias.

Tratamentos	Com adubação							Sem adubação						
	Fv/ Fm	Fv'/ Fm'	ETR	Φ PSII	qP	NQP	qL	Fv/ Fm	Fv'/ Fm'	ETR	Φ PSII	qP	NQP	qL
BV1110														
0 dias	0,82 b	0,20 b	35,35 cd	0,10 bc	0,20 c	4,73 a	0,11 ab	0,76 b	0,15 bc	28,60 c	0,06 ab	0,17 ab	3,28 d	0,11 ab
5 dias controle	0,89 ab	0,26 b	54,50 c	0,14 bc	0,22 c	4,80 a	0,11ab	0,81 ab	0,19 bc	29,25 c	0,07 ab	0,11 bc	5,90 bc	0,05 cd
5 dias DH	0,91 a	0,17 b	18,68 d	0,05 c	0,07 d	4,13 ab	0,02 c	0,89 ab	0,12 c	12,37 d	0,03 b	0,06 c	5,83 bc	0,02 d
20 dias controle	0,95 a	0,44 a	140,21 a	0,30 a	0,36 ab	2,54 cd	0,09 b	0,87 ab	0,14 bc	30,56 c	0,08 ab	0,13 bc	7,55 ab	0,07 abcd
5 dias DH + 15 dias de recup	0,92 a	0,44 a	132,24 a	0,32 a	0,46 a	2,89 bc	0,14 a	0,90 a	0,21 b	38,41 bc	0,13 a	0,21 a	8,65 a	0,11 a
25 dias controle	0,94 a	0,47 a	132,80 a	0,31 a	0,43 a	1,38 d	0,09 b	0,90 a	0,21 b	50,43 ab	0,10 ab	0,17 ab	4,26 cd	0,09 abc
5 dias DH + 15 dias de recup + 5 dias DH	0,93a	0,30 b	81,96 b	0,18 b	0,26 bc	2,71 c	0,07 b	0,91 a	0,31 a	58,95 a	0,15 a	0,22 a	3,81 cd	0,06 bcd
BV1120														
0 dias	0,80 b	0,20 d	35,67 cd	0,08 d	0,21 b	5,18 a	0,12 a	0,77 b	0,18 b	24,46 bc	0,06 a	0,17 ab	4,53 b	0,10 a
5 dias controle	0,85 ab	0,27 d	52,31 c	0,14 cd	0,24 b	2,84 b	0,12 a	0,87 ab	0,17 b	23,33 bc	0,05 a	0,10 c	5,65 ab	0,05 b
5 dias DH	0,85 ab	0,21 d	25,05 d	0,06 d	0,13 c	5,29 a	0,07 bc	0,90 a	0,17 b	19,30 c	0,05 a	0,08 c	6,35 ab	0,04 b
20 dias controle	0,94 a	0,53 ab	165,08 a	0,40 a	0,47 a	2,25 bc	0,12 a	0,88 a	0,14 b	30,39 ab	0,07 a	0,12 bc	6,82 a	0,08 ab
5 dias DH + 15 dias de recup	0,95 a	0,47 bc	149,94 a	0,34 ab	0,44 a	2,29 bc	0,11 ab	0,93 a	0,18 b	32,26 ab	0,09 a	0,15 ab	6,96 a	0,08 ab
25 dias controle	0,89 ab	0,56 a	150,38 a	0,33 ab	0,41 a	1,53 c	0,11 ab	0,89 a	0,16 b	39,54 a	0,08 a	0,18 a	4,66 b	0,11 a
5 dias DH + 15 dias de recup + 5 dias DH	0,95 a	0,44 c	96,65 b	0,25 bc	0,28 b	2,15 bc	0,05 c	0,88 a	0,27 a	37,49 a	0,09 a	0,16 ab	5,27 ab	0,09 a

Fv/Fm, eficiência quântica máxima do PSII; Fv' / Fm', eficiência da antena do PSII; Φ PSII, eficiência quântica efetiva da conversão fotoquímica de energia no PSII; ETR, taxa aparente de transporte de elétrons; qP, coeficiente de extinção fotoquímica; NPQ, coeficiente de extinção não fotoquímica; qL, fração de centros de reação abertos do PSII; DH, déficit hídrico; Recup, recuperação. Cada valor representa a média de seis repetições (n = 6). Médias seguidas pelas mesmas letras, dentro da coluna em cada clone, não são significativamente diferentes pelo teste de Tukey a p<0,05.

3.3. Análises de pigmentos fotossintéticos

No final do experimento foi constatado que os teores de clorofila (a , b , $a + b$), *SPAD*, carotenóides (*cart.*) e as relações *Chl a/b*, *Chl a+b/cart.* foram influenciados ($p < 0,05$) pela adubação. No entanto, não sofreram efeito ($p < 0,05$) do clone (Tabela 3). Dos pigmentos fotossintéticos avaliados apenas clorofila a , $a + b$ e carotenóides foram influenciados ($p < 0,05$) pelo déficit hídrico. A interação clone x déficit hídrico e a interação tripla clone x déficit hídrico x adubação teve efeito ($p < 0,05$) sobre clorofila a e $a + b$. A combinação restrição hídrica e nutricional teve efeito ($p < 0,05$) sobre clorofila a , b , $a + b$ e *Chl a+b/cart.* (Tabela 3).

Por outro lado, os três fatores em estudo, clone, déficit hídrico e adubação influenciaram ($p < 0,01$) os valores de *SPAD*. Porém, apenas a interação clone x adubação teve efeito ($p < 0,01$) sobre esse parâmetro (Tabela 3). Pela relação *Chl a+b/cart.*, é possível observar que nas plantas adubadas tem mais clorofila a que carotenóides. Em geral a restrição nutricional afetou mais os teores dos pigmentos das plantas de cedro-australiano que a restrição conjunta (restrição hídrica e nutricional) indicando a presença de tolerância cruzada. O clone BV1110 apresentou maiores teores de pigmentos fotossintéticos quando comparado com o clone BV1120 (Tabela 3).

Tabela 3

Teores dos pigmentos fotossintéticos clorofila *a* (*chl a*), clorofila *b* (*chl b*) e carotenóides (*cart.*), relação da *chl a/b* e *chl a+b/cart.* e clorofila total (SPAD) em folíolos de clones de *Toona ciliata* var. *australis* (BV1110 e BV1120) expostas ao déficit nutricional e hídrico com reidratação no final do experimento

Tratamentos	Chl a (mg cm ⁻²)	Chl b (mg cm ⁻²)	Cart. (mg cm ⁻²)	Chl a+b (mg cm ⁻²)	Chl a/b	Chl a+b/cart.	SPAD Unidades
BV1110							
25 dias controle (com adubação)	46,10 ± 0,83	7,44 ± 3,37	9,63 ± 0,71	63,54 ± 3,66	3,51 ± 1,04	6,77 ± 0,66	54,23 ± 0,58
25 dias controle (sem adubação)	17,39 ± 0,87	7,62 ± 0,55	6,73 ± 0,20	25,01 ± 1,34	2,31 ± 0,10	3,72 ± 0,18	41,73 ± 1,44
5 dias DH + 15 dias de recup + 8 dias DH (com adubação)	26,45 ± 1,39	7,88 ± 0,55	6,43 ± 0,64	34,33 ± 1,87	3,40 ± 0,17	5,54 ± 0,47	48,87 ± 0,74
5 dias DH + 15 dias de recup + 8 dias DH (sem adubação)	19,30 ± 1,10	8,47 ± 0,89	6,58 ± 0,21	27,77 ± 1,45	2,41 ± 0,28	4,22 ± 0,17	37,72 ± 1,60
BV1120							
25 dias controle (com adubação)	38,63 ± 1,10	3,79 ± 1,60	9,00 ± 0,73	52,41 ± 2,04	2,97 ± 0,31	6,57 ± 0,55	51,80 ± 0,99
25 dias controle (sem adubação)	16,91 ± 2,01	6,60 ± 1,26	5,42 ± 0,48	23,51 ± 3,01	2,73 ± 0,25	4,31 ± 0,39	34,95 ± 0,89
5 dias DH + 15 dias de recup + 8 dias DH (com adubação)	34,13 ± 1,92	9,97 ± 1,83	8,28 ± 0,40	44,10 ± 3,44	4,14 ± 0,97	5,30 ± 0,21	47,30 ± 0,70
5 dias DH + 15 dias de recup + 8 dias DH (sem adubação)	19,75 ± 0,78	10,50 ± 1,63	5,37 ± 0,80	30,25 ± 1,64	2,13 ± 0,33	7,04 ± 1,99	32,44 ± 1,05
Anova							
C	0,00	0,01	1,51	0,00	0,05	1,69	27,48 **
DH	23,81 **	2,94	4,13 *	14,80 **	0,13	0,10	28,61 **
Ad	327,70 **	9,98 **	26,18 **	145,40 **	8,51 **	4,56 *	326,39 **
C * DH	16,38 **	3,05	4,06	11,65	0,15	0,91	0,60
C *ad	0,00	0,26	3,28	0,10	0,00	2,85	6,93
DH * ad	52,92 **	12,95 **	3,22	41,66 **	1,05	6,29 *	1,19
C*DH*ad	12,81 **	0,29	3,53	5,40 *	1,72	0,98	0,04

C, clone; DH, déficit hídrico; Ad, adubação; Recup, recuperação. Cada valor representa a média de seis repetições (n = 6) e os seus respectivos erros padrão (± SE). *p < 0,05; ** p < 0,01

4. DISCUSSÃO

4.1. Potencial hídrico foliar e trocas gasosas

Em geral, as plantas adubadas apresentaram ψ_h menores (Tabela 1). A adubação ao contribuir para aumento do número de folhas e área foliar (capítulo 2) permite maior perda de água por transpiração sob condições de restrição hídrica, o que conduziu a valores de ψ_h mais negativos. Esse resultado corrobora com os estudos de Shangguan et al. (2000a) que concluíram que o aumento da adubação reduziu (mais negativo) o ψ_h das plantas de trigo em condições de déficit hídrico. Saneoka et al. (2004) sugerem que a adubação diminui o ψ_h das plantas sob déficit hídrico, mas promove melhor ajuste osmótico e mantém maior turgor das células em baixo ψ_h , o que contribui para reduzir os danos na célula em plantas com estresse, sugerindo que a adubação pode contribuir para a tolerância à seca.

Os valores de ψ_h observados neste trabalho (Tabela 1), em geral, são menores do que os relatados, por Ngugi et al. (2004), Gindaba et al. (2004) e Graciano et al. (2006) para diferentes espécies de eucalipto. Teixeira (2012) observou que mudas clonais de *Eucalyptus urograndis* apresentou valor médio de -3,7 MPa no 10º dia sob déficit hídrico. Saneoka et al. (2004) em *Agrostis palustris* observaram -1,24 MPa com 30 dias, e Liberato et al. (2006) em *Minuartia guianensis*, -3,2 MPa aos 31 dias sob restrição hídrica. Enquanto o cedro-australiano chegou a -2,39 MPa com cinco dias (Tabela 1) e -3,4 MPa com apenas oito dias de restrição hídrica (dados não mostrados), indicando que o cedro-australiano é mais susceptível ao déficit hídrico do que essas culturas.

Como esperado, a condutância estomática (g_s), a transpiração (E) e a taxa fotossintética (A) das plantas de *T. ciliata* apresentaram fortes reduções sob restrição hídrica e nutricional (Tabela 1), o que está de acordo com estudos anteriores para *T. ciliata* var. *pubescens* (Zhang et al., 2006) e outras espécies (Shangguan et al., 2000a,b; DaMatta et al., 2002; Flexas et al., 2006; Makoto e Koike, 2007; Wu et al., 2008b). No entanto, verificou-se que a adubação pode mitigar o efeito negativo do déficit hídrico no desempenho da capacidade fotossintética, mas não conseguiu alterar a tendência declinante causada pelo estresse. Essa redução na g_s das plantas estressadas de *T. ciliata*, com e sem adubação, indica a restrição da perda de água pela transpiração, como pode ser observado na Tabela 2, sendo que plantas estressadas apresentaram valores E e g_s próximos a zero no primeiro ciclo de restrição hídrica. Reduções do Ψ_w e g_s , com reflexos negativos sobre A e E , como

efeitos imediatos da deficiência hídrica, seja por diminuição da água do solo ou por uma elevada demanda evaporativa, têm sido relatados em vários trabalhos (Prado et al., 2001; Gindaba et al., 2004, 2005; Liberato et al., 2006). Em plantas jovens de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) a fotossíntese é nula quando o Ψ_w cai para -2,7 MPa, (Rocha e Morais, 1997), o que mostra o forte efeito do estado de hidratação da folha na assimilação do carbono. Valores de semelhantes foram observados nas plantas de *T. ciliata* aos oito dias sob déficit hídrico (dados não mostrados).

A forte regulação estomática da transpiração é um mecanismo de defesa de muitas espécies para restringir a perda de água e superar os períodos de seca (Pompelli et al., 2010). Além disso, pode contribuir para otimizar a eficiência instantânea no uso da água (EUAI) nas plantas sob déficit hídrico, em que as razões A/E tendem a ser superiores em condições de deficiência hídrica e podem contribuir substancialmente para a tolerância ao déficit hídrico (Pinheiro et al., 2005; Wu et al., 2008a). Esse também é um comportamento conservador de plantas de *T. ciliata* para evitar a excessiva perda de água, como observado na Tabela 2 e em outros trabalhos (Ares e Fownes, 2000; Nock et al., 2011). Tanto o déficit hídrico como a presença da adubação aumentou EUAI das plantas de cedro-australiano, em linha com os achados de Yin et al. (2006), Wu et al. (2008a), Peek e Forseth (2003), reforçando a expectativa de que a limitação de um determinado recurso pode melhorar a eficiência do uso de outros recursos (Wu et al., 2008 b).

O fechamento ou redução da abertura estomática, que minimiza a perda de água por transpiração, pode limitar, também, a difusão de CO_2 para a câmara subestomática, condicionando menores valores de A (Prado et al., 2001; Graça et al., 2010; Koundouras et al., 2008; Pompelli et al., 2010; Anjum et al., 2011; Yadollahi et al., 2011). Além disso, a limitação da absorção de CO_2 , causada pela deficiência hídrica, pode aumentar a formação de espécies reativas de oxigênio (ROS) e, conseqüentemente, aumentar o potencial de danos ao aparato fotossintético (Galmés et al., 2007; Farooq et al., 2009). Uma das formas de evitar este problema ocorre com a inibição da fotossíntese, que gera um gradiente de pH, com acidificação do lume do tilacóide, que acaba por ativar a conversão de violaxantina em zexantina, responsável pela dissipação da energia na forma de calor (Golding e Johnson, 2003; Logan, 2005; Smirnoff, 2005), evitando danos foto-oxidativos ao FSII. Vários autores observaram que o déficit hídrico reduz a atividade da Rubisco, a assimilação de CO_2 , a taxa fotossintética e a eficiência do FSII das plantas (Liberato et al., 2006; Van Heerde

et al., 2007; Oukarroum et al., 2009; Efeoğlu et al., 2009; Silva et al., 2010). Já Segundo Tezara et al. (1999) a assimilação fotossintética do CO₂ pelas folhas estressadas não é limitada pela difusão do CO₂ mas sim pela inibição da síntese de ribulose bifosfato, relacionada a um baixo conteúdo de ATP resultante do decréscimo da atividade ATP sintase.

Neste sentido, a queda da taxa fotossintética nas plantas de *T. ciliata* em condições de déficit hídrico, principalmente em plantas sem adubação, indica que não foi somente o fechamento estomático que levou a queda da *A*, mas também poder ser atribuída à falta de nutrientes. A adequada manutenção de nutrientes, principalmente de nitrogênio (N), envolve-se, diretamente, com o processo fotossintético nas plantas, por relacionar-se com o teor de clorofila, com a eficiência de carboxilização e com a regeneração da rubisco, com o controle da abertura estomática e com a taxa de transporte de elétrons (Warren et al., 2003; Hikosaka, 2004; Silva et al., 2014). Todos os nutrientes operam, de maneira conjunta, em favor do desenvolvimento da planta e participam dos processos fisiológicos, sendo o N e o magnésio (Mg) componentes das clorofilas e ativadores de enzimas. Considerando que o N é o nutriente que mais influencia no teor das clorofilas, pois até 80 % do N encontram-se nos cloroplastos, destes, 30 a 50 % estão na estrutura da rubisco, além disso, o N também é necessário para outras enzimas fotossintéticas envolvidas na captura de luz e na transferência de elétrons, bem como para as funções não fotossintéticas (Evans, 1996; Zhao et al., 2001). Assim, adubação pode aumentar o teor de rubisco, enzima que atua na fotossíntese e apresenta N em sua estrutura, e, conseqüentemente, aumentar a taxa fotossintética (Shangguan et al., 2000a; Grassi et al., 2002; Wu et al., 2008b). Já o potássio (K) relaciona-se ao transporte de elétrons nos tilacóides, à abertura e ao fechamento dos estômatos e controle osmótico da planta (Zhao et al., 2001). O fósforo (P) tem vários efeitos sobre o metabolismo da planta e seus efeitos na limitação da fotossíntese estão mais relacionados com menor síntese de ATP e NADPH, devido à ausência da adubação (Lambers et al., 2011; Warren, 2011; Veneklaas et al., 2012). Diversos estudos mostram que a fertilização aumenta a taxa fotossintética tanto em condição irrigada quanto sob déficit hídrico (Shangguan et al., 2000a; Albaugh et al., 2004; Wu et al., 2008 b). No entanto, Samuelson et al. (2001) não observaram efeito da fertilização sobre as taxas fotossintéticas das espécies de pinus taeda (*Pinus taeda* L.) e liquidambar (*Liquidambar styraciflua* L.), provalmente devido o alto valor de N residual da

cultura anterior, o amendoim. Para estes autores a fertilização produz efeito sobre a fotossíntese, quando os plantios estão em solos pobres.

A recuperação de A , g_s e E após o período de reidratação foi observada para os dois clones de cedro-australiano. A capacidade de recuperação foi fortemente governada pela retomada da turgescência dos tecidos foliares, evidenciada pelos valores de Ψ_w (Tabela 2). Flexas et al. (2010) sugeriram que a recuperação da planta após um período de déficit hídrico envolve dois estádios: o primeiro envolve a reidratação foliar e a abertura estomática, enquanto o segundo abrange a síntese de novas proteínas relacionadas com o processo fotossintético. Os resultados mostraram que o déficit hídrico no solo não afetou, de forma irreversível, as trocas gasosas foliares em plantas de *T. ciliata*, uma vez que após 15 dias de reidratação as plantas voltaram aos valores das plantas controle. Segundo Pompelli et al. (2010) quando as plantas recuperam os valores de g_s e fotossíntese, após a reidratação, evidenciam que o déficit hídrico imposto causou apenas um controle via redução de g_s . Assim, os clones de *T. ciliata* apresentaram boa tolerância à deficiência hídrica no solo e boa capacidade de recuperação do desempenho fisiológico relativo ao potencial hídrico e às trocas gasosas foliares sob condições de déficit hídrico, sugerindo substancial plasticidade fisiológica durante a fase juvenil, principalmente para as plantas adubadas.

As plantas possuem a capacidade de fechar os estômatos quando submetidas a déficit hídrico, e isso pode estar relacionado com sua tolerância. No entanto, diferenças importantes entre genótipos podem ser encontradas no que diz respeito à velocidade com que a planta é capaz de detectar a falta de água e reagir antecipando o fechamento dos estômatos (Luan, 2002; Pataki e Oren, 2003; Raí e Takabe, 2006). Segundo Gindaba et al. (2005) as espécies florestais que têm sido caracterizadas como tolerantes à seca, tendem a manter os estômatos abertos apesar do déficit hídrico. Por outro lado, Chaves (1991) e Anjum et al. (2011), sugerem que a manutenção da abertura estomática em condições de déficit hídrico deve-se à capacidade de algumas plantas em extrair água do solo rápido o suficiente para compensar perdas na assimilação de carbono. Este tipo de adaptação pode ser alcançado em plantas com maior sistema radicular, como observado no clone BV1110 (capítulo 2). A maior EUA_i sob déficit hídrico do clone BV1110 quando comparado ao clone BV1120 também é um indicativo de maior tolerância ao déficit hídrico desse clone. Segundo Du et al. (2010) esta característica fisiológica detecta o

comprometimento fisiológico da planta sob seca severa e tem sido usado para a seleção de genótipos com potencial para crescimento, sobrevivência e manutenção da produtividade em áreas sujeitas a restrições hídricas, ou seja, genótipo tolerante ao déficit hídrico (Condon et al., 2004; Pinheiro et al., 2005).

Em geral, as características fotossintéticas do clone BV1110 foram mais afetadas pela deficiência hídrica e nutricional do que as do clone BV1120. No entanto, os maiores valores das taxas de trocas gasosas apresentados no clone BV1110 após a recuperação indicam maior resiliência desse clone quando comparado ao clone BV1120. Nesse sentido, desde que tenha disponibilidade de nutrientes e outras condições não limitantes para o seu crescimento, o clone BV1110 poderia ser um bom candidato para áreas com períodos de secas, pois apresenta uma boa recuperação após o período de reidratação. Porém, mais estudos deste tipo são necessários, principalmente como um número maior de ciclos de restrição hídrica e recuperação, para verificar qual dos clones apresenta maior tolerância frente à restrição hídrica e, ou, nutricional.

4.2. Fluorescência da clorofila *a*

Uma reação muito comum em plantas submetidas a condições de déficit hídrico é o desenvolvimento de estresse luminoso no fotossistema II (FSII), uma vez que na etapa fotoquímica da fotossíntese a planta continua a absorver energia luminosa. Porém, a demanda por poder reductor da etapa bioquímica é menor por causa da redução das taxas fotossintéticas, que, por sua vez, ocorrem, inicialmente, em razão do fechamento estomático (Taiz e Zeiger, 2013). Nesse sentido, a análise de fluorescência da clorofila *a* é uma ferramenta útil para monitorar os efeitos de restrição hídrica e nutricional nos eventos fotossintéticos das plantas (Tezara et al., 2005; Du et al., 2010; Murchie e Lawson, 2013). As características de fluorescência da clorofila *a* avaliadas nas mudas de *T. ciliata* mostraram fortes respostas a restrição hídrica e nutricional, à semelhança do observado por Shangguan et al. (2000a) em trigo e Wu et al. (2008b) em *Saphora davidii*. Verificou-se ainda nestes e no presente estudo que, em condição sem adubação, os valores das características de fluorescência da chl *a* eram sempre menores em comparação com a condição adubada. Ainda que a adubação pudesse mitigar o efeito negativo do déficit hídrico no aparato fotossintético, não conseguiu alterar a tendência declinante (Tabela 2). Neste estudo não foi observada redução significativa da F_v/F_m em

função do déficit hídrico em condições com e sem adubação, indicando não ter havido dano significativo no aparato fotossintético (Tezara et al., 2005; Wu et al. 2008b; Efeoğlu et al., 2009; Du et al., 2010; Murchie e Lawson, 2013). Em todos os tratamentos os valores foram acima de 0,75 indicando que não houve perda da capacidade fotossintética, ou seja, fotoinibição (Tabela 2) (Critchley, 1998). Taiz e Zeiger (2013) consideram que valores de Fv/Fm entre 0,75 e 0,85 demonstram eficiente conversão da energia luminosa em nível de FSII. Estes resultados concordam com os achados de Shangguan et al. (2000a); Souza et al. (2004), mas discordam daqueles de Lizana et al. (2006); Galmés et al. (2007); Efeoğlu et al. (2009) que relatam que houve redução da Fv/Fm e com os de Wu et al. (2008b) onde houve aumento da Fv/Fm sob déficit hídrico. Geralmente essa característica não é afetada em experimentos realizados em casa de vegetação (Praxedes et al., 2006; Tezara et al., 2005) e tem seus valores reduzidos em condições de campo (Tezara et al., 1999; Lawlor e Cornic, 2002), este último, provavelmente devido a altas radiações.

Em plantas adubadas sob déficit hídrico houve redução significativa na eficiência da antena do PSII (Fv'/Fm') e da eficiência quântica efetiva da conversão fotoquímica de energia do PSII ($\Phi PSII$), principalmente no segundo ciclo de restrição hídrica. Este resultado corrobora os de Souza et al. (2004) e Efeoğlu et al. (2009) que também encontraram redução significativa de Fv'/Fm' nos seus estudos após alguns dias de déficit hídrico. O mesmo ocorreu com Liberato et al. (2006), trabalhando com plântulas de *Minuartia guianensis* Aubl. submetidas ao déficit hídrico e recuperação. A queda no $\Phi PSII$ resulta na geração de menor quantidade de compostos redutores e, conseqüentemente, queda na ETR e, em conjunto, tais alterações explicam, em parte, as quedas em A , visto que essas não podem ser explicadas por limitação estomática (Damour et al., 2010; Warren, 2011). Nas plantas sem adubação o primeiro ciclo de restrição hídrica também causou redução nessas características, e no segundo ciclo de restrição foi observado aumento dos mesmos nos dois clones, mas não foram observadas diferenças significativas no tratamento controle, como também não foi observado para a taxa fotossintética nessas condições (Tabela 1).

Como os processos fotoquímicos e não fotoquímicos competem pela energia resultante da excitação dos elétrons, o aumento em um dos processos causa a redução em outro (Krause e Weis, 1991). Assim, decréscimos na Fv'/Fm' associados com

aumento da extinção não fotoquímica (NQP), observados neste estudo (Tabela 2), coincidem com grandes reduções da A (Tabela 1). Esse fato indica a ocorrência de mecanismo de dissipação de energia luminosa, junto com os carotenóides, que é um mecanismo de proteção, o que mantém o estado oxidativo elevado dos aceptores de elétrons primários do FSII (Pogson e Rissler, 2000; Souza et al., 2004; Pérez-Bueno et al., 2008), em que a maior proporção de fótons absorvidos é perdida como energia térmica em vez de ser usado para conduzir a fotossíntese (Shangguan et al., 2000a). Isso acontece quando a fotossíntese é reduzida em resposta à baixa concentração de CO_2 na folha, causada pelo fechamento estomático, e as clorofilas absorvem mais energia excitada no complexo antena do FSII do que pode ser utilizado no transporte de elétrons para produzir ATP e NADPH. Assim, prótons são acumulados no lúmen e com o aumento da sua concentração vários processos são iniciados para proteger o PSII contra o excesso de energia, causando o aumento da dissipação termal de energia e reduzindo assim a probabilidade de danos foto-oxidativos (Shangguan et al., 2000a; Souza et al., 2004; Tezara et al., 2005; Klughammer e Schreiber, 2008). A redução da absorção de CO_2 também diminui a demanda por produtos da fase fotoquímica: ATP e NADPH (Efeoglu et al., 2009) devido a redução da fotossíntese. Quando este for o caso, a acumulação de aceptores de elétrons reduzidos pode também aumentar a probabilidade de geração de radicais livres, os quais podem danificar os componentes do PSII (Barber e Andersson, 1992). Assim, os altos valores de NPQ observados em *T. ciliata* no segundo ciclo de restrição (Tabela 3) podem ser resultado da ocorrência de ambos os mecanismos: fotoprotetores e fotoinibição. Sendo que quanto maior forem os valores de NPQ em plantas sob déficit hídrico, maior será a eficiência das plantas em dissipar energia presa no PSII sob a forma de calor e maior mecanismo fotoprotetor e menor será a fotoinibição (Bigras, 2005; Wu et al., 2008b; Du et al., 2010; Murchie e Lawson, 2013)

O déficit hídrico em plantas adubadas também resultou em queda significativa na fração de centros de reação abertos do PSII (qL) e no coeficiente de extinção fotoquímica (qP) das plantas de cedro-australiano e nas plantas sem adubação não foi observada redução significativa devido o déficit hídrico (Tabela 2). Essa redução indica que a maior percentagem dos centros de reação PSII foi fechada em algum momento, o que por sua vez indica que o equilíbrio entre a taxa de excitação e a ETR foi alterado, aumentando excitação do sistema fotoquímico como observado na queda de ETR , Fv'/Fm' e aumentos de NPQ (Tabela 2). A

suscetibilidade do PSII à fotoinibição pode aumentar pela interação déficit hídrico com outros estresses ambientais (Epron et al., 1992; Souza et al., 2004), como ausência de adubação. No presente estudo, a combinação do déficit hídrico com a falta de adubação levou a reduções acentuadas nas características fotossintéticas de fluorescência da *chl a*, com conseqüentes fortes restrições na taxa de *A* (Tabela 1 e 2), quando comparado com as plantas adubadas nas mesmas condições. No entanto, para as características F_v'/F_m , Φ_{PSII} e *ETR*, a restrição conjunta, restrição hídrica e ausência da adubação, apresentou aumento no segundo ciclo de restrição hídrica quando comparado ao tratamento controle. Isso pode indicar o efeito da tolerância cruzada, ou seja, a retirada de um estresse e a imposição a outro estresse pode levar à resistência ao estresse aplicado posteriormente, já que, a planta em estado de “alerta” passará ao estado de “resistência” (Kranner et al., 2010). Neste estudo, a restrição inicial, a adubação, parece que deixou a planta de *T. ciliata* em estado de “alerta” preparando para o estresse causado pelo déficit hídrico, porém sem causar a exaustão e/ou danos irreversíveis na planta.

Todas as características de fluorescência da *chl a* das plantas sem adubação mostram valores inferiores comparados com os das plantas adubadas, independente do regime hídrico, exceto *NQP* que aumentou (Tabela 2). Isso indica que as restrições hídrica e nutricional revelaram mecanismos de resposta em comum, como excitação do sistema fotoquímico, indicando perda da capacidade fotossintética ou uma regulação para se evitar danos foto-oxidativos. Corroborando os resultados deste trabalho, Shangguan et al. (2000a); Lu et al. (2001); Torres Netto et al. (2005); Wu et al. (2008b) também observaram quedas nessas características e conseqüente queda na taxa fotossintética em função da ausência da adubação. A ausência da adubação, principalmente a deficiência de N, afeta todo o metabolismo da planta, porque é um componente importante da clorofila e limita a disponibilidade de aminoácidos e síntese de proteínas. O teor de N nas folhas está intimamente correlacionado com os conteúdos de Rubisco, que é a enzima mais comum em folhas de plantas C3 e responsável pela assimilação de carbono (Shangguan et al., 2000a). Assim, a ausência da adubação em plantas de *T. ciliata*, mesmo em condição irrigada (Tabela 2), pode resultar na redução da atividade da Rubisco. Uma deficiência desta enzima pode conduzir ao aumento de *NQP*, porque a inibição da Rubisco diminui o consumo da energia fotossintética (ATP) no ciclo de Calvin. E o aumento ainda maior de *NQP* observado em plantas não adubadas e sob déficit hídrico pode ser devido a um efeito

combinado dos dois fatores, visto que ambos revelaram mecanismos de resposta em comum. A queda da ETR é relatada na literatura como forte indicadora da deficiência de fósforo inorgânico (Pi) (Niinemets et al., 1999; Turnbull et al., 2007).

Assim, tem-se que as plantas não adubadas de *T. ciliata* apresentaram menor taxa fotossintética, menor eficiência quântica efetiva da conversão fotoquímica de energia no PSII e menor de transporte de elétrons em comparação com as plantas adubadas, bem como um aumento correspondente em energia térmica de extinção de fluorescência não fotoquímica. A adubação modifica as características de fluorescência de chl *a* e pode aliviar a fotoinibição ou outro tipo de prejuízo para o PSII causada por déficit hídrico (Shangguan et al., 2000a; Wu et al., 2008b). Nas avaliações, as características de fluorescência de chl *a* apresentaram respostas negativas ao déficit hídrico, mas respostas positivas à adubação sob condição de suprimento de água ou com reidratação, sugerindo que o déficit hídrico diminuiu a eficiência da antena do PSII e a adubação pode melhorar. Porém novos estudos são necessários para uma melhor compreensão dos efeitos da adubação e do déficit hídrico na fotossíntese e na fluorescência da Chl *a* na *Toona ciliata*.

A reidratação das plantas mostrou-se efetiva na recuperação total do aparato fotossintético das plantas, indicando que redução da *A* foi causada apenas pelo fechamento dos estômatos (Cornic, 2000; Souza et al., 2004). Isto indica que as plantas de *T. ciliata* apresentam plasticidade fisiológica, principalmente as adubadas, o que permitiu sua recuperação. E mais, apesar da deficiência de atividade fotoquímica pudesse ser decorrente do déficit hídrico, não houve danos irreversíveis às plantas e nem limitação do processo global. Efeoğlu et al. (2009) sugerem, também, que neste caso, a perda no centro de reação pode ter desempenhado um papel regulador e não representa apenas danos. Portanto, a menor recuperação das plantas sem adubação contribui com a hipótese que houve uma limitação não estomática. Assim, em plantas de *T. ciliata* com déficit hídrico, enquanto fechamento dos estômatos desempenhou um papel importante na limitação da fotossíntese, uma limitação não estomática parecia também estar presente, confirmando a hipótese de trabalho.

Alterações nas características de fluorescência da clorofila *a* estão associadas a estresses abióticos (Golding e Johnson, 2003; Joliot e Joliot, 2006) e essas características são amplamente estudadas em espécies e genótipos de plantas e utilizadas na escolha de novos materiais genéticos tolerantes ou sensíveis ao déficit

hídrico (Oukarroum et al., 2009; Murchie e Lawson, 2013), visto que, a fotossíntese e o crescimento das plantas são processos centrais a serem afetados pelo déficit hídrico. Dentro dessa perspectiva, acredita-se que as alterações como: manutenção do crescimento em condições de déficit hídrico, como resultado da manutenção da capacidade fotossintética da planta por meio da ativação de vias de dissipação do excesso de energia absorvida e das estratégias para reduzir a susceptibilidade a danos foto-oxidativos têm significado adaptativo (Walters, 2005). Nesse sentido, o processo de recuperação, por meio da reidratação das plantas, mostrou-se de forma mais efetivo no clone BV1110, uma vez que os valores foram maiores, indicando, dessa forma, maior resiliência à supressão hídrica se comparado ao BV1120, mas não necessariamente o menos afetado negativamente.

4.3. Pigmentos fotossintéticos

Os resultados do presente estudo mostram uma forte interação da falta de adubação e déficit hídrico sobre a fisiologia da folha do cedro-australiano, reduzindo os teores de pigmentos, o que está de acordo com as conclusões Wu et al. (2008b) em *Saphora davidii*. Os maiores teores de pigmentos fotossintéticos observados nos tratamentos com adubação sob déficit hídrico indicam que a adubação poderia atenuar os danos causados pelo déficit hídrico e melhorar o desempenho fotossintético sob déficit hídrico, mas não conseguiu alterar a tendência declinante (Tabela 3), assim como observado para as trocas gasosas e fluorescência da *chl a* (Tabelas 1 e 2). Também foi observado que as plantas de *T. ciliata* expostas a mais de um fator de estresse, déficit hídrico e nutricional, apresentaram maiores teores de pigmentos, comparadas com as que estavam sujeitas a apenas um dos fatores, o nutricional (Tabela 3). Assim, o fenômeno de tolerância cruzada pode ter ocorrido nessas condições (Kranter et al., 2010), e esse processo permite a aclimação das plantas a uma variedade de fatores de estresse, após a exposição de um fator específico (Pastori e Foyer, 2002). Neste estudo a restrição nutricional pode ter minimizado os efeitos do déficit hídrico, como relatado acima.

A queda observada nos teores dos pigmentos, especialmente clorofila *a* (Tabela 3) na ausência da adubação, independente do regime de irrigação, pode ser explicada pelo fato que o teor foliar de clorofila está frequentemente associado ao teor de N da planta (Yoder e Pettigrew-Crosby, 1995). Na literatura também há relatos da queda dos teores de pigmentos devido à deficiência de P (Turnbull et al.,

2007) e da deficiência de N (Wu et al., 2008b). Menor desempenho fotossintético das mudas não adubadas de *T. ciliata* neste estudo também pode estar associado com a menor área foliar (AF) (capítulo 2) como os achados de Wu et al. (2008b). As clorofilas são os principais componentes dos cloroplastos e estão diretamente relacionadas com a taxa fotossintética, pois são os principais pigmentos responsáveis pela conversão da energia luminosa em energia química, resultando em compostos altamente energéticos como o ATP e NADPH (Anjum et al., 2011; Taiz e Zeiger, 2013). O teor da clorofila pode ser influenciado tanto por fatores abióticos como bióticos, estando intimamente relacionado com a atividade fotossintética dos vegetais (Taiz e Zeiger, 2013). Reduções no teor de clorofila sob déficit hídrico estão dentre as principais causas de inativação de fotossíntese e além da perda da integridade das membranas dos cloroplastos (Anjum et al., 2009).

As maiores reduções do teor da *chl a* induzidas pelo déficit hídrico foram observadas quando detectaram-se também maiores reduções na taxa fotossintética e maiores danos ao FSII (variáveis da florescência da *Chl a*) (Tabelas 1 e 2) indicando uma forte perda de centros de reação fotossintética (PSI e PSII) (Efeoğlu et al., 2009). Segundo Farooq et al. (2009) e Anjum et al. (2011) reduções no teor de clorofila sob déficit hídrico têm sido consideradas um sintoma típico de estresse oxidativo, resultando em foto-oxidação e degradação da clorofila. A redução da concentração de clorofilas e de carotenóides reduz o tamanho do complexo antena e a transferência de energia para os PSII (Silva et al., 2016), o que é comprovado com a redução da ETR (Tabela 2 e 3). Além da diminuição dos teores dos pigmentos, houve redução nas relações de *chl a/b* e *Chl a+b/cart.* e *SPAD* especialmente na ausência da adubação, indicando degradação relativamente maior da *chl a*. Redução nas relações da clorofila *a/b* sob déficit hídrico também foram observadas por Wu et al. (2008b). Vários estudos relatam redução de pigmentos fotossintéticos nas plantas devido ao déficit hídrico (Farooq et al., 2009; Anjum et al., 2011).

Mudanças nos pigmentos fotossintéticos são de extrema importância na tolerância ao déficit hídrico (Anjum et al., 2011). Há relatos que genótipos tolerantes à seca foram capazes de manter um teor de clorofila maior do que genótipos suscetíveis (Chandrasekar et al., 2000). Esse resultado reforça a proposição de que a adubação aumenta a tolerância dos clones de *T. ciliata* ao déficit hídrico, pois somente nas plantas adubadas os teores de *chl a* e índice SPAD foram maiores que os demais tratamentos (Tabela 3). As plantas de *T. ciliata* submetidas a restrição

nutricional ou combinada, hídrica e nutricional, apresentaram maiores teores de carotenóides que molécula de clorofila, como observado na menor relação $chl\ a+b/cart.$ (Tabela 3), indicando estresse oxidativo e degradação dos pigmentos, uma vez que o déficit hídrico causa forte perda de centros de reação fotossintética (perda de $chl\ a$, Tabela 3) (Efeoğlu et al., 2009; Farooq et al., 2009; Anjum et al., 2011). A foto-oxidação é um processo irreversível e envolve diretamente os pigmentos receptores de luz, os quais, ao absorverem muita luz, ficam muito tempo excitados e interagem com o O_2 produzindo radicais livres, como superóxido (O_2^-), podendo destruir os pigmentos (Streit et al., 2005).

Os carotenóides são pigmentos acessórios que têm como função prevenir a oxidação das clorofilas (fotoproteção) e também atua na captação da luz. No caso de estresse, a principal função é evitar danos fotooxidativos por meio da dissipação da energia de excitação de elétrons que são encontrados associados ao centro de reação fotossintética (Efeoğlu et al., 2009). Os carotenóides também são antioxidantes não enzimáticos de espécies reativas de oxigênio, como o oxigênio singleto, produzido durante o déficit hídrico, e ajuda manter a integridade das membranas sob stress oxidativo. Portanto, comparativamente elevados níveis de carotenóides em genótipos foram sugeridos como sendo mecanismo de tolerância (Chandrasekar et al., 2000; Jung et al., 2000; Farooq et al., 2009; Anjum et al., 2011). Assim, o declínio nos teores de carotenóides sugere que a dissipação de energia térmica pode ser fortemente afetada pelo déficit hídrico, visto que, são os principais componentes do sistema de antena (Jeon et al., 2006; Farooq et al., 2009; Anjum et al., 2011). Nesse sentido, por mais que a relação $Chl\ a+b/cart.$ não tenha sido influenciada ($p < 0,05$) pelo clone, é possível observar que a interação déficit hídrico x adubação aumentou os teores de carotenóides no clone BV1110 (menor relação $Chl\ a+b/cart.$), sugerindo a presença de mecanismo defesa ao déficit hídrico. A este respeito, o BV1110 também foi o clone com menores dissipações fotoquímicas (Fv'/Fm'), e, conseqüentemente, maiores valores de NPQ induzidos pelo déficit hídrico e nutricional como observado na Tabela 2. O teor estimado de clorofila (índice SPAD) também pode ser eficaz na avaliação das diferenças entre genótipos tolerantes e suscetíveis ao déficit hídrico, e apresenta uma forte correlação com o teor de clorofila, além de ser uma boa ferramenta para diagnosticar a integridade do sistema fotossintético nas folhas (Torres Netto et al., 2005; Rong-hua et al., 2006;

Arunyanark et al., 2008). Nesse sentido, também pode-se dizer que o clone BV1110 é mais tolerante ao déficit hídrico quando comparado com o clone BV1120.

5. CONCLUSÕES

- A restrição hídrica e, ou, nutricional reduziu a taxa fotossintética (A), o teor dos pigmentos fotossintéticos e a eficiência do fotossistema II (PSII) das plantas de *Toona ciliata*, que se recuperam após a reidratação.
- A restrição hídrica combinada com a nutricional representa uma tolerância cruzada nas mudas de *Toona ciliata*, ou seja, as plantas ficaram mais resistentes a restrição hídrica, após aclimação com a restrição nutricional.
- Os clones de cedro-australiano evidenciaram alta plasticidade fenotípica frente ao déficit hídrico, apresentando mecanismos como redução de condutância estomática (g_s), que minimiza a perda de água; aumento da eficiência do uso da água (EUA) e aumentos significativos no rendimento quântico da dissipação de energia regulada no fotossistema (NPQ), que dissipa o excesso de energia luminosa absorvida, evitando estresse oxidativo.
- A adubação aliviou o grau de fotoinibição e o prejuízo causado pelo déficit hídrico, aumentando a taxa fotossintética e a tolerância ao déficit hídrico.
- O clone BV1110 mostrou maior resiliência frente à restrição hídrica e nutricional comparado com o clone BV1120. Mais estudos são necessários para identificar quais os mecanismos de tolerância de cada clone.

6. REFERÊNCIAS

- Albaugh, T.J., Allen, H.L., Dougherty, P.M., Johnsen, K.H., 2004. Long term growth responses of loblolly pine to optimal nutrient and water resource availability. *Forest Ecology and Management*, 192 (1), 3-19.
- Anjum, S.A., Xie, X.Y., Wang, L.C., Saleem, M. F., Man, C., Lei, W., 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6 (9), 2026-2032.
- Ares, A., Fownes, J. H., 2000. Productivity, nutrient and water-use efficiency of *Eucalyptus saligna* and *Toonaciliata* in Hawaii. *Forest Ecology and Management*, 139 (1), 227-236.
- Arunyanark, A., Jogloy, S., Akkasaeng, C., Vorasoot, N., Kesmala, T., Nageswara Rao, R. C., Wright, C. G., Patanothai, A., 2008. Chlorophyll stability is an indicator of drought tolerance in peanut. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 194 (2), 113-125.
- Baker, N.R., Rosenqvist, E., 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, 55 (403), 1607-1621.
- Barber, J., Andersson, B., 1992. Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. *Trends in Biochemical Sciences*, 17 (2), 61-66.
- Bigras, F.J., 2005. Photosynthetic response of white spruce families to drought stress. *New Forests*, 29 (2), 135-148.
- Bilger, W., Björkman, O., 1990. Role of the xanthophyllcycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research*, 25 (3), 173-185.
- Chandrasekar, V.K., Sairam, R., Srivastava, G.C., 2000. Physiological and biochemical responses of hexaploid and tetraploid wheat to drought stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 185 (4), 219-227.
- Chaves, M.M., 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 42, 1-16.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S., 2003. Understanding plant responses to drought-from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30 (3), 239-264.
- Chaves, M.M., Oliveira, M.M., (2004). Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany*, 55 (407), 2365-2384.
- Chen, S., Bai, Y., Zhang, L., Han, X., 2005. Comparing physiological responses of two dominant grass species to nitrogen addition in Xilin River Basin of China. *Environmental and Experimental Botany*, 53 (1), 65-75.

Colom, M.R., Vazzana, C., 2003. Photosynthesis and PSII functionality of drought-resistant and drought-sensitive weeping lovegrass plants. *Environmental and Experimental Botany*, 49 (2), 135-144.

Condon, A.G., Richards, R.A., Rebetzke, G.J., Farguhar, G.D., 2004. Breeding for high water use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 55 (407), 2447-2460.

Cornic, G., 2000. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture—not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science*, 5 (5), 187-188.

Critchley, C., 1998. Photoinhibition. In: Raghavendra, A.S. (Ed.). *Photosynthesis: A comprehensive treatise*. Cambridge: Cambridge University Press. p.264-272.

DaMatta, F.M., Loos, R.A., Silva, E.A., Loureiro, M.E., Ducatti, C., 2002. Effects of soil water deficit and nitrogen nutrition on water relations and photosynthesis of pot-grown *Coffea canephora* Pierre. *Trees*, 16 (8), 555-558.

Damour, G., Simonneau, T., Cochard, H., Urban, L., 2010. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant, Cell and Environment*, 33 (9), 1419-1438.

Demirevska K., Zasheva D., Dimitrov R., Simova-Stoilova L., Stamenova M., Feller U., 2009. Drought stress effects on Rubisco in wheat: changes in the Rubisco large subunit. *Acta Physiologiae Plantarum*, 31 (6), 1129-1138.

Dordel, J., Seely, B., Simard, S.W., 2011. Relationships between simulated water stress and mortality and growth rates in underplanted *Toona ciliata* Roem. in subtropical Argentinean plantations. *Ecological modelling*, 222 (17), 3226-3235.

Dordel, J., Simard, S. W., Bauhus, J., Seely, B., Pozas, L. J., Prescott, C., Hampel, H., 2010. Trade-offs among establishment success, stem morphology and productivity of underplanted *Toona ciliata*: Effects of nurse-species and thinning density. *Forest Ecology and Management*, 259 (9), 1846-1855.

Du, N., Guo, W., Zhang, X., Wang, R., 2010. Morphological and physiological responses of *Vitex negundo* L. var. *heterophylla* (Franch.) Rehd. to drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 32 (5), 839-848.

Efeoğlu, B., Ekmekci, Y., Cicek, N., 2009. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South African Journal of Botany*, 75 (1), 34-42.

Ehleringer, J., 1981. Leaf absorptances of Mohave and Sonoran desert plants. *Oecologia*, 49 (3), 366-370.

Ennahli, S., Earl, H.J., 2005. Physiological limitations to photosynthetic carbon assimilation in cotton under water stress. *Crop Science*, 45 (6), 2374-2382.

Epron, D., Dreyer, E., Breda, N., 1992. Photosynthesis of oak trees [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.] during drought under field conditions: diurnal course of net

CO₂ assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. *Plant, Cell and Environment*, 15 (7), 809-820.

Evans, J.R., 1996. Developmental constraints on photosynthesis: effects of light and nutrition. In *Photosynthesis and the Environment*. Springer Netherlands. 281-304.

Farooq, M., Basra, S.M.A., Wahid, A., Cheema, Z.A., Cheema, M.A., Khaliq, A., 2008. Physiological role of exogenously applied glycinebetaine to improve drought tolerance in fine grain aromatic rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 194 (5), 325-333.

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., Basra, S.M.A., 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In *Sustainable agriculture* (pp. 153-188). Springer Netherlands.

Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., Sharkey, T.D., 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C₃ plants. *Plant Biology*, 6 (03), 269-279.

Flexas, J., Galmés, J., Gallé, A., Gulías, J., Pou, A., Ribas-Carbo, M., Tomàs, M., Medrano, H., 2010. Improving water use efficiency in grapevines: potential physiological targets for biotechnological improvement. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16 (s1), 106-121.

Flexas, J., Ribas-Carbó, M., Bota, J., Galmés, J., Henkle, M., Martínez-Cañellas, S., Medrano, H., 2006. Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. *New Phytologist*, 172 (1), 73-82.

Foyer, C.H., Noctor, G., 2000. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling. *New Phytol*, 146, 359-388.

Galmés, J., Medrano, H., Flexas, J., 2007. Photosynthesis and photoinhibition in response to drought in a pubescent (var. *minor*) and a glabrous (var. *palaui*) variety of *Digitalis minor*. *Environmental and Experimental Botany*, 60 (1), 105-111.

Garg, B.K., 2003. Nutrient uptake and management under drought: nutrient-moisture interaction. *Curr Agric*, 27 (1/2), 1-8.

Genty, B., Briantais, J.M., Baker, N.R., 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 990 (1), 87-92.

Gindaba, J., Rozanov, A., Negash, L., 2005. Photosynthetic gas exchange, growth and biomass allocation of two *Eucalyptus* and three indigenous tree species of Ethiopia under moisture deficit. *Forest Ecology and Management*, 205 (1), 127-138.

Gindaba, J., Rozanov, A., Negash, L., 2004. Response of seedlings of two *Eucalyptus* and three deciduous tree species from Ethiopia to severe water stress. *Forest Ecology and Management*, 201 (1), 119-129.

- Golding, A.J., Johnson, G.N., 2003. Down-regulation of linear and activation of cyclic electron transport during drought. *Planta*, 218 (1), 107-114.
- Gould, K.S., McKelvie, J., Markham, K.R., 2002. Do anthocyanins function as antioxidants in leaves? Imaging of H₂O₂ in red and green leaves after mechanical injury. *Plant, Cell and Environment*, 25 (10), 1261-1269.
- Graça, J.P.D., Rodrigues, F.A., Farias, J.R.B., Oliveira, M.C.N.D., Hoffmann-Campo, C.B., Zingaretti, S.M., 2010. Physiological parameters in sugarcane cultivars submitted to water deficit. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 22 (3), 189-197.
- Graciano, C., Guiamet, J.J., Goya, J.F., 2006. Fertilization and water stress interactions in young *Eucalyptus grandis* plants. *Canadian journal of forest research*, 36 (4), 1028-1034.
- Grassi, G., Magnani, F., 2005. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell and Environment*, 28 (7), 834-849.
- Grassi, G., Meir, P., Cromer, R., Tompkins, D., Jarvis, P.G., 2002. Photosynthetic parameters in seedlings of *Eucalyptus grandis* as affected by rate of nitrogen supply. *Plant, Cell and Environment*, 25 (12), 1677-1688.
- Hakala, M., Tuominen, I., Keränen, M., Tyystjärvi, T., Tyystjärvi, E., 2005. Evidence for the role of the oxygen-evolving manganese complex in photoinhibition of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1706 (1), 68-80.
- Heinrich, I., Banks, J.C., 2006. Variation in phenology, growth, and wood anatomy of *Toona sinensis* and *Toona ciliata* in relation to different environmental conditions. *International Journal of Plant Sciences*, 167 (4), 831-841.
- Hikosaka, K., 2004. Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of plant research*, 117 (6), 481-494.
- Hong-gang, S., Jun, L., Ru-xiang, D., Jing-min, J., Song-feng, D., Yan-jie, L., 2014. Effects of water stress on seedling growth and biomass allocation of *Toona ciliata* Var. *pubescens* Forest Research. 27 (3), 381-387. Doi: 1001-1498(2014) 03-0381-07 (Chinese language).
- Hura, T., Hura, K., Grzesiak, M., Rzepka, A., 2007. Effect of long-term drought stress on leaf gas exchange and fluorescence parameters in C3 and C4 plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 29 (2), 103-113.
- Jaleel, C.A., Gopi, R., Sankar, B., Gomathinayagam, M., Panneerselvam, R., 2008. Differential responses in water use efficiency in two varieties of *Catharanthus roseus* under drought stress. *Comptes Rendus Biologies*, 331 (1), 42-47.

Jaleel, C.A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, H.J., Somasundaram, R., Panneerselvam, R., 2009. Drought Stress in Plants: A Review on Morphological Characteristics and Pigments Composition. *International Journal Agricultural Biology*, 11 (1), 100-105.

Jeon, M.W., Ali, M.B., Hahn, E.J., Paek, K.Y., 2006. Photosynthetic pigments, morphology and leaf gas exchange during ex vitro acclimatization of micropropagated CAM *Doritaenopsis* plantlets under relative humidity and air temperature. *Environmental and Experimental Botany*, 55 (1), 183-194.

Joliot, P., Joliot, A., 2006. Cyclic electron flow in C3 plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1757 (5), 362-368.

Jung, S., Kim, J.S., Cho, K.Y., Tae, G.S., Kang, B.G., 2000. Antioxidant responses of cucumber (*Cucumis sativus*) to photoinhibition and oxidative stress induced by norflurazon under high and low PPFDs. *Plant Science*, 153 (2), 145-154.

Klughammer, C., Schreiber, U., 2008. Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the Saturation Pulse method. *PAM Application Notes*, 1 (2), 27-35.

Koundouras, S., Tsialtas, I.T., Zioziou, E., Nikolaou, N., 2008. Rootstock effects on the adaptive strategies of grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Cabernet–Sauvignon) under contrasting water status: leaf physiological and structural responses. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 128 (1), 86-96.

Kramer, D.M., Johnson, G., Kiirats, O., Edwards, G.E., 2004. New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*, 79 (2), 209-218.

Kranner, I., Minibayeva, F.V., Beckett, R. P., Seal, C. E., 2010. What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. *New Phytologist*, 188 (3), 655-673.

Krause, G.H., Weis, E., 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual review of Plant Biology*, 42 (1), 313-349.

Laisk, A., Loreto, F., 1996. Determining photosynthetic parameters from leaf CO₂ exchange and chlorophyll fluorescence. *Plant Physiology*, 110 (3), 903-912.

Lambers, H., Finnegan, P.M., Laliberté, E., Pearse, S.J., Ryan, M.H., Shane, M.W., Veneklaas, E. J., 2011. Phosphorus nutrition of Proteaceae in severely phosphorus-impooverished soils: are there lessons to be learned for future crops?. *Plant Physiology*, 156 (3), 1058-1066.

Lawlor, D.W., Cornic, G., 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, 25 (2), 275-294.

- Liberato, M.A.R., Gonçalves, J.F.D. C., Chevreuil, L.R., Junior, N., da Rocha, A., Fernandes, A.V., Santos Junior, U.M.D., 2006. Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll a fluorescence in acariquara seedlings (*Minquartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 18 (2), 315-323.
- Lima, A.L.S., DaMatta, F.M., Pinheiro, H.A., Totola, M.R., Loureiro, M.E., 2002. Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 47 (3), 239-247.
- Lima, J.D., Mosquim, P.R., Da Matta, F.M., 1999. Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in *Phaseolus vulgaris* as affected by nitrogen and phosphorus deficiency. *Photosynthetica*, 37 (1), 113-121.
- Li, R., Guo, P., Michael, B., Stefania, G., 2006. Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. *Agriculture in Sciences in China*, 5 (10), 751-757.
- Livingston, N.J., Guy, R.D., Sun, Z.J., Ethier, G.J., 1999. The effects of nitrogen stress on the stable carbon isotope composition, productivity and water use efficiency of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) seedlings. *Plant, Cell and Environment*, 22 (3), 281-289.
- Lizana, C., Wentworth, M., Martinez, J.P., Villegas, D., Meneses, R., Murchie, E.H., Pinto, M., 2006. Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress I. Effects of drought on yield and photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 57 (3), 685-697.
- Logan, B.A., 2005. Reactive oxygen species and photosynthesis. In: N. Smirnoff ed., *Antioxidants and reactive oxygen in plants*, Oxford, Blackwell Publishing. 250–267.
- Luan, S., 2002. Signalling drought in guard cells. *Plant, Cell and Environment*, 25 (2), 229-237.
- Lu, C., Zhang, J., Zhang, Q., Li, L., Kuang, T., 2001. Modification of photosystem II photochemistry in nitrogen deficient maize and wheat plants. *Journal of Plant Physiology*, 158 (11), 1423-1430.
- Makoto, K., Koike, T., 2007. Effects of nitrogen supply on photosynthetic and anatomical changes in current-year needles of *Pinus koraiensis* seedlings grown under two irradiances. *Photosynthetica*, 45 (1), 99-104.
- Moretti, B.S., Furtini Neto, A.E., Benatti, B. P., Decchetti, S., Lacerda, J.J.D.J., Stehling, E.D. C., 2015. Nitrogen, potassium and phosphorous fertilizer suggestions for Australian Red Cedar in Oxisol. 45 (3), 599–608.
- Murchie, E.H., Lawson, T., 2013. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*. doi:10.1093/jxb/ert208.

Nayyar, H., Gupta, D., 2006. Differential sensitivity of C3 and C4 plants to water deficit stress: association with oxidative stress and antioxidants. *Environmental and Experimental Botany*, 58 (1), 106-113.

Ngugi, M.R., Doley, D., Hunt, M.A., Ryan, P., Dart, P., 2004. Physiological responses to water stress in *Eucalyptus cloeziana* and *E. argophloia* seedlings. *Trees*, 18 (4), 381-389.

Niinemets, Ü., Tenhunen, J.D., Canta, N.R., Chaves, M.M., Faria, T., Pereira, J. S., Reynolds, J. F., 1999. Interactive effects of nitrogen and phosphorus on the acclimation potential of foliage photosynthetic properties of cork oak, *Quercus suber*, to elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Global Change Biology*, 5 (4), 455-470.

Nishiyama, Y., Allakhverdiev, S.I., Murata, N., 2006. A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1757(7), 742-749.

Nock, C.A., Baker, P.J., Wanek, W., Leis, A., Grabner, M., Bunyavejchewin, S., Hietz, P., 2011. Long-term increases in intrinsic water-use efficiency do not lead to increased stem growth in a tropical monsoon forest in western Thailand. *Global Change Biology*, 17 (2), 1049-1063.

Oukarroum, A., Schansker, G., Strasser, R.J., 2009. Drought stress effects on photosystem I content and photosystem II thermotolerance analyzed using Chl a fluorescence kinetics in barley varieties differing in their drought tolerance. *Physiologia Plantarum*, 137 (2), 188-199.

Oxborough, K., Baker, N.R., 1997. An instrument capable of imaging chlorophyll a fluorescence from intact leaves at very low irradiance and at cellular and subcellular levels of organization. *Plant, Cell and Environment*, 20 (12), 1473-1483.

Pastori, G.M., Foyer, C.H., 2002. Common components, networks, and pathways of cross-tolerance to stress. The central role of “redox” and abscisic acid-mediated controls. *Plant Physiology*, 129 (2), 460-468.

Pataki, D.E., Oren, R., 2003. Species differences in stomatal control of water loss at the canopy scale in a mature bottomland deciduous forest. *Advances in Water Resources*, 26 (12), 1267-1278.

Peek, M.S., Forseth, I.N., 2003. Microhabitat dependent responses to resource pulses in the aridland perennial, *Cryptantha flava*. *Journal of Ecology*, 91 (3), 457-466.

Pérez-Bueno, M.L., Johnson, M.P., Zia, A., Ruban, A.V., Horton, P., 2008. The Lhcb protein and xanthophyll composition of the light harvesting antenna controls the ΔpH-dependency of non-photochemical quenching in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS letters*, 582 (10), 1477-1482.

Pietrini, F., Iannelli, M.A., Massacci, A., 2002. Anthocyanin accumulation in the illuminated surface of maize leaves enhances protection from photo-inhibitory risks

at low temperature, without further limitation to photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 25 (10), 1251-1259.

Pinheiro, H.A., DaMatta, F.M., Chaves, A. R., Loureiro, M. E., Ducatti, C., 2005. Drought tolerance is associated with rooting depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. *Annals of Botany*, 96 (1), 101-108.

Pogson, B.J., Rissler, H.M., 2000. Genetic manipulation of carotenoid biosynthesis and photoprotection. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 355 (1402), 1395-1403.

Pompelli, M.F., Barata-Luís, R., Vitorino, H.S., Gonçalves, E.R., Rolim, E.V., Santos, M.G., Ferreira, V.M., Lemos, E.E., Endres, L., 2010. Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. *Biomass and Bioenergy*, 34 (8), 1207-1215.

Prado, C.H.B.A., Passos, E.E.M., De Moraes, J.A.P.V., 2001. Photosynthesis and water relations of six tall genotypes of *Cocos nucifera* in wet and dry seasons. *South African Journal of Botany*, 67 (2), 169-176.

Praxedes, S.C., DaMatta, F.M., Loureiro, M.E., Ferrão, M.A.G., Cordeiro, A.T., 2006. Effects of long-term soil drought photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature coffee (*Coffea canephora* Pierre var. *kouillou*) leaves. *Environmental and Experimental Botany*, 56 (3), 263-273.

Rai, A.K., Takabe, T., 2006. Abiotic stress tolerance in plants (pp. 121-133). Dordrecht: Springer.

Reddy, A.R., Chaitanya, K.V., Vivekanandan, M., 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, 161 (11), 1189-1202.

Rocha, A.D.S., Moraes, J.A.P. V., 1997. Influência do estresse hídrico sobre as trocas gasosas em plantas jovens envasadas de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.). *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 9 (1), 43-48.

Rong-Hua, L., Pei-Guo, G., Baum, M., Grando, S., Ceccarelli, S., 2006. Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. *Agricultural Sciences in China*, 5 (10), 751-757.

Rubaiyat, A., Hossain, M. L., Kristy, S. J., Uddin, M. K., 2013. Ship Breaking Yard Soil: Safe or Harm for Seedlings Growth. *American Journal of Environmental Engineering*, 3 (3), 121-129.

Samuelson, L., Stokes, T., Cooksey, T., McLemore, P., 2001. Production efficiency of loblolly pine and sweetgum in response to four years of intensive management. *Tree Physiology*, 21 (6), 369-376.

Saneoka, H., Moghaieb, R.E.A., Premachandra, G.S., Fujita, K., 2004. Nitrogen nutrition and water stress effects on cell membrane stability and leaf water relations

in *Agrostis palustris* Huds. *Environmental and Experimental Botany*, 52 (2), 131-138.

Scholander, P.F., Hammel, H.T., Bradstreet, E.D., Hemmingsen, E.A., 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148 (3668), 339-346.

Shangguan, Z., Shao, M., Dyckmans, J. 2000a. Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat. *Journal of Plant Physiology*, 156 (1), 46-51.

Shangguan, Z.P., Shao, M., Dyckmans, J., 2000b. Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat. *Environmental and Experimental Botany*, 44 (2), 141-149.

Shaw, B., Thomas, T.H., Cooke, D.T., 2002. Responses of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) to drought and nutrient deficiency stress. *Plant Growth Regulation*, 37 (1), 77-83.

Sherwin, H.W., Farrant, J.M., 1998. Protection mechanisms against excess light in the resurrection plants *Craterostigma wilmsii* and *Xerophyta viscosa*. *Plant Growth Regulation*, 24 (3), 203-210.

Silva, E.D., Ribeiro, R.V., Ferreira-Silva, S.L., Viégas, R.A., Silveira, J.A. G., 2010. Comparative effects of salinity and water stress on photosynthesis, water relations and growth of *Jatropha curcas* plants. *Journal of Arid Environments*, 74 (10), 1130-1137.

Silva, I., Ferreira, E., Pereira, I., Gonçalves, J., Silva, E., Veloso, R., Laia, M., 2014. Growth, Chlorophyll Content and Photosynthetic Capacity of *Eucalyptus* Clones Under Nutrition Omission. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, 8 (10), 87-92.

Silva, L.Q., Araújo, A.C.F., Almeida, G.M., Crispim Filho, A.J., Costa, A.C., Jakelaitis, A., 2016. Modificações fisiológicas em folhas de pequi (*Caryocar brasiliense*) causadas pela aplicação de glyphosate. *Revista Brasileira de Herbicidas*, 15 (2), 165-174.

Smirnoff, N., 2005. Ascorbate, tocopherol and carotenoids: metabolism, pathway engineering and functions. *Antioxidants and Reactive Oxygen Species in Plants*, 53-86.

Souza, R.P., Machado, E.C., Silva, J. A. B., Lagôa, A.M.M.A., Silveira, J.A.G., 2004. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. *Environmental and Experimental Botany*, 51 (1), 45-56.

Specht, A., Turner, J., 2006. Foliar nutrient concentrations in mixed-species plantations of subtropical cabinet timber species and their potential as a management tool. *Forest Ecology and Management*, 233 (2), 324-337.

Streit, N.M., Canterle, L. P., Canto, M.W.D., Hecktheuer, L.H.H., 2005. The chlorophylls. *Ciência Rural*, 35 (3), 748-755.

Taiz, L., Zeiger, E., 2013. *Fisiologia vegetal* (p. 918). Porto Alegre: Artmed.

Teixeira, L.A.F., 2012. Influência da rustificação no comportamento fisiológico de mudas de *Eucalyptus urograndis* submetidas ao déficit hídrico. Universidade Federal de Lavras. Dissertação de mestrado, 1- 47.

Tezara, W., Marín, O., Rengifo, E., Martínez, D., Herrera, A., 2005. Photosynthesis and photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought. *Photosynthetica*, 43 (1), 37-45.

Tezara, W., Mitchell, V.J., Driscoll, S.D., Lawlor, D.W., 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*, 401 (6756), 914-917.

Torres Netto, A., Campostrini, E., de Oliveira, J. G., Bressan-Smith, R.E., 2005. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. *Scientia Horticulturae*, 104 (2), 199-209.

Turnbull, T.L., Warren, C.R., Adams, M.A., 2007. Novel mannose-sequestration technique reveals variation in subcellular orthophosphate pools do not explain the effects of phosphorus nutrition on photosynthesis in *Eucalyptus globulus* seedlings. *New Phytologist*, 176 (4), 849-861.

Van Heerden, P.D.R., Swanepoel, J.W., Krüger, G.H.J., 2007. Modulation of photosynthesis by drought in two desert scrub species exhibiting C3-mode CO₂ assimilation. *Environmental and Experimental Botany*, 61 (2), 124-136.

Veneklaas, E.J., Lambers, H., Bragg, J., Finnegan, P.M., Lovelock, C.E., Plaxton, W.C., Price, C.A., Scheible, Wolf-Rüdiger., Shane, M.W., White, P.J., John, A. Raven, J.A., 2012. Opportunities for improving phosphorus-use efficiency in crop plants. *New Phytologist*, 195 (2), 306-320.

Walters, R.G., 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany*, 56 (411), 435-447.

Wang, W., Vinocur, B., Altman, A., 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218 (1), 1-14.

Warren, C.R., 2011. How does P affect photosynthesis and metabolite profiles of *Eucalyptus globulus*?. *Tree physiology*, 31 (7), 727-739.

Warren, C.R., Ethier, G.J., Livingston, N.J., Grant, N.J., Turpin, D.H., Harrison, D.L., Black, T.A., 2003. Transfer conductance in second growth Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) canopies. *Plant, Cell and Environment*, 26 (8), 1215-1227.

- Warren, C.R., 2011. How does P affect photosynthesis and metabolite profiles of *Eucalyptus globulus*?. *Tree physiology*, 31 (7), 727-739.
- Wellburn, A.R., 1994. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*, 144 (3), 307-313.
- Wu, F., Bao, W., Li, F., Wu, N., 2008a. Effects of drought stress and N supply on the growth, biomass partitioning and water-use efficiency of *Sophora davidii* seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, 63 (1), 248-255.
- Wu, F., Bao, W., Li, F., Wu, N., 2008b. Effects of water stress and nitrogen supply on leaf gas exchange and fluorescence parameters of *Sophora davidii* seedlings. *Photosynthetica*, 46 (1), 40-48.
- Yadollahi, A., Arzani, K., Ebadi, A., Wirthensohn, M., Karimi, S., 2011. The response of different almond genotypes to moderate and severe water stress in order to screen for drought tolerance. *Scientia Horticulturae*, 129 (3), 403-413.
- Yang, X., Chen, X., Ge, Q., Li, B., Tong, Y., Zhang, A., Li, Z., Kuang, T., Lu, C., 2006. Tolerance of photosynthesis to photoinhibition, high temperature and drought stress in flag leaves of wheat: a comparison between a hybridization line and its parents grown under field conditions. *Plant Science*, 171 (3), 389-397.
- Yin, C.Y., Berninger, F., Li, C.Y., 2006. Photosynthetic responses of *Populus przewalski* subjected to drought stress. *Photosynthetica*, 44 (1), 62-68.
- Yoder, B.J., Pettigrew-Crosby, R.E., 1995. Predicting nitrogen and chlorophyll content and concentrations from reflectance spectra (400–2500 nm) at leaf and canopy scales. *Remote Sensing of Environment*, 53 (3), 199-211.
- Yordanov, I., Velikova, V., Tsonev, T., 2003. Plant responses to drought and stress tolerance. *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, Special Issue 187–206.
- Zhang, L., Lianhua, G.U.O., Tianzhen, D.U., 2006. The effects of shading and soil water content on photosynthesis of *Toona ciliata* var. *pubescens* seedlings. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 30 (5), 63.
- Zhao, D., Oosterhuis, D.M., Bednarz, C.W., 2001. Influence of potassium deficiency on photosynthesis, chlorophyll content, and chloroplast ultrastructure of cotton plants. *Photosynthetica*, 39 (1), 103-109.
- Zlatev, Z.S., Yordanov, I.T., 2004. Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. *Bulg. J. Plant Physiol*, 30 (3-4), 3-18.

CAPÍTULO 2

Crescimento, partição de biomassa e discriminação isotópica de carbono em clones de *Toona ciliata* M. Roem. var. *australis* submetidos a restrição hídrica e nutricional

RESUMO

O crescimento de *Toona ciliata* M. Roemer var. *australis* (família Meliaceae) em regiões sujeitas a déficit hídrico e solos com baixa disponibilidade de nutrientes, requer várias adaptações morfológicas e fisiológicas. Este estudo tem como objetivo caracterizar essas adaptações e sua relação com composição isotópica do carbono ($\delta^{13}\text{C}$), e, ainda, objetivou entender se a adubação pode mitigar os efeitos da restrição hídrica em mudas de clones submetidas à restrição hídrica e nutricional. Foi conduzido um estudo em casa de vegetação com mudas de *T. ciliata* que receberam ou não adubação e foram submetidas à restrição hídrica seguido de reidratação. Mudas de dois clones (BV1110 e BV1120), de dois meses de idade, foram submetidas a quatro tratamentos: 1) plantas irrigadas e com adubação (CirCad); 2) plantas irrigadas e sem adubação (CirSad); 3) plantas submetidas a restrição hídrica por 5 dias, seguido de reidratação por 15 dias e mais 8 dias de restrição hídrica e com adubação (SirCad); e 4) plantas submetidas a restrição hídrica por 5 dias, seguido de reidratação por 15 dias e mais 8 dias de restrição hídrica e sem adubação (SirSad). Nos tratamentos com restrição hídrica e, ou, nutricional (CirSad, SirSad) as mudas tiveram redução na taxa de crescimento e produção de biomassa total (Bt). No entanto, houve aumento da razão massa raiz/parte aérea (MSR/MSPA). As mudas adubadas sob déficit hídrico (SirCad) exibiram acentuada recuperação quando reidratadas, mas as respostas foram baixas em condição sem adubação (SirSad). O clone BV1110 apresentou menor número de folíolos (NF), área foliar (AF) e Bt, maior comprimento da raiz (L), MSR/MSPA e $\delta^{13}\text{C}$ evidenciando maior tolerância e resiliência frente ao déficit hídrico e reidratação, enquanto que o clone BV1120 apresentou menor MSR/MSPA e L e maior Bt e AF, com menor potencial de estabelecimento em locais sujeito a restrição hídrica e nutricional. Os resultados sugerem que, dentro de certos limites, o fornecimento da adubação tem um papel mais significativo na limitação do crescimento das plantas de *T. ciliata* que água,

sendo recomendável para estimular o crescimento, melhorar a eficiência do uso da água (EUA) e mitigar os efeitos do déficit hídrico.

Palavras chaves: Cedro-australiano; adubação, déficit hídrico, isótopo de carbono.

1. INTRODUÇÃO

Os plantios de *Toona ciliata* M. Roemer var. *australis* (F. Muell.) Bahadur têm se expandido principalmente nas regiões sudeste e centro-oeste do Brasil, que são caracterizadas por períodos com baixa precipitação e solos de baixa fertilidade e ácidos (Pinheiro et al., 2003; Moretti et al., 2015), fatores ambientais que mais limitam os rendimentos das culturas (Beebe et al., 2011; Yang et al., 2013; Chaturvedi et al., 2014).

Dentre os fatores ambientais, o déficit hídrico é o fator que mais prejudica o crescimento, desenvolvimento e a produtividade das plantas (Shao et al., 2009). Ele reduz o tamanho das folhas, altura e desenvolvimento da raiz, perturba as relações hídricas das plantas e reduz a produção de biomassa (Shao et al., 2008; Anjum et al., 2011). Waraich et al. (2011) sugeriram que a maior disponibilidade de nutrientes no solo mitiga os efeitos negativos da seca nas plantas. Assim, a mudança na disponibilidade de nutrientes teria maior impacto na produtividade em vez de mudanças na disponibilidade ou a eficiência de utilização da água das plantas. No entanto, Yang et al. (2013) acreditam que uma melhoria integrada da resistência à seca com a adaptação a solos com baixa disponibilidade de nutrientes é o mais desejável. Em geral, as demandas de nutrientes e de água estão intimamente relacionadas, e a adubação pode aumentar a eficiência do uso da água (EUA) das culturas (Farooq et al., 2009) visto que plantas adubadas, principalmente com potássio (K), mantêm os estômatos abertos por mais tempo, ou seja, são capazes de manter a pressão de turgescência mais elevada, mesmo sob condições de baixa disponibilidade de água. Isso indica uma interação significativa positiva entre o déficit hídrico e aquisição de nutrientes (Farooq et al., 2009). Além disso, estudos mostram que as culturas reagem positivamente à melhoria da fertilidade do solo sob condições de déficit hídrico (Wu et al., 2008; Farooq et al., 2009). Em contrapartida, outros estudos apontam que a adubação muitas vezes resulta em menos biomassa de raízes, aumento da sensibilidade da folha ao déficit hídrico e que nem sempre

desempenha um papel positivo no alívio aos efeitos adversos da seca no crescimento das plantas (Ashraf et al., 2001; Snyman, 2002).

A eficiência do uso da água (EUA) é um indicador funcional fortemente relacionado com o crescimento das plantas sob condição de déficit hídrico (Liu e Stützel, 2004; Monclus et al., 2006), e, pode dentre outras alternativas, ser avaliado pela composição dos isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) na matéria seca (Farquhar et al., 1989). Além disso, a discriminação isotópica do carbono tem sido proposta e utilizada por diversos autores como critério de seleção indireta de clones potencialmente tolerantes ao déficit hídrico e com melhor EUA (Farquhar et al., 1989; Li, 2000; Impa et al., 2005; Monneveux et al., 2007; Ducrey et al., 2008; Zhang et al., 2009). Dentre as vantagens do método, os autores destacam a rapidez da análise isotópica, e o fornecimento de um resumo de toda a atividade fotossintética ocorrida no período de crescimento avaliado (Rytter, 2005). O déficit hídrico pode gerar adaptação passiva das plantas a uma condição de escassez de água, mas um déficit regulado através de um tratamento de irrigação pode ser utilizado para aumentar o rendimento da cultura (Du et al., 2015).

Pouco é conhecido sobre as exigências hídricas e nutricionais da *Toona ciliata* (Ares e Fownes, 2000; Benatti et al., 2012; Dordel et al., 2011; Hong-gang et al., 2014). Em sua região de origem ela compõe florestas tropicais e subtropicais (Dordel et al., 2010; Rubaiyat et al., 2013; Hong-gang et al., 2014) e no Brasil se desenvolve melhor em solos mais férteis e bem drenados, com precipitação em torno de 1.800 mm anuais, embora suporte estação seca de 2 a 6 meses (Murakami, 2008; Benatti et al., 2012; Moretti et al., 2012). Essas características das plantas indicam a existência de variabilidade genética da espécie (Benatti et al., 2012; Nassur et al., 2013) que pode ser explorada quanto às exigências hídricas e nutricionais.

O objetivo deste trabalho foi avaliar o crescimento, a alocação de biomassa e a discriminação isotópica de carbono em mudas clonais de *Toona ciliata* M. Roemer var. *australis* submetidas as restrições hídricas e, ou, nutricionais, e, ainda, entender se a adubação poderia mitigar os efeitos do déficit hídrico em mudas clonais submetidas à restrição hídrica em solos pobres em nutrientes.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Estabelecimento das plantas e condições da casa de vegetação

Foram usados dois clones de *Toona ciliata* M. Roemer var. *australis*, BV1110 e BV1120, provenientes do Viveiro Bela Vista Florestal, situado em Campo Belo-MG. A escolha do material genético foi feita com base em plantios com características de maior, clone BV1110, ou menor (clone BV1120), produtividade, crescimento e tolerância ao déficit hídrico (informação do Viveiro Bela Vista Florestal). O material vegetal foi inicialmente propagado por miniestaquia em tubetes. Após 60 dias, 96 mudas, 48 de cada clone, de altura uniforme foram transferidas para vaso de polietileno contendo 7 dm³ de um Latossolo Vermelho-Amarelo (Tabela 1). O solo foi previamente corrigido com carbonato de cálcio e magnésio p.a. na relação molar de 3:1, visando atingir 60 % da saturação por bases.

Tabela 1

Características físicas e químicas do solo antes (testemunha) e após aplicação dos tratamentos

Características	Testemunha	C _{ir} C _{ad}	C _{ir} S _{ad}	S _{ir} C _{ad}	S _{ir} S _{ad}
pH (em água)	5,7	5,8	5,8	5,8	5,9
P disponível (mg dm ⁻³)	1,4	12,6	1,2	10,0	1,3
K (mg dm ⁻³)	13,0	95,1	22,0	116,8	36,5
Ca (cmol _c dm ⁻³)	1,4	3,6	3,3	3,6	3,9
Mg (cmol _c dm ⁻³)	0,3	0,9	0,8	0,9	1,0
S (mg dm ⁻³)	2,5	4,7	0,0	3,4	0,0
B (mg dm ⁻³)	0,3	0,5	0,5	0,5	0,5
Zn (mg dm ⁻³)	0,8	4,3	1,1	7,7	1,2
Cu (mg dm ⁻³)	4,4	6,7	5,1	7,8	5,9
Al (cmol _c dm ⁻³)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Saturação por Bases (V %)	40,3	64,6	65,7	65,1	66,9
Matéria orgânica (dag kg ⁻¹)	1,5	-	-	-	-
Teor areia (dag kg ⁻¹)	35	-	-	-	-
Densidade do solo (g cm ⁻³)	1,02	-	-	-	-
Capacidade de campo-umidade gravimétrica(%)	29,8	-	-	-	-

Os vasos foram transferidos para casa de vegetação do Departamento de Solos, da Universidade Federal de Viçosa- MG, onde a temperatura média era de 35 °C durante o dia. As mudas foram cultivadas durante 90 dias até estarem prontas para a aplicação dos tratamentos. Aos 10 dias após o transplântio, todas as mudas receberam 50 mL de uma solução NPK (20-05-20) por vaso, contendo 14, 3 mg dm⁻³ de N e K e 3,7 mg dm⁻³ de P₂O₅, visando corrigir uma clorose generalizada nas plantas. Além disso, foi realizada uma adubação foliar com bórax a 0,1 % aos 83 e 88 dias após o transplântio, visando corrigir deficiência de boro nas plantas. As

plantas foram irrigadas diariamente com água deionizada, para assegurar o estabelecimento das mesmas.

2.2. Tratamentos

Os tratamentos foram constituídos pela combinação de dois clones (BV1110 e BV1120) e quatro condições de irrigação e nutrição: 1) plantas irrigadas e com adubação-CirCad; 2) plantas irrigadas e sem adubação-CirSad; 3) plantas submetidas a restrição hídrica por 5 dias, seguido de reidratação por 15 dias e mais 8 dias de restrição hídrica e com adubação-SirCad; e 4) plantas submetidas a restrição hídrica por 5 dias, seguido de reidratação por 15 dias e mais 8 dias de restrição hídrica e sem adubação-SirSad. O experimento foi instalado em delineamento de blocos inteiramente ao acaso, com seis repetições, sendo a unidade experimental constituído por um vaso com duas plantas. Os tratamentos de adubação foram iniciados em 12 de novembro de 2014, após a aclimação das mudas. Os 48 vasos foram divididos em dois grupos. Nos 24 adubados (Cad), foram aplicados o equivalente a $100,4 \text{ mg dm}^{-3}$ de N; $222,6 \text{ mg dm}^{-3}$ de P; $169,4 \text{ mg dm}^{-3}$ de K e $26,2 \text{ mg dm}^{-3}$ de S, utilizando-se $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ e K_2SO_4 , p.a.. Essa adubação foi aplicada em cinco covetas laterais às mudas, na profundidade de 5 cm, em cada vaso. Nessa mesma época, foram aplicados 10 mL de solução/vaso, de modo a fornecer $1,0 \text{ mg dm}^{-3}$ de B; $1,3 \text{ mg dm}^{-3}$ de Cu e $4,0 \text{ mg dm}^{-3}$ de Zn, utilizando-se como fontes os sais p.a. H_3BO_3 ; ZnSO_4 , CuSO_4 . Nos outros 24 vasos não adubados (Sad) não foi realizado nenhum tipo de adubação, exceto na fase de aclimação.

Os tratamentos com restrição hídrica foram iniciados em 20 de novembro de 2014. As plantas dos tratamentos com déficit hídrico foram submetidas a duas restrições hídricas dentro do período de 28 dias. A restrição foi constituída por suspensão da irrigação durante cinco dias (20 a 24 de novembro 2014). Nesse período as plantas foram acompanhadas visualmente, por medições da taxa fotossintética e pelo potencial hídrico foliar, sendo reidratadas quando a taxa fotossintética e o potencial hídrico foliar das plantas não irrigadas alcançaram valores próximos a $1,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e $-2,39 \text{ Mpa}$, respectivamente e apresentavam murcha intensa. Após recuperação total das plantas em respostas à irrigação por 15 dias (24 de novembro a 09 dezembro 2014), houve nova suspensão da irrigação por mais oito dias (10 a 17 dezembro de 2014), concluindo-se então o experimento.

A irrigação foi efetuada diariamente, com base no peso dos vasos, procurando-se manter o teor de umidade do solo próximo a 80 % da capacidade de campo.

2.3. Medições e cálculos

A altura da planta (H), diâmetro do coleto (D) e número de folíolos (NF) foram mensuradas quatro vezes: em 19 de novembro, 26 de novembro, 03 de dezembro e 17 dezembro de 2014. No final do experimento as plantas foram colhidas e cada muda foi então dividida em raízes, caules e folhas, sendo estes componentes secos em estufa com circulação forçada de ar a 65 °C até atingir peso constante para determinação da biomassa. A Biomassa total (Bt) da planta foi a soma da massa de matéria seca das raízes (MSR), do caule (MSC) e das folhas (MSF). O comprimento da raiz (L) foi determinado por um aparelho modelo LA 2400, acoplado em um computador contendo o software *WinRHIZO* Pro 2009a. A área foliar (AF) foi determinada com um medidor de área foliar, modelo LI 3100, LI-COR®. A razão raiz/parte aérea (MSR/MPA), razão raiz/área foliar (MSR/AF), área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) foram calculados como:

- (1) $MSR/MSPA = \text{massa de matéria seca da raiz} / (\text{massa de matéria seca do caule} + \text{massa de matéria seca da folha});$
- (2) $RAF = \text{área foliar} / \text{biomassa total da planta};$
- (3) $AFE = \text{área foliar} / \text{massa de matéria seca da folha};$
- (4) $(MSR/AF) = \text{massa de matéria seca da raiz} / \text{área foliar}.$

A composição isotópica do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) foi determinada em amostras de folhas coletadas no fim do experimento, após serem secas em estufas e homogeneizadas por moagem em moinho de bolas, utilizando-se espectrômetro de massa de razão isotópica (ANCA-GLS, Sercom, Crewe, UK em relação ao padrão internacional PDB (*Pee Dee Belemnite*)).

2.4. Análise estatística

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) para detectar diferenças entre clones e entre os tratamentos com regimes de água e adubação. Estimou-se o coeficiente de correlação de Pearson, e adotou-se o nível de 0,05 de probabilidade para comparar as características avaliadas. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa Statistica 13.

3. RESULTADOS

3.1. Características de crescimento

O crescimento do diâmetro do coleto, da altura e do número de folíolos dos clones de *T. ciliata* foram negativamente afetados pela restrição hídrica e pela omissão de adubação (Figura 1). Os folíolos das plantas sob déficit hídrico sofreram senescência e caíram, o que ocasionou decréscimo no número dos mesmos, mas com a reidratação todas as plantas recuperaram e retomaram ao crescimento. Porém, nos tratamentos com ausência de adubação (CirSad e SirSad) o crescimento em altura e diâmetro se estabilizou ao longo do tempo, independente da oferta de água.

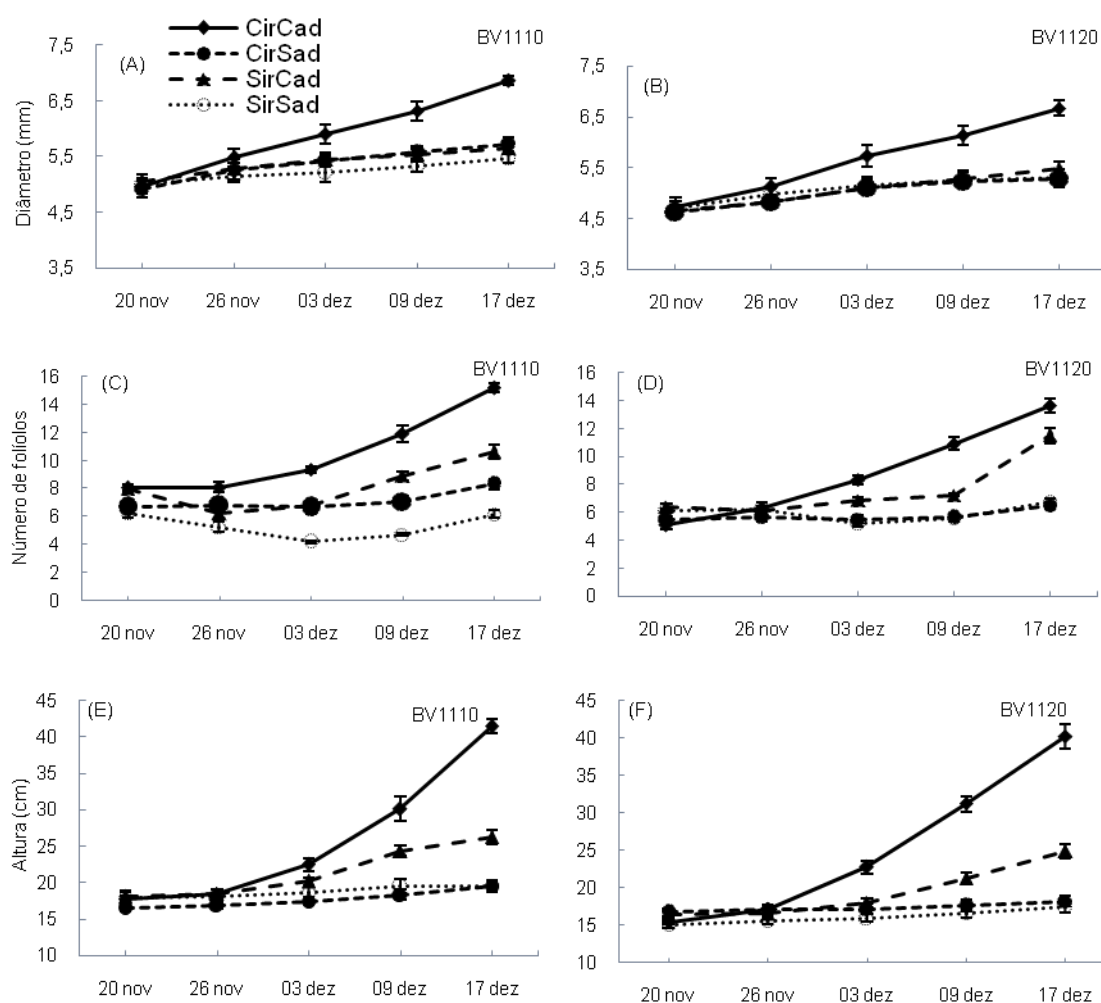


Fig 1. (A-F) Crescimento do diâmetro do coleto, da altura de mudas e do número de folíolos de dois clones (BV1110 e BV1120) de *Toona ciliata* var. *australis* influenciados pelos tratamentos: CirCad: plantas irrigadas e com adubação; CirSad: plantas irrigadas e sem adubação; SirCad: plantas submetidas ao déficit hídrico por 5 dias, seguido de reidratação por 15 dias e mais 8 dias de déficit hídrico e com adubação e SirSad: plantas submetidas ao déficit hídrico por 5 dias, seguido de reidratação por 15 dias e mais 8 dias de déficit hídrico e sem adubação, entre os meses de novembro a dezembro de 2014. As barras indicam erro padrão ($n=6$).

Os três fatores em estudo, isto é clone, déficit hídrico e adubação influenciaram significativamente ($p < 0,01$) os valores da altura, diâmetro do coleto, número de folíolos, área foliar e comprimento de raiz ao final do experimento (Tabela 2). Contudo, o número de folíolos e área foliar não foram significativamente influenciados pelo clone, assim como o comprimento de raiz não o foi pela adubação.

A interação adubação x déficit hídrico teve efeitos ($p < 0,01$) para todas as características avaliadas. No entanto, o número de folíolos e o comprimento de raiz foram afetados pela interação clone x déficit hídrico ($p < 0,01$). As interações clone x adubação e clone x déficit hídrico x adubação só afetaram ($p < 0,05$) a área foliar.

Tabela 2

Altura, diâmetro do coleto, número de folíolos, área foliar e comprimento da raiz (médias \pm erro padrão, $n=6$) de dois clones (BV1110 e BV1120) de *Toona ciliata* var. *australis* a expostos à restrição nutricional e hídrica com reidratação, no final do experimento

Tratamento	Altura (cm)	Diâmetro do coleto (mm)	Número de folíolos	Área foliar (cm ²)	Comprimento da raiz (cm)
-----BV1110-----					
C _{ir} C _{ad}	41,39 \pm 0,97	6,86 \pm 0,09	15,20 \pm 0,33	39,85 \pm 2,70	64,61 \pm 5,20
C _{ir} S _{ad}	19,54 \pm 0,61	5,71 \pm 0,13	8,30 \pm 0,38	9,45 \pm 0,34	50,95 \pm 3,94
S _{ir} C _{ad}	26,23 \pm 0,95	5,65 \pm 0,09	10,60 \pm 0,49	19,03 \pm 2,53	39,23 \pm 3,75
S _{ir} S _{ad}	20,58 \pm 0,91	5,46 \pm 0,08	6,17 \pm 0,28	15,03 \pm 0,61	41,19 \pm 1,80
-----BV1120-----					
C _{ir} C _{ad}	40,18 \pm 1,67	6,67 \pm 0,14	13,67 \pm 0,53	33,84 \pm 1,91	39,05 \pm 5,14
C _{ir} S _{ad}	18,15 \pm 0,71	5,28 \pm 0,13	6,50 \pm 0,22	15,23 \pm 1,20	29,42 \pm 2,13
S _{ir} C _{ad}	24,82 \pm 0,99	5,49 \pm 0,13	11,50 \pm 0,55	21,83 \pm 0,63	33,22 \pm 3,69
S _{ir} S _{ad}	17,38 \pm 0,74	5,29 \pm 0,18	6,79 \pm 0,25	17,20 \pm 1,96	33,48 \pm 1,18
Anova (F)					
C	4,90*	8,08**	3,34	0,88	34,02**
DH	128,31**	62,81**	75,63**	25,06**	12,53**
Ad	440,14**	76,29**	549,75**	130,23**	4,08
C x DH	0,11	0,78	24,09**	1,06	10,24**
C x ad	0,10	0,55	0,30	4,89 *	0,05
DH x ad	115,16**	41,68**	24,76**	63,95**	5,98*
C x DH x ad	0,04	0,48	0,00	6,05*	0,30

CirCad: plantas irrigadas e com adubação; CirSad: plantas irrigadas e sem adubação; SirCad: plantas com déficit hídrico por 5 dias, reidratação por 15 dias e mais 8 dias de déficit hídrico e com adubação e SirSad: plantas com déficit hídrico por 5 dias, reidratação por 15 dias e mais 8 dias de déficit hídrico e sem adubação. C: clone; DH: déficit hídrico; Ad: adubação. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

Todas as cinco características de crescimento avaliadas, em ambos os clones, foram mais fortemente afetadas pela restrição conjunta de água e nutrientes

(SirSad). Mudanças com adubação apresentaram altura, número de folíolos e área foliar um pouco maior mesmo na condição de déficit hídrico (Tabela 2).

3.2. Produção e partição de biomassa

A restrição hídrica, a adubação e a combinação de ambos influenciaram ($p < 0,01$) a biomassa total e os seus componentes nas mudas dos dois clones de *T. ciliata* no final da experimentação (Tabela 3). Embora a biomassa da raiz tenha sido influenciada ($p < 0,01$) pelo déficit hídrico e pela adubação, a combinação destes fatores não teve efeito ($p < 0,05$) sobre esta característica. No entanto, tanto o clone, como interação clone x restrição hídrica afetou ($p < 0,05$) a biomassa de raiz. Esta interação afetou também as demais características da planta, exceto a biomassa do caule. As demais interações não apresentaram efeitos significativos para biomassa total e seus componentes. A proporção de raízes em relação à parte aérea aumentou com a restrição de água e de nutrientes.

As mudas sem adubação, independentemente do regime hídrico (CirSad e SirSad), apresentaram menor AFE, mas por outro lado alta relação MSR/MSPA e MSR/AF, ou seja, um aumento relativamente maior na biomassa de raízes nos dois clones avaliados. Estas características foram influenciadas ($p < 0,01$) pelo clone, déficit hídrico e adubação, exceto a MSR/AF que não sofreu efeito significativo do déficit hídrico (Tabela 4). Embora a AFE e MSR/MSPA tenham sido influenciados ($p < 0,01$) pelo clone, adubação e o déficit hídrico, só a interação déficit hídrico x adubação afetou as mesmas. A MSR/MSPA aumentou na condição de déficit hídrico (SirSad), exceto para as plantas adubadas.

A composição isotópica do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) foi utilizada como medida indireta da eficiência do uso da água (EUA). A $\delta^{13}\text{C}$ foi influenciada ($p < 0,01$) pelo clone, déficit hídrico e adubação. No entanto, quanto às interações só houve efeito ($p < 0,01$) entre clone x adubação como descrito na Tabela 4.

Tabela 3

Produção de biomassa (médias \pm erro padrão, $n=6$) e partição (percentagem da biomassa total) de dois clones (BV1110 e BV1120) de *Toona ciliata* var. *australis* expostos à restrição nutricional e hídrica com reidratação, no final do experimento

Tratamento	Folha (g planta ⁻¹)	Caule (g planta ⁻¹)	Raiz (g planta ⁻¹)	Parte aérea (g planta ⁻¹)	Total (g planta ⁻¹)
-----BV1110-----					
C _{ir} C _{ad}	5,89 \pm 0,57 43,65 %	3,94 \pm 0,42 29,17 %	3,67 \pm 0,20 27,18 %	9,83 \pm 0,96 72,82 %	13,50 \pm 1,13 100,00 %
C _{ir} S _{ad}	1,74 \pm 0,12 26,12 %	1,55 \pm 0,12 23,30 %	3,37 \pm 0,21 50,58 %	3,29 \pm 0,23 49,42 %	6,65 \pm 0,33 100,00 %
S _{ir} C _{ad}	1,83 \pm 0,27 29,37 %	1,73 \pm 0,10 27,74 %	2,67 \pm 0,26 42,89 %	3,55 \pm 0,31 57,11 %	6,22 \pm 0,54 100,00 %
S _{ir} S _{ad}	0,61 \pm 0,17 13,74 %	1,40 \pm 0,15 31,26 %	2,46 \pm 0,20 55,00 %	2,01 \pm 0,23 45,00 %	4,47 \pm 0,39 100,00 %
-----BV1120-----					
C _{ir} C _{ad}	5,57 \pm 0,44 45,53 %	3,76 \pm 0,39 30,76 %	2,90 \pm 0,23 23,71 %	9,34 \pm 0,78 76,29 %	12,23 \pm 0,86 100,00 %
C _{ir} S _{ad}	1,23 \pm 0,24 23,04 %	1,55 \pm 0,21 29,00 %	2,56 \pm 0,37 47,96 %	2,77 \pm 0,38 52,04 %	5,33 \pm 0,74 100,00 %
S _{ir} C _{ad}	2,12 \pm 0,27 32,83 %	1,94 \pm 0,18 30,12 %	2,39 \pm 0,12 37,05 %	4,06 \pm 0,41 62,95 %	6,45 \pm 0,37 100,00 %
S _{ir} S _{ad}	1,21 \pm 0,31 23,14 %	1,45 \pm 0,22 27,80 %	2,55 \pm 0,34 49,06 %	2,65 \pm 0,50 50,94 %	5,20 \pm 0,77 100,00 %
Anova (F)					
C	0,01	0,06	27,18**	0,03	3,21
DH	378,69**	154,76**	51,47**	318,66**	286,65**
Ad	569,56**	248,83**	4,32**	490,10**	340,78**
C x DH	14,83**	1,69	17,11*	8,88**	15,36**
C x ad	0,06	0,00	0,97	0,03	0,24
DH x ad	204,57**	120,33**	3,14	195,65 **	140,04**
C x DH x ad	1,19	0,96	1,51	0,04	0,38

CirCad: plantas irrigadas e com adubação; CirSad: plantas irrigadas e sem adubação; SirCad: plantas com déficit hídrico por 5 dias, reidratação por 15 dias e mais 8 dias de déficit hídrico e com adubação e SirSad: plantas com déficit hídrico por 5 dias, reidratação por 15 dias e mais 8 dias de déficit hídrico e sem adubação. C: clone; DH: déficit hídrico; Ad: adubação. *p < 0,05; **p < 0,01.

Tabela 4

Razão raiz/parte aérea (MSR/MSPA), área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF), razão raiz/área foliar (MSR/AF), composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) (médias \pm erro padrão, $n=6$) de dois clones (BV1110 e BV1120) de *Toona ciliata* var. *australis* expostos à restrição nutricional e hídrica com reidratação, no final do experimento

Tratamento	AFE ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)	RAF ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)	MSR/MSPA	MSR/AF	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
-----BV1110-----					
C _{ir} C _{ad}	255,27 \pm 2,64	1,50 \pm 0,13	0,38 \pm 0,01	0,19 \pm 0,02	-26,28 \pm 0,07
C _{ir} S _{ad}	96,06 \pm 5,15	0,70 \pm 0,03	1,03 \pm 0,05	0,72 \pm 0,05	-27,78 \pm 0,05
S _{ir} C _{ad}	160,97 \pm 6,04	1,55 \pm 0,21	0,75 \pm 0,02	0,31 \pm 0,05	-25,79 \pm 0,02
S _{ir} S _{ad}	154,81 \pm 6,83	1,70 \pm 0,11	1,23 \pm 0,05	0,33 \pm 0,02	-27,42 \pm 0,19
-----BV1120-----					
C _{ir} C _{ad}	255,54 \pm 6,30	1,38 \pm 0,06	0,31 \pm 0,02	0,17 \pm 0,01	-27,06 \pm 0,16
C _{ir} S _{ad}	105,02 \pm 4,55	1,50 \pm 0,22	0,92 \pm 0,03	0,35 \pm 0,05	-27,67 \pm 0,03
S _{ir} C _{ad}	186,99 \pm 6,99	1,70 \pm 0,06	0,60 \pm 0,04	0,22 \pm 0,01	-26,27 \pm 0,06
S _{ir} S _{ad}	159,08 \pm 5,45	1,64 \pm 0,11	0,99 \pm 0,08	0,31 \pm 0,03	-27,50 \pm 0,36
Anova (F)					
C	6,63**	0,83	21,65**	11,93**	7,22**
DH	10,63**	56,55**	58,04**	1,65	16,05**
Ad	501,57**	38,66**	305,49**	35,17**	119,39**
C x DH	1,88	21,02**	3,47	0,86	0,06
C x ad	0,72	0,08	1,22	1,46	7,99**
DH x ad	322,43**	9,95**	10,05**	20,29**	2,78
C x DH x ad	3,93	23,34**	0,13	3,91	1,20

CirCad: plantas irrigadas e com adubação; CirSad: plantas irrigadas e sem adubação; SirCad: plantas com déficit hídrico por 5 dias, reidratação por 15 dias e mais 8 dias de déficit hídrico e com adubação e SirSad: plantas com déficit hídrico por 5 dias, reidratação por 15 dias e mais 8 dias de déficit hídrico e sem adubação. C: clone; DH: déficit hídrico; Ad: adubação. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

3.3. Correlação da produção de biomassa com variáveis selecionadas

A biomassa total (Bt) mostrou correlação negativa significativa ($p < 0,05$) com MSR/MSPA, RAF e correlação positiva significativa ($p < 0,05$) com H, D, NF, AF, AFE, L, mas não correlacionou significativamente com $\delta^{13}\text{C}$, nos dois clones (Tabela 5).

No clone BV1110 a RAF não mostrou correlação significativa ($p < 0,05$) com H, AF, AFE, L, MSR/AF e $\delta^{13}\text{C}$. No clone BV1120 a RAF se correlacionou significativamente ($p < 0,05$) com todas as características avaliadas, exceto L e $\delta^{13}\text{C}$. No clone BV1110 a H aumentou ($p < 0,05$) com o aumento do L e $\delta^{13}\text{C}$, mas não foi encontrada correlação significativa ($p < 0,05$) entre essas características no clone BV1120.

Tabela 5

Matriz de correlação de algumas características morfológicas e fisiológicas de dois clones, BV1110 e BV1120, de *Toona ciliata* var. *australis* expostos à restrição nutricional e hídrica com reidratação.

Variáveis	Bt	H	D	NF	MSR/MSPA	AF	AFE	RAF	L	MSR/AF
BV1110										
H	0,920**									
D	0,935**	0,861**								
NF	0,902**	0,928**	0,848**							
MSR/MSPA	-0,872**	-0,910**	-0,821**	-0,925**						
AF	0,812**	0,872**	0,840**	0,805**	-0,788**					
AFE	0,760**	0,881**	0,741**	0,748**	-0,748**	0,912**				
RAF	-0,562**	-0,394	-0,442**	-0,589**	0,586**	-0,153	-0,029			
L	0,644**	0,494**	0,642**	0,488**	-0,501**	0,606**	0,461**	-0,333		
MSR/AF	-0,392	-0,562**	-0,360	-0,392	0,507**	-0,703	-0,799**	-0,213	-0,275	
$\delta^{13}\text{C}$	0,380	0,604**	0,361	0,619**	-0,658**	0,547**	0,612**	-0,126	0,053	-0,561**
BV1120										
H	0,957**									
D	0,910**	0,847**								
NF	0,801**	0,903**	0,703**							
MSR/MSPA	-0,852**	-0,885**	-0,731**	-0,881**						
AF	0,895**	0,873**	0,804**	0,806**	-0,867**					
AFE	0,816**	0,863**	0,774**	0,862**	-0,790**	0,809**				
RAF	-0,823**	-0,775**	-0,712**	-0,695**	0,776**	-0,611**	-0,656**			
L	0,415**	0,401	0,466**	0,334	-0,248	0,345	0,354	-0,301		
MSR/AF	-0,570**	-0,574**	-0,545**	-0,626**	0,636**	-0,74**7	-0,690**	0,416**	-0,260	
$\delta^{13}\text{C}$	0,201	0,297	0,171	0,524**	-0,456**	0,342	0,395	-0,270	0,149	-0,465**

4. DISCUSSÃO

4.1. *Respostas em crescimento e produção de biomassa a restrição hídrica e nutricional*

Os resultados deste estudo indicam que tanto o déficit hídrico quanto a ausência da adubação limitam o crescimento e a produção de biomassa de mudas de *T. ciliata*, o que está de acordo com as conclusões de estudo anteriores para outras espécies em condições semelhantes (Gonçalves e Passos, 2000; Corkidi et al., 2002; James et al., 2005; Wu et al., 2008; Waraich et al., 2011). Independentemente do suprimento de água, a não aplicação de fertilizantes reduz drasticamente o crescimento das mudas e a produção de biomassa. As características de crescimento das plantas, incluindo altura, diâmetro do coleto, número de folíolos, área foliar, biomassa total e seus componentes responderam positivamente à adubação mesmo quando as mudas estavam sob déficit hídrico, indicando o papel da adubação na mitigação parcial dos efeitos da seca. Estes resultados mostram que a adubação foi mais determinante no crescimento das mudas do que o déficit hídrico na intensidade aplicada, que levou o potencial hídrico foliar a -2,39 MPa (Capítulo 1), considerado altamente restritivo para muitas espécies agrícolas (Saneoka et al., 2004; Liberato et al., 2006; Villagra e Cavagnaro, 2006). Saneoka et al. (2004) sugerem que a adubação pode contribuir para a tolerância de plantas à seca, evitando danos na membrana da célula e melhorando a osmoregulação. Por outro lado, Wu et al. (2008) relatam que a seca tem papel mais determinante que a limitação nutricional no crescimento de *Sophora davidii*, embora, em parte, o fornecimento de nutrientes pode sim melhorar a adaptabilidade das plantas sob condições de seca. Outros autores observaram que a adubação promoveu o crescimento das plantas apenas quando não houve restrição hídrica, enquanto sob condições de déficit hídrico seus efeitos sobre o crescimento foram negativos (Yin et al., 2009; Sun et al., 2011). Para Seagle e McNaughton (1993) e Saneoka et al. (2004) a adubação apropriada pode aliviar o déficit hídrico, contribuindo para a tolerância a seca, alterando as estratégias de adaptação das plantas em condições de déficit hídrico tantos em regiões úmidas quanto secas.

O déficit hídrico inibe a divisão celular e afeta negativamente a fotossíntese e a absorção de nutrientes, o que contribui para a redução nas taxas de crescimento (Zhu, 2001; Jaleel et al., 2009). Essa redução é considerada como uma característica adaptativa para a sobrevivência da planta em condições de déficit, pois permite

direcionar assimilados e energia, antes utilizados para o crescimento da parte aérea, para moléculas protetoras para combater o efeito do estresse (Zhu, 2002) e/ou para manter o crescimento da raiz para maior absorção de água (Chaves et al., 2003). Espécies com mecanismos adaptativos em condições de déficit hídrico geralmente apresentam menor plasticidade fenotípica do que as espécies não adaptadas. Como consequência, a tolerância de uma espécie ao déficit hídrico pode ser estimada por meio da proporção da redução da biomassa da planta sob déficit hídrico em relação ao tratamento controle sem déficit hídrico (Munns, 2002; Villagra e Cavagnaro, 2006). Nesse sentido, a redução na produção de biomassa total e seus componentes, principalmente nos tratamentos com déficit hídrico e sem adubação (SirSad) foi maior no clone BV1110 que o BV1120 (Tabela 3), sugerindo que o clone BV1110 tem maior capacidade de adaptação a condições de déficit hídrico.

Respostas adaptativas morfológicas e fisiológicas em diferentes espécies florestais podem representar um mecanismo primário pelo qual as espécies reagem a condições de déficit hídrico (Li et al., 2000; Li e Wang, 2003; Ngugi et al., 2004; Merchant et al., 2006; Carter e White, 2009; Cabral et al., 2011; Hong-gang et al., 2014). Neste trabalho, no entanto, as mudas apresentaram respostas morfológicas inconsistentes para o déficit hídrico em diferentes condições de adubação. Mudas submetidas ao déficit hídrico e com adubação (SirCad) mostraram aumento na altura, diâmetro, número de folíolos, área foliar, AFE, MSR/MSPA, na biomassa total e seus componentes, mas as mudas sem adubação independentemente da reidratação (CirSad, SirSad) mostraram uma tendência decrescente ou houve pouca diferença entre elas em todas as características acima, principalmente no clone BV1120. Esses resultados mostram que as plantas que foram expostas a mais de um fator de restrição, déficit hídrico e nutricional (SirSad), apresentaram em alguns casos melhor adaptação, comparadas com as que estavam sujeitas a apenas um dos fatores isolados (CirSad). Tais respostas podem ser atribuídas ao equilíbrio entre a absorção de água e utilização dos nutrientes, que estimula as plantas a ajustarem seu crescimento para facilitar a aquisição e distribuição de recursos que restringem seu crescimento (Monclus et al., 2006), água e nutrientes neste caso. Nesse sentido, o aumento do número de folíolos e a redução na quantidade de raízes com a presença de adubação (Tabela 2 e 3) podem ser atribuídos ao fato de que as plantas adubadas, principalmente com N, usam os nutrientes para a produção e manutenção de folhas, de modo a maximizar a fixação de carbono, reduzindo severamente o crescimento

das raízes (Broadley et al., 2000; Salih et al., 2005). Além disso, os resultados indicam que o fornecimento adequado de água juntamente com a adubação pode contribuir para aumentar número de folíolos e a área foliar, refletindo em maior assimilação de carbono e taxa fotossintética (Capítulo 1), e conseqüentemente em maior altura (Arora et al., 2001; Wu et al., 2008). Estes resultados foram consistentes com os encontrados por Wu et al. (2008) e com a teoria geral de que baixa disponibilidade de nutrientes no solo estimulam o crescimento da raiz (Tan e Hogan, 1997) e alta disponibilidade de nutrientes favorecem o crescimento da parte aérea (Li e Kang, 2002).

O crescimento das plantas é função de complexa interação entre os dois principais órgãos da planta, o sistema radicular e a parte aérea. São eles que estabelecem o equilíbrio funcional e se ajustam às mudanças ambientais para obter mais recursos limitantes (Anjum et al., 2011). As mudas de *T. ciliata* em condições de déficit apresentaram maior biomassa de raiz e manutenção de elevada MSR/MSPA, sendo os maiores valores verificados para o clone BV1110 (Tabela 3 e 4). É relatado por diversos autores que quando a disponibilidade de água é limitada, a razão MSR/MSPA das plantas aumenta, havendo, em consequência, diminuição da perda de água por transpiração (Capítulo 1) e aumento relativo da sua absorção em condições de seca, o que, na maioria das vezes, leva à paralisação do crescimento da parte aérea, à diminuição da taxa do crescimento da planta como o todo, da produção de biomassa foliar, devido a maior alocação de fotoassimilados na raiz, para manter uma maior MSR/MSPA e maior área de exploração do solo (Li et al., 2000; Feiguerôa et al., 2004; Yin et al., 2005; Martin e Stephens, 2006; Villagra e Cavagnaro, 2006; WU et al., 2008; Hong-gang et al., 2014) e conseqüentemente, maior absorção de água e nutrientes. O fato do clone BV1110 apresentar maior L, biomassa de raiz e MSR/MSPA (Tabela 3 e 4) o que pode estar associado a um mecanismo de maior tolerância ao déficit hídrico, pois sistemas radiculares extensos são vitais para plantas cultivadas em solos com baixa disponibilidade de água ou de nutrientes (Gewin, 2010; Bengough et al., 2011). Além disso, a redução na assimilação de carbono (Capítulo 1) pela folha devido a menor área foliar pode resultar, em termos relativos, em maior biomassa de raiz, refletido pela maior relação MSR/AF (Tabela 4), que também foi maior no clone BV1110.

Sob adubação, as mudas de *T. ciliata* apresentaram menores reduções na área foliar e a AFE, sob condição de restrição hídrica (SirCad). Esse comportamento

foi observado em mudas de eucalipto (Gonçalves e Passos, 2000). Isto sinaliza que adubação pode aumentar a eficiência da fotossíntese (Capítulo 1) e a eficiência de utilização de outros recursos sob condição de déficit hídrico, e, além disso, melhorar a tolerância à seca de mudas (Wu et al., 2008; Hodgson et al., 2011). No entanto, pode-se inferir que a aclimatação das mudas, utilizando apenas o manejo hídrico, não seja a técnica mais adequada para garantir a sobrevivência das mudas no campo e, sim, uma aclimatação aliada a uma nutrição adequada das mudas e o melhoramento genético (Lopes et al., 2011; Rocha, 2013; Taiz e Zeiger, 2013). Liu e Stutzel (2004), Vilagra e Cavagnaro (2006), Efeoglu et al. (2009) observaram redução da AFE em genótipos em que a irrigação foi suspensa e quando reirrigadas retomavam o crescimento e se igualavam às plantas irrigadas normalmente. Neste estudo só em plantas adubadas a reidratação teve esse efeito.

O déficit hídrico pode reduzir a taxa de produção de biomassa em grande parte por meios dos seus efeitos inibitórios na expansão foliar, desenvolvimento foliar e, conseqüentemente, redução da interceptação da luz (Stape et al., 2004; Efeoglu et al., 2009; Achten et al., 2010; Anjum et al., 2011). Porém, a redução do número de folíolos e da área foliar em conjunto com RAF e AFE também é uma estratégia de redução da perda de água pela transpiração em condição de déficit hídrico, e tem sido observada por diversos autores (Liu e Stützel, 2004, Villagra e Cavagnaro, 2006; Wu et al., 2008; Martins et al., 2010).

A redução da RAF junto com AF mantém maior eficiência foliar e maior produção de biomassa mesmo com menor AF (Silva e nogueira, 2003; Martins et al., 2010). Isso acontece porque a RAF é uma componente morfológica, tendo em vista que representa a razão entre a área foliar responsável pela interceptação da energia luminosa e CO₂ e a matéria seca total, ou seja, é a área foliar útil para o crescimento (Silva e nogueira, 2003). Assim plantas que utilizam menor área foliar para produzir a mesma quantidade de biomassa seca sob estresse demonstra maior eficiência foliar. Com base nos resultados, pode se inferir que, em geral, o déficit hídrico e, ou nutricional diminuiu a eficiência foliar das plantas de *T. ciliata* (Tabela 4). Das características morfológicas, a área foliar é a primeira afetada pelo estresse imposto pela deficiência hídrica, devido ao decréscimo na expansão foliar, podendo ser acompanhado de senescência foliar (Zhang et al., 2004; Díaz-Lopez et al., 2012).

O déficit hídrico aumenta a senescência das folhas, principalmente em espécies caducifólias, como a *T. ciliata*, que são mais sensíveis a deficiência hídrica.

Este é um mecanismo para assegurar o equilíbrio da água e reduzir a transpiração, mas as plantas são logo recompensadas por novas folhas em condições favoráveis (Gindaba et al., 2004; Gindaba et al., 2005), como aconteceu após a reidratação das mudas adubadas (Tabela 2). Isto ocorre porque o solo seco não pode fornecer nitrogênio suficiente para suprir as necessidades de crescimento da cultura e o nitrogênio do interior da planta é retranslocado das folhas mais velhas para os pontos de crescimento. Entretanto, a intensidade da senescência depende da quantidade de nitrogênio no solo, das reservas de nitrogênio na planta e da demanda de nitrogênio dos pontos de crescimento (Wolfe et al., 1988).

As diferenças morfológicas e fisiológicas detectadas na *T. ciliata* podem explicar os mecanismos de adaptação específicos dentro da espécie sob déficit hídrico. O clone BV1120, cresceu mais lentamente sob os diferentes tratamentos, produzindo menor H, D, L, MSR/MSPA, MSR/AF e maior AF, NF, AFE e Bt, comparado com o clone BV1110, fato mais evidente nos tratamentos sob restrição hídrica e/ou nutricional (SirSad, CirSad). No entanto, para Munns (2002), Villagra e Cavagnaro (2006) a adaptação a locais secos é evidenciada por menor AF, NF, AFE e menor produção de biomassa, comparado com o tratamento controle, sem restrição hídrica. E, ainda segundo esses autores quanto menor produção de biomassa em condição de estresse maior é a tolerância da planta. Esses ajustes estruturais no crescimento da planta, bem como nos mecanismos fisiológicos, são estratégias adaptativas de sobrevivência ao ambiente estressante (Zhang et al., 2004; Díaz-Lopez et al., 2012). Plantas que têm sistemas radiculares mais extensos são também favorecidas para sobreviver em ambientes mais secos, e mais propensas a tolerar secas severas ocasionais e a “encontrar” os nutrientes que são distribuídos irregularmente em muitos solos, contribuindo para maiores taxas de crescimento quando estiver água disponível. Esta inter-relação entre a taxa de crescimento e tolerância à seca pode ser importante mecanismo para a sobrevivência da *T. ciliata* em locais com períodos de estiagem.

Como resultado, parece que o clone BV1110 apresenta mais mecanismos de adaptação à seca que o BV1120, por apresentar vantagem de maior crescimento, maior L, maior MSR/MSPA e menos perda de água, devido menor AF e maior perda de folhas, além de melhor recuperação em caso de reidratação, principalmente em solos adubados (Capítulo 1), podendo, neste caso, ser um candidato potencial para o plantio em áreas com limitação de recursos de crescimento. Em contraste, os efeitos

mais negativos do déficit hídrico e nutricional apresentados pelo BV1120 poderiam contribuir para exclusão deste clone de plantios futuros em locais com restrição hídrica e nutricional. Apesar de apresentar mecanismos que lhe permite sobreviver sob condições de restrição hídrica, como taxas de crescimento mais lentas, o menor L e MSR/MSPA, podem impedir o aproveitamento da água quando disponível, como em caso de reidratação (Tabela 2 e 3). Em geral, pelas características apresentadas, as plantas de *T. ciliata* necessitam de locais úmidos e com boa disponibilidade de nutrientes para se estabelecer. Sob condições de déficit hídrico leve, elas se adaptam e apresentam maior resistência à seca quando adubadas.

4.2. Composição isotópica de carbono e sua relação com a eficiência do uso da água

Dentre os indicadores de tolerância de genótipos ao déficit hídrico está a eficiência do uso da água (EUA), que, quanto maior, maior a tolerância à seca (Condon et al., 2004; Xu e Hsiao, 2004; Blum, 2009). A discriminação isotópica do carbono nos tecidos foliares de algumas espécies C_3 tem sido utilizada como medida indireta da EUA e como critério de seleção de genótipos tolerantes ao déficit hídrico (Zhang et al., 1994; Li, 2000; Yin et al., 2005; Chen et al., 2007; Monneveux et al., 2007; Ducrey et al., 2008), isto é, com o fechamento dos estômatos diminui a perda de água, assim como a disponibilidade de CO_2 no sítio de carboxilação, correlacionando com menor discriminação de isotópica de carbono (^{13}C) (Taiz e Zeiger, 2013).

Em princípio, em mudas sem déficit hídrico os estômatos permaneceriam abertos, com maior discriminação do ^{13}C , ou seja, menores valores de $\delta^{13}C$. Por outro lado, quando há déficit hídrico, a diferença entre os clones quanto à tolerância ao estresse pode ser influenciada pelo fechamento dos estômatos, levando a planta a uma menor discriminação do ^{13}C resultando em valores de $\delta^{13}C$ menos negativos (Arnadt e Wanek, 2002; Anyia e Herzog, 2004). No entanto, neste estudo as mudas de *T. ciliata* submetidas à condição de restrição hídrica e nutricional (SirSad) apresentaram menores valores de $\delta^{13}C$ (valores mais negativos) (Tabela 4) comparado com as plantas sob condição de déficit hídrico, porém adubadas (SirCad). Além disso, a $\delta^{13}C$ foi influenciada estatisticamente ($p < 0,01$) pelo clone, déficit hídrico e adubação, porém a interação clone x déficit hídrico não foi estatisticamente significativo (Tabela 4). Neste sentido, parece que as plantas de *T. ciliata* submetidas

à condição de restrição hídrica e nutricional (SirSad) permaneceram com os estômatos abertos por mais tempo do que as plantas adubadas sob déficit hídrico (SirCad), o que o levou a discriminar mais ^{13}C . Esse tipo de comportamento tem sido observado por outros autores (Portée e Lostau, 2001; Aranda et al., 2010) em pinus. Segundo Gindaba et al. (2005) espécies florestais que tendem manter os estômatos abertos apesar do déficit hídrico têm sido caracterizadas como tolerantes à seca. Este tipo de adaptação pode ser alcançado pelas plantas de *T. ciliata* com maior sistema radicular, como observado na Tabela 2. Já que manutenção da abertura estomática em condições de déficit hídrico deve-se à capacidade de algumas plantas em extraírem água do solo rápido o suficiente para compensar perdas durante a assimilação de carbono (Chaves, 1999; Anjum et al., 2011).

Por outro lado, nos tratamentos com déficit hídrico e adubadas (SirCad) as mudas apresentaram maiores valores de $\delta^{13}\text{C}$ (valores menos negativos) (Tabela 4), indicando menor discriminação isotópica. Além disso, houve efeito ($p < 0,05$) da interação clone x adubação. Resultados semelhantes foram observados por Yin et al. (2009) que verificaram que as plantas adubadas sob déficit hídrico aumentaram a EUA, com maior valor de $\delta^{13}\text{C}$, pois a adubação parece favorecer melhor controle transpiracional das plantas cultivadas em condições de déficit hídrico. Isso é um indicativo que a EUA é significativamente menor em tratamentos irrigados do que em tratamentos com déficit hídrico, mas aumenta com a adubação, resultando em menor discriminação de ^{13}C , mostrando que a falta de adubação pode influenciar na abertura dos estômatos e na $\delta^{13}\text{C}$ e, conseqüentemente, na EUA em mudas de *T. ciliata* (Capítulo 1). O papel do potássio (K), por exemplo, na regulação osmótica e estomática ressalta a sua importância da adubação na tolerância das plantas à seca (Cakmak, 2005; Benlloch-González et al., 2008; Oosterhuis et al., 2013). No entanto, Shangguan et al. (2000), observaram que a discriminação isotópica de carbono aumentou com o aumento da adubação tanto nas plantas irrigadas quanto nas plantas com déficit hídrico.

Em condições de restrições hídricas, algumas espécies de plantas são capazes de realizar a abertura parcial dos estômatos, contribuindo para a manutenção das concentrações internas de CO_2 e da fotossíntese, o que as levam a discriminar menos isótopos estáveis do carbono, ^{13}C em relação ao ^{12}C pela rubisco, sem que haja perdas excessivas de água pelo processo transpiracional. Esse mecanismo confere maior EUA pela planta (Portée e Lostau, 2001; Condon et al., 2004; Aranda et al., 2010).

Anyiae Herzog (2004) e Farquhar et al. (1989) acreditam que, pelo menos para espécies C3, existe relação inversa entre EUA e discriminação de ^{13}C . Supondo que a taxa fotossintética em clones sensíveis e tolerantes seja semelhante, a menor discriminação do ^{13}C no clone tolerante sinaliza para melhor controle estomático, mantendo maior taxa relativa fotossintética, mesmo com menor condutância estomática. Isso indica que a espécie mais tolerante à seca apresenta estratégia mais conservativa no uso de água ao passo que a espécie menos tolerante possui estratégia menos conservativa, como sugerido por Li (2000) e Yin et al. (2005). Assim clones mais tolerantes a déficit hídrico apresentam maiores valores de $\delta^{13}\text{C}$, ou seja, menor discriminação do ^{13}C . Todavia, como já discutido, houve efeitos significativos sobre os valores de $\delta^{13}\text{C}$ sobre os fatores clones, déficit hídrico e adubação, indicando que a $\delta^{13}\text{C}$ pode ser utilizada como ferramenta na seleção de genótipos tolerantes ao déficit hídrico.

Em geral, o clone BV1110 apresentou menor discriminação de ^{13}C (Tabela 4). Nos tratamentos sem irrigação e com adubação (SirCad) o clone BV1110 apresentou $\delta^{13}\text{C}$ de -25,79 ‰, enquanto BV1120 apresentou -26,27 ‰. Esses resultados indicam que o clone BV1110 é mais tolerante ao déficit hídrico, apresenta menor condutância estomática associada à manutenção da taxa fotossintética e maior altura, menor discriminação isotópica e maior EUA (Bloch et al., 2006). Neste contexto, correlação positiva entre EUA e valores de $\delta^{13}\text{C}$ tem sido observada (Li et al., 2000). Esses resultados estão de acordo com os trabalhos (Zhang et al., 1994; Stiller et al., 2005; Ducrey et al., 2008) que têm mostrado que materiais genéticos tolerantes ao déficit hídrico são mais produtivos e associados a uma menor discriminação de ^{13}C , maiores valores de $\delta^{13}\text{C}$. Os resultados sugerem que a adubação pode aumentar a adaptabilidade das mudas de *T. ciliata* em condição de déficit hídrico, obtendo melhor crescimento, aumentando a produção de biomassa, a $\delta^{13}\text{C}$ e EUA.

As características de crescimento das plantas de *T. ciliata* foram relacionadas com a $\delta^{13}\text{C}$. Não foi encontrada correlação significativa ($p < 0,05$) entre $\delta^{13}\text{C}$ e Bt, D, L e RAF nos dois clones. No entanto, Zhang et al. (2004), Zhang et al. (2005) encontram correlação negativa significativa entre Bt e $\delta^{13}\text{C}$ em *Populus*, Le Roux et al., 1996 em eucalipto, e Li et al. (2000) correlação positiva em eucalipto. No clone BV1110 a $\delta^{13}\text{C}$ correlacionou negativamente ($p < 0,05$) com MSR/MSPA e MSR/AF e positivamente ($p < 0,05$) com H, NF, AFE e, AF. Nesse sentido, a

maior EUA observada para o clone BV1110 pode ser decorrente da maior biomassa de raiz e do sistema radicular mais eficiente na absorção de água do solo. Segundo Gonçalves e Passos (2000), a maior alocação de biomassa de raiz e maior razão MSR/MSPA, está quase sempre associada ao maior aprofundamento do sistema radicular, o que possibilita absorção de água em camadas mais profundas do solo. E a maior absorção de água permite que ocorram maiores taxas transpiratória, favorecendo a entrada de CO₂ nas folhas, reduzindo a limitação estomática imposta em períodos de seca, contribuindo para menor discriminação de carbono, aumento da produtividade e maior EUA. Além disso, a $\delta^{13}\text{C}$ se correlacionou positivamente ($p < 0,05$) com a AF, que determina maior produção de biomassa, e é um fator que afeta diretamente a EUA (Wu et al., 2008).

Em geral, plantas provenientes de região de baixa precipitação adaptam-se a seca por alocarem mais fotoassimilados para raízes e apresentam maior EUA (Li, 2000; Jackson et al., 2000; Campion et al., 2006). No entanto, resistência das plantas aos estresses abióticos é multigênica e assim a identificação e compreensão do controle dos processos envolvidos é tarefa que apresenta maior dificuldade e complexidade (Vinocure Altman, 2005; Ashraf, 2010). Desta forma, a $\delta^{13}\text{C}$ não simplesmente separa qual clone de *T. ciliata* produz mais, mas, qual produz mais em ambiente com recursos limitantes. E cabe ressaltar que maior capacidade produtiva em condições de déficit hídrico não é decorrente de maiores taxas de EUA, mas da capacidade da manutenção da condutância estomática e transpiração (Blum, 2009).

5. CONCLUSÕES

- A restrição hídrica e, ou, nutricional reduzem drasticamente o crescimento e a produção de biomassa das mudas de *Toona ciliata*, favorecendo maior proporção de biomassa de raiz em relação à parte aérea e diminuição da $\delta^{13}\text{C}$; a reidratação promove recuperação do crescimento em magnitudes variáveis com o clone e nível de adubação.
- A adubação aumenta à capacidade das mudas de *Toona ciliata* de adaptação a condição de déficit hídrico, estimulando o crescimento das plantas, a produção de biomassa e maior composição isotópica do carbono, favorecendo maior eficiência do uso da água e tolerância das mudas.
- Mais estudos devem ser feitos para revelar a capacidade e os mecanismos de adaptação da *Toona ciliata* em locais com restrição hídrica e nutricional.

6. REFERÊNCIAS

- Achten, W.M., Maes, W., Reubens, B., Mathijs, E., Singh, V. P., Verchot, L., Muys, B., 2010. Biomass production and allocation in *Jatropha curcas* L. seedlings under different levels of drought stress. *Biomass and Bioenergy*, 34 (5), 667-676.
- Anjum, S.A., Xie, X.Y., Wang, L. C., Saleem, M. F., Man, C., Lei, W., 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6 (9), 2026-2032.
- Anyia, A.O., Herzog, H., 2004. Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas under mid-season drought. *European Journal of Agronomy*, 20 (4), 327-339.
- Aranda, I., Alía, R., Ortega, U., Dantas, Â. K., Majada, J., 2010. Intra-specific variability in biomass partitioning and carbon isotopic discrimination under moderate drought stress in seedlings from four *Pinus pinaster* populations. *Tree Genetics and Genomes*, 6 (2), 169-178.
- Ares, A., Fownes, J.H., 2000. Productivity, nutrient and water-use efficiency of *Eucalyptus saligna* and *Toona ciliata* in Hawaii. *Forest Ecology and Management*, 139 (1), 227-236.
- Arndt, S. K., Wanek, W., 2002. Use of decreasing foliar carbon isotope discrimination during water limitation as a carbon tracer to study whole plant carbon allocation. *Plant, Cell and Environment*, 25 (5), 609-616.
- Arora, A., Singh, V.P., Mohan, J., 2001. Effect of nitrogen and water stress on photosynthesis and nitrogen content in wheat. *Biologia Plantarum* 44 (1), 153–155.
- Ashraf, M., 2010. Inducing drought tolerance in plants: recent advances. *Biotechnology Advances*, 28 (1), 169-183.
- Ashraf, M., Shabaz, M., Ashraf, M.Y., 2001. Influence of nitrogen supply and water stress on growth and nitrogen, phosphorus, potassium and calcium contents in pearl millet. *Biologia Plantarum* 44 (3), 459–462.
- Beebe, S., Ramirez, J., Jarvis, A., Rao, I. M., Mosquera, G., Bueno, J. M., Blair, M.W., 2011. Genetic improvement of common beans and the challenges of climate change. Crop adaptation to climate change. In: Yadav SS, Redden RJ, Hatfield JL, Lotze-Campen H and Hall AE. (eds.). John Wiley and Sons, Ltd., Published by Blackwell Publishing Ltd, Richmond, Australia, 356-369.
- Benatti, B. P., Furtini Neto, A. E., Moretti, B. D. S., Stehling, E. D. C., Sousa, T.M.A. D., 2012. Development of clonal matrices of australian red cedar in different substrates under fertilizer doses. *Ciência e Agrotecnologia*, 36 (3), 285-293.
- Bengough, A.G., McKenzie, B.M., Hallett, P.D., Valentine, T.A., 2011. Root elongation, water stress, and mechanical impedance: a review of limiting stresses and beneficial root tip traits. *Journal of Experimental Botany*, 62 (1), 59-68.

Benlloch-González, M., Arquero, O., Fournier, J. M., Barranco, D., Benlloch, M., 2008. K⁺ starvation inhibits water-stress-induced stomatal closure. *Journal of plant physiology*, 165 (6), 623-630.

Bloch, D., Hoffmann, C. M., Märlander, B., 2006. Impact of water supply on photosynthesis, water use and carbon isotope discrimination of sugar beet genotypes. *European Journal of Agronomy*, 24 (3), 218-225.

Blum, A., 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research*, 112 (2), 119-123.

Broadley, M.R., Escobar-Gutiérrez, A.J., Burns, A., Burns, I.G., 2000. What are the effects of nitrogen deficiency on growth components of lettuce? *New Phytologist*, 147 (3), 519-526.

Cabral, O.M.R., Gash, J.H.C., Rocha, H.R., Marsden, C., Ligo, M.A.V., Freitas, H.C., Tatsch, J.D., Gomes, E., 2011. Fluxes of CO₂ above a plantation of *Eucalyptus* in southeast Brazil. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151 (1), 49-59.

Cakmak, I., 2005. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 168 (4), 521-530.

Campion, J. M., Nkosana, M., Scholes, M. C., 2006. Biomass and N and P pools in above- and below-ground components of an irrigated and fertilized *Eucalyptus grandis* stand in South Africa. *Australian Forestry*, 69 (1), 48-57.

Carter, J. L., White, D. A., 2009. Plasticity in the Huber value contributes to homeostasis in leaf water relations of a mallee *Eucalypt* with variation to groundwater depth. *Tree Physiology*, 29 (11), 1407-1418.

Chaturvedi, R.K., Raghubanshi, A. S., Singh, J. S., 2014. Relative effects of different leaf attributes on sapling growth in tropical dry forest. *Journal of Plant Ecology*, 7 (6), 544-558.

Chaves, M.M., 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 42, 1-16.

Chaves, M.M., Maroco, J. P., Pereira, J. S., 2003. Understanding plant responses to drought-from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30 (3), 239-264.

Chen, S., Bai, Y., Lin, G., Huang, J., Han, X., 2007. Isotopic carbon composition and related characters of dominant species along an environmental gradient in Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments*, 71 (1), 12-28.

Condon, A.G., Richards, R.A., Rebetzke, G.J., Farguher, G.D., 2004. Breeding for high water use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 55 (407), 2447-2460.

Corkidi, L., Rowland, D.L., Johnson, N.C., Allen, E.B., 2002. Nitrogen fertilization alters the functioning of arbuscular mycorrhizas at two semiarid grasslands. *Plant and Soil*, 240 (2), 299-310..

Díaz-López, L., Gimeno, V., Simón, I., Martínez, V., Rodríguez-Ortega, W.M., García-Sánchez, F., 2012. *Jatropha curcas* seedlings show a water conservation strategy under drought conditions based on decreasing leaf growth and stomatal conductance. *Agricultural Water Management*, 105, 48-56.

Dordel, J., Seely, B., Simard, S.W., 2011. Relationships between simulated water stress and mortality and growth rates in underplanted *Toona ciliata* Roem. in subtropical Argentinean plantations. *Ecological Modelling*, 222 (17), 3226-3235.

Dordel, J., Simard, S. W., Bauhus, J., Seely, B., Pozas, L. J., Prescott, C., Hampel, H., 2010. Trade-offs among establishment success, stem morphology and productivity of underplanted *Toona ciliata*: Effects of nurse-species and thinning density. *Forest Ecology and Management*, 259 (9), 1846-1855.

Du, T., Kang, S., Zhang, J., Davies, W.J., 2015. Deficit irrigation and sustainable water-resource strategies in agriculture for China's food security. *Journal of Experimental Botany*, 66 (8), 2253-2269.

Ducrey, M., Huc, H., Ladjal, M., Guehl, J.M, 2008. Variability in growth, carbon isotope composition, leaf gas exchange and hydraulic traits in the eastern Mediterranean cedars *Cedrus libani* and *C. brevifolia*. *Tree Physiology*, 28 (5), 689-701.

Efeoglu, B., Ekmekci, Y., Cicek, N., 2009. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South African Journal of Botany*, 75 (1), 34-42.

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., Basra, S.M.A., 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In *Sustainable agriculture* (pp. 153-188). Springer Netherlands.

Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., Hubick, K. T., 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology*, 40 (1), 503-537.

Figueirôa, J.M., Barbosa, D.C.A., Simabukuro, E.A., 2004. Crescimento de plantas jovens de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) sob diferentes regimes hídricos. *Acta Botânica Brasileira*, 18 (3), 573-580.

Gewin V., 2010. Food: an underground revolution. *Nature* .466, 552–553.

Gindaba, J., Rozanov, A., Negash, L., 2005. Photosynthetic gas exchange, growth and biomass allocation of two Eucalyptus and three indigenous tree species of Ethiopia under moisture deficit. *Forest Ecology and Management*, 205 (1), 127-138.

Gindaba, J., Rozanov, A., Negash, L., 2004. Response of seedlings of two Eucalyptus and three deciduous tree species from Ethiopia to severe water stress. *Forest Ecology and Management*, 201 (1), 119-129.

Gonçalves, M.R., Passos, C.A.M., 2000. Crescimento de cinco espécies de eucalipto submetidas a déficit hídrico em dois níveis de fósforo. *Ciência Florestal*, 10 (2), 145-161.

Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Bogard, A., 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area?. *Annals of Botany*, mcr225.

Hong-gang, S., Jun, L., Ru-xiang, D., Jing-min, j., Song-feng, D., Yan-jie, L., 2014. Effects of water stress on seedling growth and biomass allocation of *Toona ciliata* Var. *pubescens* *Forest Research*. 27 (3), 381-387. Doi: 1001-1498(2014) 03-0381-07 (Chinese language).

Impa, S.M., Nadaradjan, S., Boominathan, P., Shashidhar, G., Bindumadhava, H. Y., Sheshshayee, M. S., 2005. Carbon isotope discrimination accurately reflects variability in WUE measured at a whole plant level in rice. *Crop Science*, 45 (6), 2517-2522.

Jackson, R.B., Sperry, J. S., Dawson, T.E., 2000. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science*, 5 (11), 482-488.

Jaleel, C.A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, H.J. Somasundaram, R., Panneerselvam, R., 2009. Drought Stress in Plants: A Review on Morphological Characteristics and Pigments Composition. *International Journal Agricultural Biology*, 11 (1), 100-105.

James, J.J., Tiller, R.L., Richards, J.H., 2005. Multiple resources limit plant growth and function in a saline-alkaline desert community. *Journal of Ecology*, 93 (1), 113-126

Le Roux, D., Stock, W.D., Bond, W.J., Maphanga, D., 1996. Dry mass allocation, water use efficiency and $\delta^{13}\text{C}$ in clones of *Eucalyptus grandis*, *E. grandis* × *camaldulensis* and *E. grandis* × *nitens* grown under two irrigation regimes. *Tree Physiology*, 16 (5), 497-502.

Liberato, M.A.R., Gonçalves, J.F.D. C., Chevreuil, L. R., Junior, N., da Rocha, A., Fernandes, A. V., Santos Junior, U. M. D., 2006. Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll a fluorescence in acariquara seedlings (*Minquartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 18 (2), 315-323.

Li, C., 2000. Population differences in water-use efficiency of *Eucalyptus microthecae* seedlings under different watering regimes. *Physiologia Plantarum*, 108 (2), 134-139.

- Li, C., Berninger, F., Koskela, J., Sonninen, E., 2000. Drought responses of *Eucalyptus microtheca* provenances depend on seasonality of rainfall in their place of origin. *Functional Plant Biology*, 27 (3), 231-238.
- Li, C., Wang, K., 2003. Differences in drought responses of three contrasting *Eucalyptus microtheca* F. Muell. populations. *Forest Ecology and Management*, 179 (1), 377-385.
- Li, F., Kang, S., 2002. Effects of atmospheric CO₂ enrichment, applied nitrogen and soil moisture on dry matter accumulation and nitrogen uptake in spring wheat. *Pedosphere* 12 (3), 207-218.
- Liu, F., Stützel, H., 2004. Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to water stress. *Scientia Horticulturae*, 102(1), 15-27.
- Lopes, J.L.W., Guerrin, I.A., Silva, M.R., Saad, J.C.C., Lopes, C.F., 2011. Estresse hídrico em plantio de *Eucalyptus grandis* vs. *Eucalyptus urophylla*, em função do solo, substrato e manejo hídrico de viveiro. *Revista Árvore*, 35 (1), 31-39.
- Martin, P.J., Stephens, W., 2006. Willow growth in response to nutrients and moisture on a clay landfill cap soil. I. Growth and biomass production. *Bioresource Technology*, 97 (3), 437-448.
- Martins, M.O., Nogueira, R.J.M.C., Azevedo Neto, A.D., Santos, M.G., 2010. Crescimento de plantas jovens de nim-indiano (*Azadirachta indica* A. Juss. – Meliaceae) sob diferentes regimes hídricos. *Revista Árvore*, 34 (5), 771-779.
- Merchant, A., Richter, A., Popp, M., Adams, M., 2006. Targeted metabolite profiling provides a functional link among eucalypt taxonomy, physiology and evolution. *Phytochemistry*, 67 (4), 402-408.
- Monclus, R., Dreyer, E., Villar, M., Delmotte, F.M., Delay, D., Petit, J.M., Barbaroux, C., Thiec, D.L., Bréchet, C., Brignolas, F., 2006. Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoids*, *Populus nigra*. *New Phytologist*, 169 (4), 765-777.
- Monneveux, P., Sheshshayee, M.S., Akhter, J., Ribaut, J.M., 2007. Using carbon isotope discrimination to select maize (*Zea mays* L.) inbred lines and hybrids for drought tolerance. *Plant Science*, 173 (4), 390-396.
- Moretti, B.S., Furtini Neto, A. E., Benatti, B.P., Padua, E. J., Santos, L.L., Lacerda, J.J.J., Deccetti, S. F. C., 2012. Characterization of micronutrient deficiency in Australian Cedar (*Toona ciliata* M. Roem var. australis). *International Journal of Forestry Research*, 2012, 1-9.
- Munns, R., 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, 25 (2), 239-250.

- Murakami, C.H.G., 2008. Cedro australiano: valorização de espécies nobres. Informativo Florestal do Norte Pioneiro Florestal, 2 (7), 1-6.
- Nassur, O.A.C., Rosado, L. R., Rosado, S.C.D.S., Carvalho, P.M.D., 2013. Variações na qualidade de toras de *Toona ciliata* M. Roem. com dezoito anos de idade. Cerne, 19 (1), 43-49.
- Ngugi, M. R., Doley, D., Hunt, M. A., Ryan, P., Dart, P., 2004. Physiological responses to water stress in *Eucalyptus cloeziana* and *E. argophloia* seedlings. Trees, 18 (4), 381-389.
- Oosterhuis, D.M., Loka, D.A., Raper, T.B., 2013. Potassium and stress alleviation: Physiological functions and management of cotton. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 176 (3), 331-343.
- Pinheiro, A.L., Lani, L.L., Couto, L., 2003. Cultura do cedro australiano para produção de madeira serrada. Viçosa, MG: UFV.
- Porté, A., Loustau, D., 2001. Seasonal and interannual variations in carbon isotope discrimination in a maritime pine (*Pinus pinaster*) stand assessed from the isotopic composition of cellulose in annual rings. Tree Physiology, 21 (12-13), 861-868.
- Rocha, J.B.D.O. (2013). Resiliência de clones de eucalipto ao déficit hídrico e nutricional. Universidade Federal de Viçosa. (Tese de Doutorado).
- Rubaiyat, A., Hossain, M. L., Kristy, S. J., Uddin, M. K., 2013. Ship Breaking Yard Soil: Safe or Harm for Seedlings Growth. American Journal of Environmental Engineering, 3 (3), 121-129.
- Rytter, R.M., 2005. Water use efficiency, carbon isotope discrimination and biomass production of two sugar beet varieties under well-watered and dry conditions. Journal of Agronomy and Crop Science, 191 (6), 426-438
- Salih, N., Ågren, G.I., Hallbäck, L., 2005. Modeling response of N addition on C and N allocation in scandinavian Norway spruce stands. Ecosystems, 8 (4), 373-381.
- Saneoka, H., Moghaieb, R.E.A., Premachandra, G.S., Fujita, K., 2004. Nitrogen nutrition and water stress effects on cell membrane stability and leaf water relations in *Agrostis palustris* Huds. Environmental and Experimental Botany, 52 (2), 131-138.
- Seagle, S.W., McNaughton, S.J., 1993. Simulated effects of precipitation and nitrogen on Serengeti grassland productivity. Biogeochemistry, 22 (3), 157-178.
- Shangguan, Z. P., Shao, M., Dyckmans, J., 2000. Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat. Environmental and Experimental Botany, 44 (2), 141-149.
- Shao, H.B., Chu, L.Y., Jaleel, C. A., Manivannan, P., Panneerselvam, R., Shao, M.A., 2009. Understanding water deficit stress-induced changes in the basic metabolism of higher plants—biotechnologically and sustainably improving

agriculture and the ecoenvironment in arid regions of the globe. *Critical Reviews in Biotechnology*, 29 (2), 131-151.

Shao, H.B., Chu, L.Y., Jaleel, C.A., Zhao, C.X., 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies*, 331 (3), 215-225.

Silva, E.D., Nogueira, R.J.M.C., 2003. Crescimento de quatro espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico em casa-de-vegetação. *Revista Ceres*, 50 (288), 203-217.

Snyman, H.A., 2002. Short-term response of rangeland botanical composition and productivity to fertilization (N and P) in a semi-arid climate of South Africa. *Journal of Arid Environments*, 50 (1), 167-183.

Stape, J.L., Ryan, M.G., Binkley, D., 2004. Testing the utility of the 3-PG model for growth of *Eucalyptus grandis-urophylla* with natural and manipulated supplies of water and nutrients. *Forest Ecology and Management*, 193 (1), 219-234.

Stiller, W.N., Read, J.J., Constable, G.A., Reid, P.E., 2005. Selection for water use efficiency traits in a cotton breeding program. *Crop Science*, 45 (3), 1107-1113.

Sun, C.X., Cao, H.X., Shao, H.B., Lei, X.T., Xiao, Y., 2011. Growth and physiological responses to water and nutrient stress in oil palm. *African Journal of Biotechnology*, 10 (51), 10465-10471.

Taiz, L., Zeiger, E., 2013. *Fisiologia vegetal* (p. 918). Porto Alegre: Artmed.

Tan, W., Hogan, G.D., 1997. Physiological and morphological responses to nitrogen limitation in jack pine seedlings: potential implications for drought tolerance. *New Forests*, 14 (1), 19-31

Villagra, P.E., Cavagnaro, J.B., 2006. Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco*. *Journal of Arid Environments*, 64 (3), 390-400.

Vinocur, B., Altman, A., 2005. Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. *Current Opinion in Biotechnology*, 16 (2), 123-132.

Waraich, E.A., Ahmad, R., Ashraf, M.Y., 2011. Role of mineral nutrition in alleviation of drought stress in plants. *Australian Journal of Crop Science*, 5 (6), 764-777.

Wolfe, D.W., Henderson, D.W., Hsiao, T.C., Alvino, A., 1988. Interactive water and nitrogen effects on senescence of maize. II. Photosynthetic decline and longevity of individual leaves. *Agronomy Journal*, 80 (6), 865-870.

Wu, F., Bao, W., Li, F., Wu, N., 2008. Effects of drought stress and N supply on the growth, biomass partitioning and water-use efficiency of *Sophora davidii* seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, 63(1), 248-255.

- Xu, L.K., Hsiao, T.C., 2004. Predicted versus measured photosynthetic water-use efficiency of crop stands under dynamically changing field environments. *Journal of Experimental Botany*, 55 (407), 2395-2411.
- Yang, Z., Rao, I.M., Horst, W.J., 2013. Interaction of aluminium and drought stress on root growth and crop yield on acid soils. *Plant and Soil*, 372 (1-2), 3-25.
- Yin, C., Pang, X. Chen, K., 2009. The effects of water, nutrient availability and their interaction on the growth, morphology and physiology of two poplar species. *Environmental and Experimental Botany*, 67 (1), 196-203.
- Yin, C., Wang, X., Duan, B., Luo, J., Li, C., 2005. Early growth, dry matter allocation and water use efficiency of two sympatric *Populus* species as affected by water stress. *Environmental and Experimental Botany*, 53 (3), 315-322.
- Zhang, C.Z., Zhang, J.B., Zhao, B.Z., Zhang, H., Huang, P., 2009. Stable isotope studies of crop carbon and water relations: A Review. *Agricultural Sciences in China*, 8 (5), 578-590.
- Zhang, J., Fins, L., Marshall, J.D., 1994. Stable carbon isotope discrimination, photosynthetic gas exchange, and growth differences among western larch families. *Tree Physiology*, 14 (5), 531-539.
- Zhang, X., Wu, N., Li, C., 2005. Physiological and growth responses of *Populus davidiana* ecotypes to different soil water contents. *Journal of Arid Environments*, 60 (4), 567-579.
- Zhang, X., Zang, R., Li, C., 2004. Population differences in physiological and morphological adaptations of *Populus davidiana* seedlings in response to progressive drought stress. *Plant Science*, 166 (3), 791-797.
- Zhu, J.K., 2001. Cell signaling under salt, water and cold stresses. *Current Opinion in Plant Biology*, 4 (5), 401-406.
- Zhu J. K., 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 53, 247-273.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Foi possível concluir que na fase de muda, os déficits hídricos e, ou, nutricional reduzem a taxa fotossintética (A), o teor dos pigmentos fotossintéticos e a eficiência do fotossistema II (PSII) das plantas de *Toona ciliata* e ainda reduziram drasticamente o crescimento e a produção de biomassa das mudas, favorecendo maior proporção de biomassa de raiz em relação à parte aérea. Contudo, todas as características avaliadas apresentaram respostas positivas para a reidratação, que promove a recuperação e o crescimento, principalmente das plantas adubadas. Por outro lado, as mudas de *T. ciliata*, sob restrição hídrica e nutricional combinada, apresentaram indícios de tolerância cruzada, ou seja, as plantas ficaram mais resistentes ao estresse hídrico, após aclimatação com o estresse nutricional.

Os clones de *T. ciliata* apresentaram, em geral, respostas semelhantes contra o estresse hídrico e, ou nutricional, evidenciando plasticidade fenotípica frente ao déficit hídrico. Respostas como redução na área foliar (AF) e redução de condutância estomática (gs), para minimizar a perda de água; aumento da eficiência do uso da água (EUA) e aumentos significativos no rendimento quântico da dissipação de energia no fotossistema (NPQ), que dissipa o excesso de energia luminosa absorvida, evitando estresse oxidativo foram observadas. No entanto, o clone BV1110 apresentou uma estratégia de melhor eficiência do uso da água, com maior biomassa de raiz, menor área foliar e maior tolerância ao déficit hídrico, evidenciando maior resiliência frente ao déficit hídrico e reidratação, enquanto que o clone BV1120 apresentou uma estratégia de crescimento mais lento, e provavelmente poderia resistir ao estresse hídrico, mas com base nos resultados foi classificado como menos tolerante ao déficit hídrico do que o BV1110 e com menor potencial de crescimento e estabelecimento em locais sujeito ao déficit hídrico e nutricional. Além disso, a composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) foi um indicador sensível a disponibilidade de água durante o período de crescimento das mudas, e útil na seleção indireta dos clones de *T. ciliata* potencialmente tolerantes ao déficit hídrico. Nesse sentido, o clone BV1110 apresentou menor discriminação isotópica contra o ^{13}C , levando a valores de $\delta^{13}\text{C}$ mais positivos, evidenciando maior eficiência no uso da água e maior tolerância ao déficit hídrico que o clone BV1120.

Em conclusão, a hipótese de que a adubação pode melhorar a adaptação das plantas em condições de déficit hídrico foi evidenciada. Pelo menos na fase de muda, ficou claro que adubação aumenta a capacidade de adaptação das mudas de *T. ciliata* à condição de déficit hídrico, mitigando os efeitos negativos do déficit hídrico no aparato fotossintético das plantas, aumentando a taxa fotossintética, estimulando o crescimento das plantas, a produção de biomassa e menor discriminação de carbono, favorecendo maior tolerância das mudas ao déficit hídrico. Assim, a adubação adequada é recomendada para mudas de *T. ciliata* para melhorar os processos fotossintéticos inibidos pelo déficit hídrico e contribuir para estabelecimento das mudas em regiões com déficit hídrico.

As medições de fluorescência da clorofila *a* combinadas com trocas gasosas fornecem informações complementares valiosas sobre o desempenho fotossintético da *T. ciliata*, mas os resultados dessas medições refletem apenas estados relativos de processos fotossintéticos, porque eles dependem fortemente de condições de medição. Logo, é necessário mais estudo com essa espécie em diferentes fases e locais, principalmente em campo, para que se obtenham dados consistentes para o estabelecimento de critérios do manejo adequado da *Toona ciliata* M. Roem. var. *australis* em regiões com baixa disponibilidade hídrica e nutricional. E, ainda, respostas relevantes para a tolerância ao déficit hídrico exigem investigações mais amplas no material genético da *T. ciliata* para detectar diferenças entre os clones e compreender a natureza de múltiplas respostas a restrição hídrica e, ou, nutricional, com intuito de criar caminhos para a identificação dos genes ligados à tolerância, e que possa auxiliar na seleção de genótipos tolerantes a seca e mais eficientes nutricionalmente.